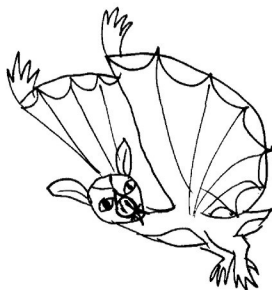


Г. Ю. Ризниченко

МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ В БИОФИЗИКЕ И ЭКОЛОГИИ



Москва ♦ Ижевск

2003

Интернет-магазин

MATHESIS

<http://shop.rcd.ru>

- физика
 - математика
 - биология
 - нефтегазовые технологии
-

Ризниченко Г. Ю.

Математические модели в биофизике и экологии. — Москва-Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2003, 184 стр.

В книге излагаются основные базовые модели, используемые в биологии, динамике популяций, экологии, биофизике. Книга предназначена для преподавателей, студентов и аспирантов, научных работников, специализирующихся в области биотехнологии, экологии, биофизики, математического моделирования в биологии. Книга также может быть использована при преподавании и изучении курса «Проблемы современного естествознания».

ISBN 5-93972-245-8

© Г. Ю. Ризниченко, 2003

© Институт компьютерных исследований, 2003

<http://rcd.ru>

<http://ics.org.ru>

Оглавление

Предисловие автора	5
Математические модели в биофизике	7
Введение	8
Специфика математического моделирования живых систем	10
Базовые модели	13
Неограниченный рост. Экспоненциальный рост. Автокатализ	14
Ограниченный рост. Уравнение Ферхюльста	15
Ограничения по субстрату. Модели Моно и Михаэлиса – Ментен	18
Базовая модель взаимодействия. Конкуренция. Отбор	20
Классические модели Лотки и Вольтерра и их модификации	24
Модели взаимодействия видов	26
Модели ферментативного катализа	29
Модель проточной культуры микроорганизмов	31
Возрастные распределения микроорганизмов	33
Колебания и ритмы в биологических системах	39
Клеточные циклы	44
Пространственно-временная самоорганизация биологических систем	47
Волны жизни	48
Автоволны и диссипативные структуры. Базовая модель «брюсселятор»	50
Реакция Белоусова – Жаботинского	53
Теория нервной проводимости	58
Физико-математические модели биомакромолекул. Молекулярная динамика	60
Физико-математические модели подвижности ДНК	64
Моделирование сложных биологических систем	68
Теория контроля метаболизма	69
Математические модели первичных процессов фотосинтеза	71

Заключение	77
Благодарности	78
Литература	78
Динамика популяций	81
Ряд Фибоначчи	83
Уравнение экспоненциального роста	84
Ограниченный рост	85
Влияние запаздывания	91
Дискретные модели популяций с неперекрывающимися поко- лениями	93
Матричные модели популяций	96
Структурные модели популяций	101
Модели взаимодействия двух популяций	103
Обобщенные модели взаимодействия двух видов	107
Динамические режимы в многовидовых сообществах	113
Динамика человеческой популяции	116
Заключение	120
Литература	121
Математическая экология	123
Введение	124
Общесистемный подход к моделированию экологических систем	126
Классы задач и математический аппарат	128
Гипотезы Вольтерра о типах взаимодействий в экосистемах	131
Модели экологических сообществ	132
Принципы лимитирования в экологии	137
Закон толерантности и функции отклика	141
Модели водных экосистем	146
Модели продукционного процесса растений	150
Модели лесных сообществ	156
Оценка загрязнения атмосферы и поверхности земли	159
Глобальные модели	161
Заключение	166
Литература	167
Нелинейное естественно-научное мышление и экологиче- ское сознание	169
Литература	182

Предисловие автора

В современной науке математическое моделирование играет особую роль. Математические модели — это язык, на котором формулируются наши представления о явлениях в живой и неживой природе. В докомпьютерную эру математическая модель, чтобы стать полезной для изучения реального объекта, должна была иметь аналитическое решение. Это, конечно, сильно ограничивало возможности математического моделирования, по сути дела, сводило круг моделей к системам линейных уравнений и очень небольшому набору нелинейных систем первого и второго порядка. Вспомним, к каким геометрическим ухищрениям прибегал Вольтерра, чтобы найти аналитическое решение своей знаменитой простейшей системы взаимодействия видов типа хищник-жертва (В. Вольтерра, 1976).

В настоящее время нелинейные модели широко применяются. Возможность получать численные решения на компьютере повлекла за собой развитие многих аналитических подходов. С помощью нелинейных моделей описаны многочисленные процессы пространственно-временной самоорганизации на всех уровнях организации материи — от скоплений галактик до турбулентного течения жидкости, от динамики макромолекул до процессов в биогеоценозах и глобальной динамики.

Особенно необходимыми и плодотворными оказались возможности нелинейной науки в изучении и моделировании живых систем, в биологии и экологии, где системы по своей природе являются открытыми для потоков вещества и энергии и, в принципе, далеки от термодинамического равновесия. При этом особое значение имеют качественные, или базовые, модели, позволяющие описать в наиболее простом математическом виде ка-

чественные особенности поведения системы: возможность двух или нескольких стационарных состояний, периодические или хаотические изменения переменных, пространственно неоднородные решения, бегущие и стоячие волны, пространственно-временной хаос разного типа.

Книга состоит из 3 разделов, посвященных описанию базовых моделей в биофизике, динамике популяций, экологии. Некоторые из базовых моделей являются общими для всех этих весьма тесно переплетающихся областей знания. Разделы могут быть прочитаны как по отдельности, так и все вместе. Приведенный в них материал может быть использован в преподавании и изучении курсов современных проблем естествознания, биотехнологии, математических методов и моделей в биологии, экологии, биофизике. В завершающей части книги обсуждаются основы нелинейной парадигмы современной науки и ее связь с экологическим сознанием и обыденными представлениями.

Математические модели в биофизике



Введение

Биофизика представляет собой науку о фундаментальных законах, лежащих в основе структуры, функционирования и развития живых систем. Наряду с экспериментальными методами она активно использует математические модели для описания процессов в живых системах различного уровня организации, начиная от биомакромолекул, на клеточном и субклеточном уровне, на уровне органов, организмов, популяций и сообществ, биогеоценозов, наконец, биосферы в целом. Степень математизации той или иной области биофизики зависит от уровня экспериментальной изученности объектов и возможностей математической формализации изучаемых процессов.

Все живые системы являются далекими от термодинамического равновесия, открытыми для потоков вещества и энергии системами, имеют сложную неоднородную структуру и иерархическую систему регуляции процессов как внутренней, так и при изменении условий внешней среды. Поэтому математическая формализация представлений о процессах в живых системах представляет значительные трудности. В отличие от физики, для которой математика — естественный язык, в связи с индивидуальностью биологических явлений говорят именно о *математических моделях* в биологии и биофизике. Слово *модель* здесь подчеркивает то обстоятельство, что речь идет об абстракции, идеализации, математическом описании скорее не самой живой системы, а некоторых качественных и количественных характеристик протекающих в ней процессов.

При описании процессов в биомакромолекулах часто используют подходы физики, квантовой химии, термодинамики. Сложности рассмотрения здесь связаны с уникальной структурой биомакромолекул (белков, липидов, полинуклеотидов),

содержащих сотни тысяч атомов. Математическое моделирование внутримолекулярных взаимодействий атомов и структурных фрагментов таких молекул, их взаимодействий с водным окружением и низкомолекулярными соединениями возможно лишь благодаря использованию мощной компьютерной техники (методы молекулярной динамики).

Второй большой класс моделей — *модели биохимических реакций*, в том числе ферментативных. К ним относятся хорошо разработанные и исследованные аналитически реакции ферментативного катализа (Михаэлис – Ментен, Хиггинс, Райх, Сельков) и другие локальные модели в обыкновенных дифференциальных уравнениях, аналитический и компьютерный анализ которых позволил сформулировать условия возникновения качественно важных режимов: мультистационарных, автоколебательных, квазистохастических в цепях метаболических реакций. К этому же классу относятся модели процессов в активных средах, локальные элементы которых представляют собой биохимические реакции, учитывающие также процессы пространственного переноса (модели типа «реакция-диффузия»).

Следующий иерархический уровень — *клеточная биофизика*, представлен моделями, описывающими процессы в биологических мембранах, субклеточных органеллах (хлоропласты, митохондрии), модели распространения нервного импульса. С 1990-х годов активно развивается теория контроля метаболизма, основной задачей которой является изучение и поиск максимально контролируемых стадий в сложных метаболических циклах внутриклеточных реакций.

Наконец, *математическая биофизика сложных систем*, исторически возникшая раньше других, включает модели, связанные с системными механизмами, определяющими поведение сложных систем. К таким моделям относятся модели популяционной динамики, которая стала своеобразным «математическим полигоном» всей математической биологии и биофизики. Базовые модели популяционной динамики легли в основу моделей клеточной биологии, микробиологии, иммунитета, теории эпидемий, математической генетики, теории эволюции и других областей математической биологии. Другим направлением моделирования

сложных биологических систем является имитационное моделирование многокомпонентных систем с целью прогнозирования их поведения и поисков оптимального управления. К таким моделям относятся модели кроветворения, модели желудочно-кишечного тракта и других систем жизнеобеспечения организма, модели морфогенеза, также модели продукционного процесса растений, модели водных и сухопутных экосистем, наконец, глобальные модели.

Специфика математического моделирования живых систем

Несмотря на разнообразие живых систем, все они обладают следующими специфическими чертами, которые необходимо учитывать при построении моделей.

1. Сложные системы. Все биологические системы являются сложными многокомпонентными, пространственно-структурированными, их элементы обладают индивидуальностью. При моделировании таких систем возможны два подхода. Первый — агрегированный, феноменологический. В соответствии с этим подходом выделяются определяющие характеристики системы (например, общая численность видов) и рассматриваются качественные свойства поведения этих величин во времени (устойчивость стационарного состояния, наличие колебаний, существование пространственной неоднородности). Такой подход является исторически наиболее древним и свойственен динамической теории популяций. Другой подход — подробное рассмотрение элементов системы и их взаимодействий, построение имитационной модели, параметры которой имеют ясный физический и биологический смысл. Такая модель не допускает аналитического исследования, но при хорошей экспериментальной изученности фрагментов системы может дать количественный прогноз ее поведения при различных внешних воздействиях.

2. Размножающиеся системы (способные к авторепродукции). Это важнейшее свойство живых систем определяет их способность перерабатывать неорганическое и органическое

вещество для биосинтеза биологических макромолекул, клеток, организмов. В феноменологических моделях это свойство выражается в наличии в уравнениях автокаталитических членов, определяющих возможность роста (в нелимитированных условиях — экспоненциального), возможность неустойчивости стационарного состояния в локальных системах (необходимое условие возникновения колебательных и квазистохастических режимов) и неустойчивости гомогенного стационарного состояния в пространственно распределенных системах (условие неоднородных в пространстве распределений и автоволновых режимов). Важную роль в развитии сложных пространственно-временных режимов играют процессы взаимодействия компонентов (биохимические реакции) и процессы переноса, как хаотического (диффузия), так и связанного с направлением внешних сил (гравитация, электромагнитные поля) или с адаптивными функциями живых организмов (например, движение цитоплазмы в клетках под действием микрофиламентов).

3. Открытые системы, постоянно пропускающие через себя потоки вещества и энергии. Биологические системы далеки от термодинамического равновесия и потому описываются *нелинейными уравнениями*. Линейные соотношения Онзагера, связывающие силы и потоки, справедливы только вблизи термодинамического равновесия.

4. Биологические объекты имеют сложную многоуровневую *систему регуляции*. В биохимической кинетике это выражается в наличии в схемах петель обратной связи, как положительной, так и отрицательной. В уравнениях локальных взаимодействий обратные связи описываются нелинейными функциями, характер которых определяет возможность возникновения и свойства сложных кинетических режимов, в том числе колебательных и квазистохастических. Такого типа нелинейности при учете пространственного распределения и процессов переноса обуславливают паттерны стационарных структур (пятна различной формы, периодические диссипативные структуры) и типы автоволнового поведения (движущиеся фронты, бегущие волны, ведущие центры, спиральные волны и др.).

5. Живые системы имеют сложную пространственную структуру. Живая клетка и содержащиеся в ней органеллы имеют мембраны, любой живой организм содержит огромное количество мембран, общая площадь которых составляет десятки гектаров. Естественно, что среду внутри живых систем нельзя рассматривать как гомогенную. Само возникновение такой пространственной структуры и законы ее формирования представляют одну из задач теоретической биологии. Один из подходов решения такой задачи — математическая теория морфогенеза.

Мембраны не только выделяют различные реакционные объемы живых клеток, отделяют живое от неживого (среды). Они играют ключевую роль в метаболизме, селективно пропуская потоки неорганических ионов и органических молекул. В мембранах хлоропластов осуществляются первичные процессы фотосинтеза — запасание энергии света в виде энергии высокоэнергетических химических соединений, используемых в дальнейшем для синтеза органического вещества и других внутриклеточных процессов. В мембранах митохондрий сосредоточены ключевые стадии процесса дыхания, мембраны нервных клеток определяют их способность к нервной проводимости. Математические модели процессов в биологических мембранах составляют существенную часть математической биофизики.

Существующие модели в основном представляют собой системы дифференциальных уравнений. Однако очевидно, что непрерывные модели не способны описать в деталях процессы, происходящие в столь индивидуальных и структурированных сложных системах, каковыми являются живые системы. В связи с развитием вычислительных, графических и интеллектуальных возможностей компьютеров все большую роль в математической биофизике играют имитационные модели, построенные на основе дискретной математики, в том числе модели клеточных автоматов.

6. **Имитационные модели** конкретных сложных живых систем, как правило, максимально учитывают имеющуюся информацию об объекте. Имитационные модели применяются для описания объектов различного уровня организации живой мате-

рии — от биомакромолекул до моделей биогеоценозов. В последнем случае модели должны включать блоки, описывающие как живые, так и «косные» компоненты. Классическим примером имитационных моделей являются модели *молекулярной динамики*, в которых задаются координаты и импульсы всех атомов, составляющих биомакромолекулу, и законы их взаимодействия. Вычисляемая на компьютере картина «жизни» системы позволяет проследить, как физические законы проявляются в функционировании простейших биологических объектов — биомакромолекул и их окружения. Сходные модели, в которых элементами (кирпичиками) уже являются не атомы, а группы атомов, используются в современной технике компьютерного конструирования биотехнологических катализаторов и лекарственных препаратов, действующих на определенные активные группы мембран микроорганизмов, вирусов или выполняющих другие направленные действия.

Имитационные модели созданы для описания *физиологических процессов*, происходящих в жизненно важных органах: нервном волокне, сердце, мозге, желудочно-кишечном тракте, кровеносном русле [10]. На них проигрываются «сценарии» процессов, протекающих в норме и при различных патологиях, исследуется влияние на процессы различных внешних воздействий, в том числе лекарственных препаратов. Имитационные модели широко используются для описания *продукционного процесса растений* и применяются для разработки оптимального режима выращивания растений с целью получения максимального урожая или получения наиболее равномерно распределенного во времени созревания плодов. Особенно важны такие разработки для дорогостоящего и энергоемкого тепличного хозяйства.

Базовые модели

В математической биофизике, как и в любой науке, существуют простые модели, которые поддаются аналитическому исследованию и обладают свойствами, позволяющими описывать целый спектр природных явлений. Такие модели называют базовыми. В физике классической базовой моделью является гар-

монический осциллятор (шарик — материальная точка — на пружинке без трения). После того как досконально математически изучена суть процессов на базовой модели и ее модификациях, по аналогии становятся понятными явления, происходящие в гораздо более сложных реальных системах. Например, релаксация конформационных состояний биомакромолекулы рассматривается аналогично осциллятору в вязкой среде.

Несмотря на огромное разнообразие живых систем, можно выделить некоторые важнейшие присущие им качественные свойства: рост, самоограничение роста, способность к переключениям — существование двух или нескольких стационарных режимах, автоколебательные режимы (биоритмы), пространственная неоднородность, квазистохастичность. Все эти свойства можно продемонстрировать на сравнительно простых нелинейных динамических моделях, которые и выступают в роли базовых моделей математической биологии.

Неограниченный рост. Экспоненциальный рост. Автокатализ

Одно из фундаментальных предположений, лежащих в основе всех моделей роста, — пропорциональность скорости роста численности популяции, будь то популяция зайцев или популяция клеток. Для многих одноклеточных организмов или клеток, входящих в состав клеточных тканей, размножение — это просто деление, то есть удвоение числа клеток через определенный интервал времени, называемый характерным временем деления. Для сложно организованных растений и животных размножение происходит по более сложному закону, но в простейшей модели можно предположить, что скорость размножения вида пропорциональна численности этого вида.

Математически это записывается с помощью дифференциального уравнения, линейного относительно переменной x , характеризующей численность (концентрацию) особей в популяции:

$$\frac{dx}{dt} = Rx. \quad (1)$$

Здесь R в общем случае может быть функцией как самой численности, так и времени, или зависеть от других внешних и внутренних факторов.

Закон (1) был сформулирован Томасом Робертом Мальтусом (1766–1834) в книге «О росте народонаселения» (1798). Согласно (1), если коэффициент пропорциональности $R = r = \text{const}$ (как это предполагал Мальтус), численность будет расти неограниченно по экспоненте:

$$x = x_0 e^{rt}; \quad x_0 = x(t = 0).$$

Для большинства популяций существуют ограничивающие факторы, и по тем или иным причинам рост популяции прекращается. Единственное исключение представляет человеческая популяция, которая на протяжении всего исторического времени растет даже быстрее, чем по экспоненте. Исследования Мальтуса оказали большое влияние как на экономистов, так и на биологов, в частности теорию Мальтуса подробно анализирует в своих дневниках **Чарльз Дарвин**. Одну из причин нарушения закона Мальтуса в реальной живой природе Дарвин видит в борьбе видов за существование.

Закон экспоненциального роста справедлив на определенной стадии роста для популяций клеток в ткани, водорослей или бактерий в культуре. В моделях математическое выражение, описывающее увеличение скорости изменения величины с ростом самой этой величины, называют *автокаталитическим членом* (*авто* — само, *катализ* — модификация скорости реакции, обычно ускорение, с помощью веществ, не принимающих участия в реакции), автокатализ — «самоускорение» реакции.

Ограниченный рост. Уравнение Ферхюльста

Базовой моделью, описывающей ограниченный рост, является модель Ферхюльста (1848):

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K} \right). \quad (2)$$

Параметр K носит название «емкости популяции», выражается в единицах численности (или концентрации) и носит *системный* характер, то есть определяется целым рядом различных обстоятельств, среди них — ограничения на количество субстрата для микроорганизмов, доступного объема для популяции клеток ткани, пищевой базы или убежищ для высших животных.

График зависимости правой части уравнения (2) от численности x и численности популяции от времени представлены на рис. 1 (а и б).

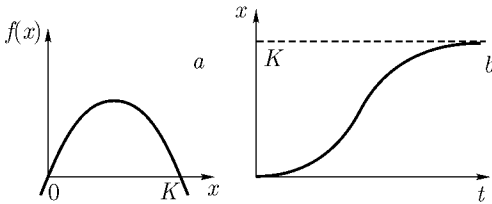


Рис. 1. Ограниченный рост. Зависимость величины скорости роста от численности (а) и численности от времени (б) для логистического уравнения

Изучение дискретного аналога уравнения (2) во второй половине XX века выявило совершенно новые и замечательные его свойства. Рассмотрим численность популяции в последовательные моменты времени, что соответствует реальной процедуре пересчета особей (или клеток) в популяции. Зависимость численности на временном шаге номер $n + 1$ от численности на предыдущем шаге n можно записать в виде

$$x_{n+1} = rx_n(1 - x_n). \quad (3)$$

Поведение во времени переменной x_n в зависимости от величины параметра r может носить характер не только ограниченного роста, как было для непрерывной модели (2), но также быть колебательным или квазистохастическим, как это изображено на рис. 2 справа. Сверху вниз значение параметра собственной скорости роста r увеличивается. Кривые, представляющие вид зависимости значения численности в данный момент времени ($t + 1$)

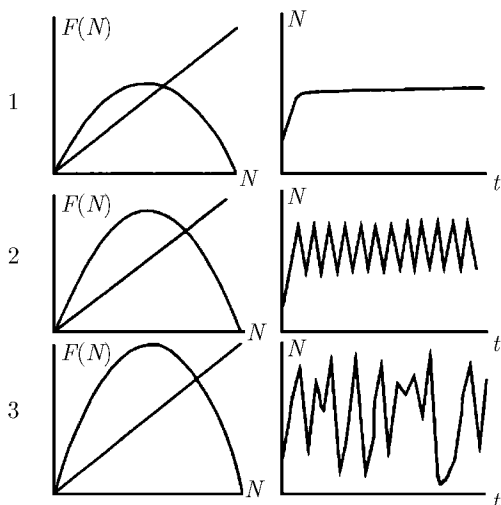


Рис. 2. Вид функции зависимости численности на последующем шаге от численности на предыдущем шаге (левый столбец) и поведение численности во времени (правый столбец) при разных значениях параметра r : 1 — ограниченный рост; 2 — колебания, 3 — хаос

от значений численности в предыдущий момент времени t , представлены на рис. 2 слева, эта скорость нарастает при малых численностях и убывает, а затем обращается в нуль при больших численностях. Динамический тип кривой роста популяции зависит от того, насколько быстро происходит рост при малых численностях, т. е. определяется производной (тангенсом угла наклона этой кривой) в нуле, который определяется коэффициентом r . Для небольших r численность популяции стремится к устойчивому равновесию. Когда график слева становится более крутым, устойчивое равновесие переходит в устойчивые циклы. По мере увеличения численности длина цикла растет, и значения численности повторяются через 2, 4, 8, ..., 2^n поколений. При величине параметра $r > 2,570$ происходит хаотизация решений. При достаточно больших r динамика численности демонстрирует хаотические всплески (вспышки численности насекомых). Уравнения

такого типа описывают динамику численности сезонно размножающихся насекомых с непрерывающимися поколениями.

Дискретное описание оказалось продуктивным для систем самой различной природы. Аппарат представления динамического поведения системы на плоскости в координатах $[x_t, x_{t+T}]$ позволяет определить, является наблюдаемая система колебательной или квазистохастической. Например, представление данных электрокардиограммы позволило установить, что сокращения человеческого сердца в норме носят нерегулярный характер, а в период приступов стенокардии или в предынфарктном состоянии ритм сокращения сердца становится строго регулярным. Такое «ужесточение» режима является защитной реакцией организма в стрессовой ситуации и свидетельствует об угрозе жизни системы.

Ограничения по субстрату. Модели Моно и Михаэлиса – Ментен

Одной из причин ограничения роста может быть недостаток пищи (лимитирование по субстрату на языке микробиологии). Из микробиологических исследований известно, что в условиях лимитирования по субстрату скорость роста растет пропорционально концентрации субстрата, а при избытке субстрата выходит на постоянную величину, определяемую генетическими возможностями популяции. В течение некоторого времени численность популяции растет экспоненциально, пока скорость роста не начинает лимитироваться какими-либо другими факторами. Зависимость скорости роста R в формуле (1) от субстрата может быть описана в виде

$$R(S) = \frac{\mu_0 S}{K_S + S}. \quad (4)$$

Здесь K_S — константа, равная концентрации субстрата, при которой скорость роста равна половине максимальной, μ_0 — максимальная скорость роста, равная величине r в формуле (2). Уравнение (5) впервые написано крупнейшим французским биохимиком Жаком Моно (1912–1976). Совместно с Франсуа Жакобом позднее им были разработаны представления о роли транспорт-

ной рибонуклеиновой кислоты (mRNA) в аппарате размножения клетки. В развитие представлений о генных комплексах, которые были ими названы оперонами, Жакоб и Моно постулировали существование класса генов, которые регулируют функционирование других генов путем воздействия на синтез транспортной РНК. Такой механизм генной регуляции впоследствии полностью подтвердился для бактерий. Обоим ученым (а также Андре Львову) была присуждена Нобелевская премия 1965 г. Жак Моно был также философом науки и незаурядным писателем. В своей знаменитой книге «Случайность и необходимость» (1971) Моно высказывает мысли о случайности возникновения жизни и эволюции, а также о роли человека и его ответственности за происходящие на Земле процессы.

Модель Моно (4) по форме совпадает с уравнением Михаэлиса – Ментен (1913), которое описывает зависимость скорости ферментативной реакции от концентрации субстрата при условии, когда общее количество молекул фермента постоянно и значительно меньше количества молекул субстрата:

$$\mu(S) = \frac{\mu_0 S}{K_M + S}. \quad (5)$$

Здесь K_M – константа Михаэлиса, одна из важнейших для ферментативных реакций величина, определяемая экспериментально, имеющая смысл и размерность концентрации субстрата, при которой скорость реакции равна половине максимальной. Закон Михаэлиса – Ментен выводится на основании уравнений химической кинетики и описывает скорость образования продукта в соответствии со схемой:



Формула Михаэлиса – Ментен (5) отражает более глубокие закономерности кинетики ферментативных реакций, которые в свою очередь определяют жизнедеятельность и рост микроорганизмов, описываемые эмпирической формулой (4), этим и определяется сходство уравнений (4) и (5).

Базовая модель взаимодействия. Конкуренция. Отбор

Биологические системы вступают во взаимодействие друг с другом на всех уровнях, будь то взаимодействие биомолекул в процессе биохимических реакций, или взаимодействие видов в популяциях. Взаимодействие может протекать в структурах, тогда система может быть охарактеризована определенным набором состояний, так происходит на уровне субклеточных, клеточных и организменных структур. Кинетика процессов в структурах в математических моделях как правило описывается с помощью систем уравнений для вероятностей состояний комплексов.

В случае, когда взаимодействие происходит случайно, его интенсивность определяется концентрацией взаимодействующих компонентов и их подвижностью — обобщенной диффузией. Именно такие представления приняты в базовых моделях взаимодействия видов. Классической книгой, в которой рассматриваются математические модели взаимодействия видов стала книга Вито Вольтерра «Математическая теория борьбы за существование» (1931) [3]. В ней постулированы в математической форме свойства биологических объектов и их взаимодействий, которые затем исследуются как математические объекты. Вито Вольтерра (1860–1940) завоевал мировую известность своими работами в области интегральных уравнений и функционального анализа. Кроме чистой математики его интересовали вопросы применения математических методов в биологии, физике, социальных науках. В годы службы в ВВС в Италии, он много работал над вопросами военной техники и технологии (задачи баллистики, бомбометания, эолокации). В этом человеке сочетался талант ученого и темперамент активного политика, принципиального противника фашизма. Он был единственным итальянским сенатором, проголосовавшим против передачи власти Муссолини. Когда в годы фашистской диктатуры в Италии Вольтерра работал во Франции, Муссолини, желая привлечь на свою сторону всемирно известного ученого, предлагал ему различные высокие посты в фашистской Италии, но всегда получал решительный

отказ. Антифашистская позиция привела Вольтерра к отказу от кафедры в Римском университете и от членства в итальянских научных обществах.

Серьезно вопросами динамики популяций В.Вольтерра стал интересоваться с 1925 г. после бесед с молодым зоологом Умберто Д'Анкона, будущим мужем его дочери, Луизы. Д'Анкона, изучая статистику рыбных рынков на Адриатике, установил любопытный факт: когда в годы первой мировой войны (и сразу вслед за ней) интенсивность промысла резко сократилась, то в улове увеличилась относительная доля хищных рыб. Такой эффект предсказывался моделью «хищник-жертва», предложенной Вольтерра.

Вольтерра предположил по аналогии со статистической физикой, что интенсивность взаимодействия пропорциональна вероятности встречи (вероятности столкновения молекул), то есть произведению концентраций. Это и некоторые другие предположения позволили построить математическую теорию взаимодействия популяций одного трофического уровня (конкуренция, симбиоз) или разных трофических уровней (хищник-жертва, паразит-хозяин).

Простейшая из моделей — модель отбора на основе конкурентных отношений — работает при рассмотрении конкурентных взаимодействий любой природы: биохимических соединений, различного типа оптической активности, конкурирующих клеток, особей, популяций. Ее модификации применяются для описания конкуренции в экономике. Пусть имеется два совершенно одинаковых вида с одинаковой скоростью размножения, которые являются антагонистами, то есть при встрече они угнетают друг друга. Модель их взаимодействия может быть записана в виде (Чернавский, 1984):

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= ax - bxy, \\ \frac{dy}{dt} &= ay - bxy. \end{aligned} \tag{6}$$

Согласно такой модели, симметричное состояние сосуществования обоих видов является неустойчивым, один из взаимодей-

ствующих видов обязательно вымрет, а другой размножится до бесконечности. Введение ограничения на субстрат (типа 4) или системного фактора, ограничивающего численность каждого из видов (типа 2), позволяет построить модели, в которых один из видов выживает и достигает определенной стабильной численности. Они описывают известный в экспериментальной экологии принцип конкуренции Гаузе, в соответствии с которым в каждой экологической нише выживает только один вид.

В случае, когда виды обладают различной собственной скоростью роста, коэффициенты при автокаталитических членах в правых частях уравнений будут различными, а фазовый портрет системы становится несимметричным. При различных соотношениях параметров в такой системе возможно как выживание одного из двух видов и вымирание второго (если взаимное угнетение более интенсивно, чем саморегуляция численности), так и сосуществование обоих видов, в случае, когда взаимное угнетение меньше, чем самоограничение численности каждого из видов.

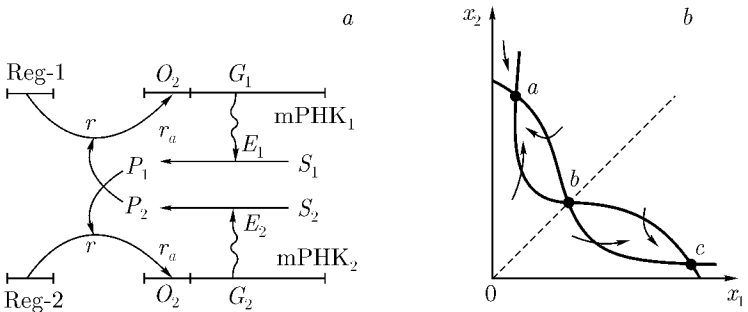


Рис. 3. Схема синтеза двух ферментов Жакоба и Моно (а) и фазовый портрет триггерной систем (б) (Романовский и др., 1984)

Еще одной классической бистабильной системой является модель альтернативного синтеза двух ферментов Жакоба и Моно. Схема синтеза приведена на рис. 3а. Ген-регулятор каждой системы синтезирует неактивный репрессор. Этот репрессор, соединяясь с продуктом противоположной системы синтеза

ферментов, образует активный комплекс. Активный комплекс, обратимо реагируя с участком структурного гена — опероном, блокирует синтез мРНК. Таким образом, продукт второй системы P_2 является корепрессором первой системы, а P_1 — корепрессором второй. При этом в процессе корепрессии могут участвовать одна, две и более молекул продукта. Очевидно, что при таком характере взаимодействий при интенсивной работе первой системы вторая будет заблокирована, и наоборот. Модель такой системы предложена и подробно изучены в школе проф. Д. С. Чернавского [7]. После соответствующих упрощений, уравнения, описывающие синтез продуктов P_1 и P_2 имеют вид:

$$\begin{aligned} \frac{dP_1}{dt} &= \frac{A_1}{B_1 + P_2^m} - q_1 P_1, \\ \frac{dP_2}{dt} &= \frac{A_2}{B_2 + P_1^m} - q_2 P_2. \end{aligned} \tag{7}$$

Здесь P_1, P_2 — концентрации продуктов, величины A_1, A_2, B_1, B_2 , выражаются через параметры своих систем. Показатель степени m показывает, сколько молекул активного репрессора (соединений молекул продукта с молекулами неактивного репрессора, который предполагается в избытке) соединяются с опероном для блокировки синтеза мРНК. Фазовый портрет системы, (изображение траекторий системы при разных начальных условиях на координатной плоскости, по осям которой отложены величины переменных системы), для $m = 2$ и определенном соотношении остальных параметров изображен на рис. 3б. Так же как и фазовый портрет системы двух конкурирующих видов, он имеет триггерный характер. Сходство свидетельствует о том, что в основе способности системы к переключениям лежит конкуренция — видов, ферментов, состояний. Важным для моделей клеточного цикла, дифференцировки и других является вопрос о возможном переключении триггера из одного в другое устойчивое стационарное состояние. Систему можно «перебросить» через сепаратрису двумя способами: добавив достаточно большое количество вещества, которое в первоначальном состоянии находилось в минимуме; или параметрически, изменив характер

фазового портрета таким образом, что первоначальное состояние системы становится неустойчивым (переход через бифуркацию седло-узел) и система приобретает лишь одно устойчивое стационарное состояние, которое было отделено от первоначального сепаратрисой. Именно такой тип регуляции предлагается в моделях клеточного цикла. Изменение параметров системы при этом может быть обусловлено генетической программой, например в случае клеточного цикла, происходит в процессе роста клетки.

Классические модели Лотки и Вольтерра и их модификации

Первое понимание, что собственные ритмы возможны в богатой энергией системе за счет специфики взаимодействия ее компонентов, пришло после появления простейших нелинейных моделей взаимодействия химических веществ в уравнениях Лотки и взаимодействия видов — в моделях Вольтерра [3]. Уравнение Лотки рассмотрено им в 1925 г. в книге «Элементы физико-химической биологии» и описывает систему следующих химических реакций

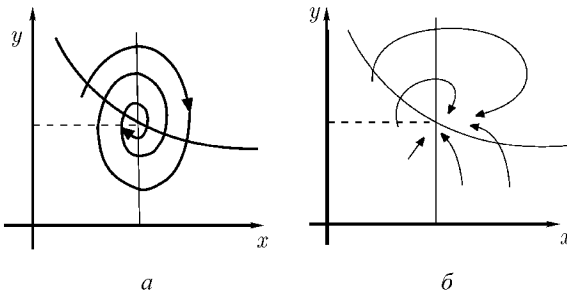
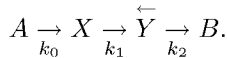


Рис. 4. Модель химических реакций Лотки. Фазовый портрет системы при значениях параметров, соответствующих: а) затухающим колебаниям; б) устойчивому стационарному состоянию типа узел

В некотором объеме находится в избытке вещество A . Молекулы A с постоянной скоростью (константа k_0) превращаются в молекулы вещества X (реакция нулевого порядка). Вещество X может превращаться в вещество Y , причем скорость этой реакции тем больше, чем больше концентрация вещества Y — реакция второго порядка. В схеме это отражено обратной стрелкой над символом Y . Молекулы Y в свою очередь необратимо распадаются, в результате образуется вещество B (реакция первого порядка). Система уравнений, описывающих реакцию, имеет вид:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= k_0 - k_1xy, \\ \frac{dy}{dt} &= k_1xy - k_2y, \\ \frac{dB}{dt} &= k_2y.\end{aligned}\tag{8}$$

Здесь x, y, B — концентрации химических компонентов. Первые два уравнения системы не зависят от B , поэтому их можно рассматривать отдельно. При определенных значениях параметров в системе возможны *затухающие колебания*.

Базовой моделью *незатухающих колебаний* является классическое уравнение Вольтерра, описывающее взаимодействие видов типа хищник–жертва. Как и в моделях конкуренции, взаимодействие видов описывается в соответствии с принципами химической кинетики: скорость убыли количества жертв (x) и скорость прибыли количества хищников (y) считаются пропорциональными их произведению

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= ax - bxy, \\ \frac{dy}{dt} &= cxy - dy.\end{aligned}\tag{9}$$

На рис. 5 представлены фазовый портрет системы, по осям которого отложены численности жертв и хищников — (а) и кинетика численности обоих видов — зависимость численности от времени — (б). Видно, что численности хищников и жертв колеблются

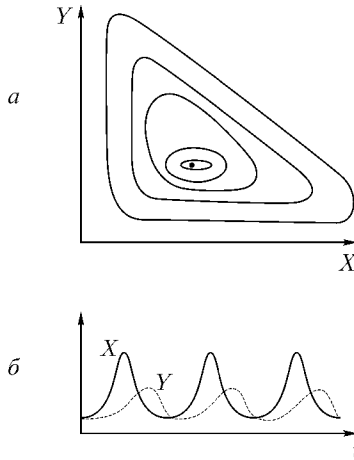


Рис. 5. Модель хищник–жертва Вольтерра, описывающая незатухающие колебания численности: а) фазовый портрет; б) зависимость численности жертвы и хищника от времени

в противофазе. Модель Вольтерра (9) имеет один существенный недостаток: параметры колебаний ее переменных меняются при флуктуациях параметров и переменных системы (*негрубая система*).

Модели взаимодействия видов

С середины XX века, в связи с развитием интереса к экологии и с быстрым усовершенствованием компьютеров, позволившим численно решать и исследовать системы нелинейных уравнений, стало развиваться направление популяционной динамики, посвященное выработке общих критериев с целью установить, какого вида модели могут описать те или иные особенности поведения численности взаимодействующих популяций, в частности устойчивые колебания.

Эти работы развивались по двум направлениям. Представители первого направления, описывая входящие в модельные системы функции, задают лишь качественные особенности этих

функций, такие как положительность, монотонность, отношения типа больше–меньше (Колмогоров (1972), Rosenzweig, (1969) Pielou, (1969); Mac'Arthur (1971); Nisbet and Gurney (1982)).

Примером служит работа А. Н. Колмогорова (1935, переработана в 1972), который рассмотрел обобщенную модель взаимодействия биологических видов типа хищник–жертва или паразит–хозяин. Модель представляет собой систему двух уравнений общего вида:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= k_1(x)x - L(x)y, \\ \frac{dy}{dt} &= k_2(x)y.\end{aligned}\tag{10}$$

В модель заложены следующие предположения:

1) Хищники не взаимодействуют друг с другом, т. е. коэффициент размножения хищников k_2 и число жертв L , истребляемых в единицу времени одним хищником, не зависит от y . 2) Прирост числа жертв при наличии хищников равен приросту в отсутствие хищников минус число жертв, истребляемых хищниками. Функции $k_1(x)$, $k_2(x)$, $L(x)$ непрерывны и определены на положительной полуоси $x, y \geq 0$. 3) $dk_1/dx < 0$. Это означает, что коэффициент размножения жертв в отсутствие хищника монотонно убывает с возрастанием численности жертв, что отражает ограниченность пищевых и иных ресурсов. 4) $dk_2/dx > 0$, $k_2(0) < 0 < k_2(\infty)$. С ростом численности жертв коэффициент размножения хищников монотонно убывает с возрастанием численности жертв, переходя от отрицательных значений (когда нечего есть) к положительным. 5) Число жертв, истребляемых одним хищником в единицу времени, $L(x) > 0$ при $N > 0$; $L(0) = 0$.

Исследование модели (10) и ее частных случаев, например модели Rosenzweig (1965, 1969), привело к выводу о том, что регулярные колебания в системе имеют место, если численность хищника ограничивается наличием жертвы. Если численность жертвы ограничивается количеством необходимых ей ресурсов или численность хищника ограничивается не количеством жертвы, а другим фактором, это приводит к затухающим колебаниям. К затуханию колебаний приводит также наличие убежищ для

жертв, которые делают их недоступными для хищников. Амплитуда колебаний будет возрастать, и это приведет в конце концов к вымиранию одного или обоих видов, если хищник может прокормиться при такой плотности популяции жертв, которая значительно ниже допустимой емкости среды (см. логистическое уравнение (2)).

В рамках второго направления последовательно рассматривались различные модификации системы Вольтерра, получаемые включением в исходную систему различных дополнительных факторов и закономерностей, описываемых явными функциями (Холлинз, 1965, Иевлев, 1955, MacArthur, 1971, Gilpin, 1973; Полуэктов, 1980, Shaffer, 1984; Dunban, 1984; Базыкин, 1985, Malchow, Медвинский, 1995, 1998). Модификация модели Вольтерра с учетом ограниченности субстрата в форме Моно (уравнение 5) и учет самоограничения численности (как в уравнении 2) приводит к модели, изученной А. Д. Базыкиным в книге «Биофизика взаимодействующих популяций» (1985):

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= Ax - \frac{Bxy}{1+px} - Ex^2, \\ \frac{dy}{dt} &= -Cy + \frac{Dxy}{1+px} - My^2. \end{aligned} \quad (11)$$

Система (11) объединяет свойства базовых уравнений (1), (2), (4), (10). При малых численностях и в отсутствие хищника жертва (x) будет размножаться по экспоненциальному закону (1); хищник (y) в отсутствие жертв будет вымирать также по экспоненте; если особей того или иного вида много, в соответствии с базовой моделью (2) срабатывает системный ферхюльстовский фактор (член $-Ex^2$ в первом уравнении и $-My^2$ — во втором). Интенсивность взаимодействия видов считается пропорциональной произведению их численностей (как в модели (10)) и описывается в форме Моно (модель 4), роль субстрата играет вид-жертва, а роль микроорганизмов — вид-хищник. Параметрическое пространство модели (11) разделено на ряд областей с разным характером фазового портрета, с ее помощью можно описать сложные типы поведения взаимодействующих видов: наличие двух устойчивых стационарных состояний, затухающие

колебания численностей, автоколебания и проч. Теоретический анализ моделей взаимодействий видов дан в книге А. Д. Базыкина «Биофизика взаимодействующих популяций» [1], а также в книгах Свирежева, Логофета (1978), Заславского, Полуэктова (1988), Ризниченко (2002).

Использование компьютерной техники позволило применить результаты, полученные на моделях типа (10)–(11), к конкретным популяциям, в частности к задачам оптимального промысла и разработке биологических методов борьбы с насекомыми-вредителями. Особый интерес для практики представляет выработка критериев близости системы к опасным границам, при переходе через которые система перестает существовать или переходит в качественно иное состояние. При этом характер динамики популяции резко меняется, например, популяция переходит от монотонного роста к резким колебаниям численности или просто вымирает. Такие границы называются *бифуркационными*. Исследование свойств моделей показывает, что одним из признаков близости к опасной границе является очень медленное восстановление численности после воздействия неблагоприятного фактора. Индикатором опасности служит также изменение формы колебаний численностей хищника и жертвы. Если из близких к гармоническим колебания становятся релаксационными, то есть характерные времена изменения численности видов начинают сильно различаться, причем амплитуда колебаний со временем нарастает, это может привести к потере устойчивости системы и вымиранию одного или обоих видов.

Модели ферментативного катализа

Ферменты представляют собой высокоспециализированные белковые катализаторы, ускоряющие течение биохимических реакций в сотни тысяч–миллионы раз. Любое ферментативное превращение начинается со связывания молекул субстратов с активным центром фермента и завершается разрывом этих связей. Гипотеза об образовании лабильного субстрат-ферментного комплекса была впервые высказана в 1902 г. Брауном и Анри.

Пытаясь дать количественное толкование явлению насыщения амилазных реакций субстратами, Анри в 1904 г. допустил, что реакция образования фермент-субстратного комплекса находится в равновесии, и вывел уравнение начальной скорости реакции

$$\mu(S) = \frac{\mu_0 S}{K_M + S}.$$

К этому же уравнению пришли в 1914 г. Михаэлис и Ментен, а позднее, в 1925 г., Бриггс и Холдейн, которые получили аналогичное выражение в предположении квазистационарности реакции образования фермент-субстратного комплекса. В 1943 г. Чанс экспериментально подтвердил образование такого комплекса спектрофотометрическим методом и проследил за изменением его концентрации в ходе реакции, катализируемой гемосодержащим ферментом пероксидазой. В 1930 г. Холдейн распространил теоретические представления о фермент-субстратном комплексе на случай двухсубстратных и обратимых реакций и постулировал существование различных фермент-субстратных, фермент-продуктных и фермент-ингибиторных промежуточных комплексов. В настоящее время множество таких комплексов экспериментально изучено.

Учет наличия ингибиторов в системе, в частности в случае, когда в качестве ингибитора выступают молекулы субстрата, образующие как активные, так и неактивные комплексы с субстратом, приводит к более сложным нелинейным выражениям для скорости реакции:

$$\nu = \frac{ks}{K_m + s + s^2/K_s}.$$

Наличие такого типа нелинейности обуславливает важные свойства ферментативных систем: множественность стационарных состояний, колебательный характер изменения переменных, квазистохастические режимы. Анализ кинетических особенностей различных схем ферментативных реакций с помощью представлений на фазовой плоскости и в параметрическом пространстве, детально представлен в [4, 14].

Модель проточной культуры микроорганизмов

Микробиологические популяции являются хорошим экспериментальным объектом для проверки идей и результатов как экологических, так и эволюционных теорий. В большинстве своем микроорганизмы — одноклеточные организмы, они имеют высокое отношение поверхности к объему и поэтому высокие интенсивности обмена с окружающей средой, высокие скорости размножения, большой прирост биомассы. Для математического описания микробных популяций обычно используют аппарат обыкновенных дифференциальных уравнений. В отношении микробиологических систем такое описание гораздо более обосновано, чем применительно к наземным и водным высшим организмам. В лабораторных исследованиях *in vitro* работают с количеством особей порядка 10^{10} и выше. В большом промышленном ферментере могут одновременно жить 10^{16} – 10^{17} дрожжевых клеток. Отклонение численности от средних значений, вызванное случайными обстоятельствами, пропорционально $1/\sqrt{N}$, где N — численность популяции. Таким образом, для многочисленных популяций можно строить модель в терминах средних численностей или концентраций. Вторым фактором — относительная однородность культуры микроорганизмов в объеме культиватора. Это позволяет пренебречь пространственными эффектами.

В микробиологии общепринят эмпирический подход к построению моделей. Из всех факторов, влияющих на рост клетки, выбирают лимитирующий и опытным путем находят зависимость скорости роста от его концентрации. В общем виде кинетика концентрации клеток в непрерывной культуре описывается уравнением

$$\frac{dx}{dt} = x(\mu - \nu). \quad (12)$$

Здесь x — концентрация клеток в культиваторе, μ — функция, описывающая размножение популяции; она может зависеть от концентрации клеток x , концентрации субстрата (обычно обозначается S), температуры, pH среды и прочих факторов; ν — скорость вымывания.

Для поддержания культуры в области нелимитированного

роста требуются внешние регуляторы. В случае лимитирования роста внешним фактором, например недостатком субстрата, стационарный режим работы культиватора устанавливается путем саморегуляции. Это имеет место в природных проточных системах и в наиболее распространенном типе непрерывных культиваторов — *хемостате*, где задается скорость разбавления культуры, или скорость протока. Теория хемостата впервые была разработана Моно (1950) и Гербертом (1956) и с той поры постоянно совершенствуется. В современных моделях учитывается структурная неоднородность биомассы, возрастная неоднородность культуры и другие детали культивирования.

При непрерывном перемешивании можно считать весь объем культиватора однородно заполненным, концентрации субстрата и клеток в каждой точке культиватора одинаковыми и описывать поведение этих концентраций во времени с помощью системы обыкновенных дифференциальных уравнений:

$$\begin{aligned}
 (a) \quad & \frac{dx}{dt} = \mu(S)x - Dx, \\
 (b) \quad & \frac{dS}{dt} = DS_0 - \alpha\mu(S)x - DS, \\
 (c) \quad & \mu(S) = \frac{\mu_m S}{K_m + S}.
 \end{aligned} \tag{13}$$

Здесь S — концентрация субстрата; x — концентрация клеток в культиваторе; S_0 — концентрация субстрата, поступившего в культиватор; D — скорость протока (разбавления) культуры; α^{-1} — «экономический коэффициент», показывающий, какая часть поглощенного субстрата идет на приращение биомассы. Смысл членов, входящих в правые части уравнений: $\mu(S)$ — прирост биомассы за счет поглощения субстрата; $-Dx$ — отток биомассы из культиватора; $-\alpha\mu(S)x$ — количество субстрата, поглощенного клетками культуры; DS_0 — приток субстрата в культиватор; $-DS$ — отток неиспользованного субстрата из культиватора. Скорость роста биомассы предполагается зависящей только от концентрации субстрата в соответствии с формулой Моно (4).

Рассмотренная модель является упрощенной и для описания реальных процессов требует дополнений. Например, при боль-

ших концентрациях субстрат может оказывать ингибирующее действие, и тогда формулу для скорости роста следует записывать в виде

$$\mu(S) = \frac{\mu_m S}{K_m + S + AS^2}. \quad (14)$$

В системе, где существует такая зависимость скорости роста от субстрата, возможны триггерные режимы — наличие двух устойчивых стационарных состояний и зависимость стационарных значений концентраций субстрата и биомассы от начальных условий (от величины затравки и начальной концентрации биомассы). На скорость роста биомассы может оказывать влияние концентрация продуктов метаболизма в среде, окружающей клетку. Тогда к двум уравнениям, описывающим динамику концентрации биомассы и субстрата в непрерывном процессе культивирования, следует добавить третье уравнение, выражающее динамику концентрации продуктов метаболизма:

$$\mu(S) = \frac{\mu_m S}{(K_m + S) + (K_P + P)}. \quad (15)$$

Формула (15) известна как формула Моно-Иерусалимского. В биотехнологии для расчета оптимальных режимов культивирования применяются формулы, принимающие в расчет и другие особенности как метаболизма самих микроорганизмов, так и условий их выращивания.

Возрастные распределения микроорганизмов

Однородность клеток в микробной популяции всегда относительна. Большую роль в процессах роста микробной популяции играет возрастная структура. Делиться, т.е. увеличивать численность популяции, способны только клетки, достигшие определенного возраста (или определенного размера). Возрастная гетерогенность популяции может служить причиной сложной немонотонной динамики ее численности.

Простейшая двухвозрастная модель клеточной популяции предложена Н. В. Степановой [7]. Популяция разбита на две группы клеток: молодые и старые. Клетки первой группы интенсивно

растут, но не достигли физиологической зрелости и неспособны делиться. Члены второй группы способны к делению, процесс деления может быть задержан при помощи ингибиторов. Уравнения для численностей молодых (N_1) и старых (N_2) клеток имеют вид:

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= \frac{2}{T_2} N_2 - \frac{1}{T_1} N_1 - DN_1, \\ \frac{dN_2}{dt} &= \frac{1}{T_1} N_1 - \frac{1}{T_2} N_2 - DN_2.\end{aligned}\tag{16}$$

Здесь T_1 — среднее время созревания молодой клетки, T_2 — среднее время пребывания старой клетки в репродуктивном периоде, D — скорость потока. Множитель 2 в первом уравнении отражает тот факт, что старая клетка делится на две молодые. Предположение о выделении ингибитора старыми клетками позволяет описать колебательные режимы в системе.

Детализация возрастной структуры популяций приводит к классу матричных моделей, впервые предложенных Лесли (1945, 1948). Предполагается, что популяция содержит n возрастных групп, из которых группы с номерами $k, k+1, \dots, k+p$ производят потомство. Размножение происходит в определенные моменты времени: t_1, t_2, \dots, t_n . Тогда в начальный момент времени t_0 популяция характеризуется вектор-столбцом

$$X(t_0) = \begin{pmatrix} x_1(t_0) \\ x_2(t_0) \\ \vdots \\ x_n(t_0) \end{pmatrix}.\tag{17}$$

Вектор $X(t_1)$, характеризующий популяцию в следующий момент времени, например через год, связан с вектором $X(t_0)$ через матрицу перехода L следующим образом.

$$X(t_1) = \begin{pmatrix} x_1(t_1) \\ x_2(t_1) \\ \vdots \\ x_n(t_1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \sum_{i=k}^{k+p} \alpha_i x_i(t_0) \\ \beta_1 x_1(t_0) \\ \vdots \\ \beta_{n-1} x_{n-1}(t_0) \end{pmatrix}.\tag{18}$$

Поясним смысл стоящего справа вектора. Потомство, которое появилось за единицу времени от всех репродуктивных групп, поступает в группу 1.

$$x_1(t_1) = \sum_{i=k}^{k+p} \alpha_i x_i(t_0) = \alpha_k x_k(t_0) + \alpha_{k+1} x_{k+1}(t_0) + \dots + \alpha_{k+p} x_{k+p}(t_0). \quad (19)$$

Вторая компонента получается с учетом перехода особей, находившихся в момент t_0 в первой группе, во вторую и возможной гибели части из этих особей:

$$\beta_1 x_1(t_0), \quad 0 < \beta_1 < 1.$$

Аналогично получают третья и все остальные компоненты. Все особи, находившиеся в момент t_0 в последней возрастной группе, к моменту t_1 погибнут. Поэтому последняя компонента вектора $X(t_1)$ составляется лишь из тех особей, которые перешли из предыдущей возрастной группы.

$$x_n(t) = \beta_{n-1} x_{n-1}(t), \quad 0 < \beta_{n-1} < 1.$$

Коэффициенты: α — коэффициент рождаемости, β — коэффициент выживания. В моделях Лесли они полагались постоянными, в более сложных моделях могут быть представлены более сложными функциями, зависящими от времени, концентрации субстрата, размеров самой популяции. Вектор $X(t_1)$ получается умножением вектора $X(t_0)$ на матрицу:

$$X(t_1) = LX(t_0), \quad (20)$$

которая имеет вид:

$$L = \begin{vmatrix} 0 & 0 & 0 & \alpha_k & \alpha_{k+1} & \dots & \alpha_{k+p} & 0 & 0 \\ \beta_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \beta_2 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \beta_{n-1} & 0 \end{vmatrix}. \quad (21)$$

По диагонали матрицы стоят нули, под диагональными элементами — коэффициенты выживания β , на первой строке стоят члены, характеризующие число особей, родившихся от соответствующих групп. Все остальные элементы матрицы равны нулю. Таким образом, зная структуру матрицы L и начальное состояние популяции — вектор-столбец $X(t_0)$, можно прогнозировать состояние популяции в любой наперед заданный момент времени.

$$X(t_k) = LX(t_{k-1}) = L^k X(t_0). \quad (22)$$

Главное собственное число матрицы L дает скорость, с которой размножается популяция, когда ее возрастная структура стабилизировалась.

Непрерывные модели возрастной структуры оперируют не с численностями отдельных групп, а с непрерывной функцией распределения организмов по возрастам. Уравнение для плотности функции распределения было впервые получено Мак-Кендриком в 1926 г., а затем «переоткрыто» фон Ферстером в 1959 г. и носит его имя. Это уравнение представляет собой дифференциальную форму закона сохранения числа особей. В уравнении две независимые переменные — время t и возраст τ , который отсчитывается с момента рождения особи; $n(t, \tau)d\tau$ — количество особей, имеющих возраст в интервале $[\tau, \tau + d\tau]$. Общее число особей всех возрастов в момент времени t определяется интегралом $N(t) = \int_0^{\infty} n(t, \tau)d\tau$. Уравнение Ферстера имеет вид:

$$\frac{\partial n(t, \tau)}{\partial t} + \frac{\partial n(t, \tau)}{\partial \tau} = -[D(t) + \omega(t, \tau)n(t, \tau)], \quad (23)$$

с начальным условием $n(0, \tau) = g(\tau)$.

В уравнении (23) слева стоит полная производная dn/dt , при этом учтено, что $d\tau/dt = 1$, в правой части уравнения — члены, которые описывают процессы, приводящие к изменению числа клеток данного возраста. Убыль клеток может быть вызвана разными причинами — смертностью, миграцией, для проточной культуры всеми этими процессами можно пренебречь по сравнению с протоком клеток через культиватор. Скорость протока $D(t)$ не зависит от возраста клеток, но может зависеть от

времени. Член $-\omega(t, \tau)u(t, \tau)$ описывает убыль клеток из данного интервала возрастов при делении на дочерние со скоростью ω . Прирост численности в результате размножения происходит в нулевой возраст и войдет в граничное условие при $\tau = 0$:

$$n(t, 0) = k \int_0^{\infty} n(t, \tau') W(t, \tau') d\tau'. \quad (24)$$

Здесь k — число потомков в одном акте размножения, $W(t, \tau') d\tau'$ — вероятность размножения родителя в возрастном интервале $[\tau', \tau' + d\tau']$, равная удельной скорости размножения:

$$W(t, \tau) d\tau = \omega(t, \tau) dt, \quad \omega = W \frac{d\tau}{dt} = W. \quad (25)$$

Если родители остаются в популяции после размножения (дрожжи), то $W(t, \tau)$ — плотность безусловной вероятности деления в возрасте τ (функция распределения возрастов деления). Если же клетки выбывают из своей возрастной группы после деления (водоросли, бактерии), то $W(t, \tau)$ — плотность условной вероятности разделиться в возрасте τ , если клетка дожила до этого возраста, не разделившись.

Имеются модели, описывающие распределение клеток по размерам и массам. Их легче сопоставлять с экспериментальными данными, так как имеются экспериментальные методы определения размеров клеток. Активно разрабатываются методы микроизмерений, позволяющие определить и другие параметры отдельных клеток (например, фотосинтетическую активность, содержание хлорофилла в водорослях, внутриклеточное рН и др.). Все большее распространение получают методы проточной микрофлуорометрии, позволяющие регистрировать спектральные характеристики сотен и тысяч микроорганизмов и строить соответствующие распределения признаков отдельных особей. Информация об эволюции этих распределений дает новые возможности оценки состояния популяций микроорганизмов, например состояний популяций планктона в морях, почвенных микроорганизмов, клеток крови.

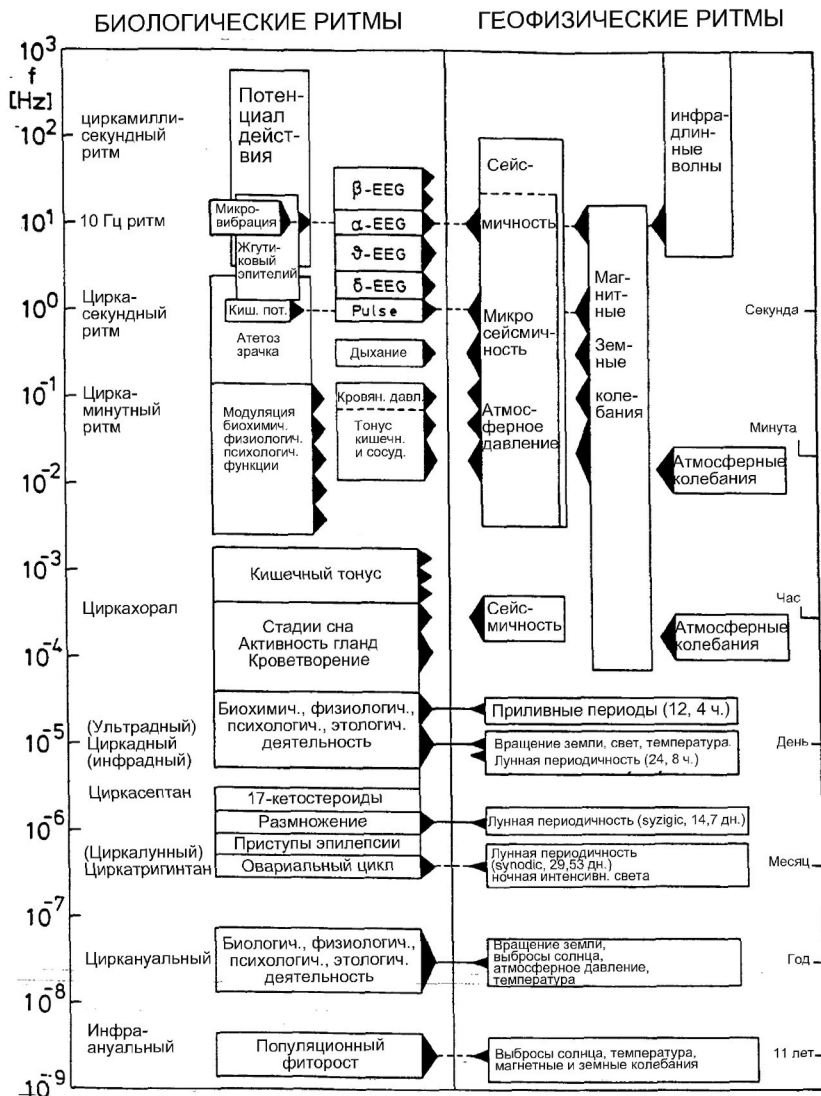


Рис. 6. Биологические и геофизические ритмы в природе

Колебания и ритмы в биологических системах

Для биологических систем характерно периодическое изменение различных характеристик. Период этих колебаний может быть связан с периодическими изменениями условий жизни на Земле — смена времен года, смена дня и ночи. Но многие периодические процессы имеют частоту изменения, не связанную очевидным образом с внешними гео-космическими циклами. Это так называемые «биологические часы» различной природы, начиная от колебаний биомакромолекул, биохимических колебаний, ритмы дыхания, сердечные сокращения, периодические изменения температуры тела, вплоть до популяционных волн. Регулярное периодическое изменение величин представляет собой один из типов стационарных (неизменных во времени) режимов поведения системы. Режимы, которые устанавливаются с течением времени и в дальнейшем остаются неизменными, называются притягивающими режимами, или *аттракторами*. Если колебания в системе имеют постоянные период и амплитуду, устанавливаются независимо от начальных условий и поддерживаются благодаря свойствам самой системы, а не вследствие воздействия периодической силы, система называется *автоколебательной*. На фазовой плоскости притягивающему режиму автоколебаний соответствует замкнутая изолированная фазовая траектория — *предельный цикл*. Затухающие колебания в таких системах устойчивы, так как отклонения от стационарного колебательного режима затухают. К классу автоколебательных систем относятся колебания в метаболических системах, периодические процессы фотосинтеза, колебания концентрации кальция в клетке, колебания в сердечной мышце, колебания численности животных в популяциях и сообществах.

Классическим примером колебательной биохимической реакции является *гликолиз* [4, 5, 8]. В процессе гликолиза осуществляется распад глюкозы и других сахаров, при этом соединения, содержащие шесть молекул углерода, превращаются в трикарбоновые кислоты, включающие три молекулы углерода. За счет избытка свободной энергии в процессе гликолиза на одну молекулу шестиуглеродного сахара образуются две моле-

кулы АТФ. Основную роль в генерации наблюдаемых колебаний концентраций компонентов реакции: фруктозо-6-фосфата, фруктозо-1,6-фосфата и восстановленного НАД (никотинаминадениндинуклеотид) играет ключевой фермент гликолитического пути — фосфофруктокиназа (ФФК). Полная схема гликолитических реакций изображена на рис. 7.

Упрощенная схема реакций может быть представлена в виде:



На схеме [Гл] — глюкоза, Ф6Ф — фруктозо-6-фосфат — субстрат ключевой реакции, ФДФ — продукт этой реакции, который является субстратом в следующей стадии. Обе реакции катализируются ферментами. В безразмерных переменных система описывающих реакции уравнений может быть записана в виде:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= k - \chi \frac{x}{(K_{mx} + x)} \frac{y}{(K_{my} + y)}, \\ \frac{dy}{dt} &= \chi \frac{x}{(K_{mx} + x)} \frac{y}{(K_{my} + y)} - q \frac{y}{(K'_{my} + y)}. \end{aligned} \quad (26)$$

Здесь зависимости скоростей реакций от переменных записаны в форме Михаэлиса — Ментен (Моно), как это было представлено в уравнении (5). Кинетика изменений переменных и фазовые портреты системы при разных значениях параметров представлены на рис. 8. Колебательные реакции в системе гликолиза были сначала предсказаны на математической модели (Higgins, 1964), и лишь после этого зарегистрированы экспериментально с помощью метода дифференциальной спектроскопии в лаборатории Б. Чанса (1966).

Во многих типах живых клеток наблюдаются колебания внутриклеточной концентрации кальция, период которых может варьировать от 0,5 до 10 мин. Простейшая схема процессов, приводящих к гармонично обусловленным колебаниям кальция, основой которых служит процесс кальция индуцированного выхода

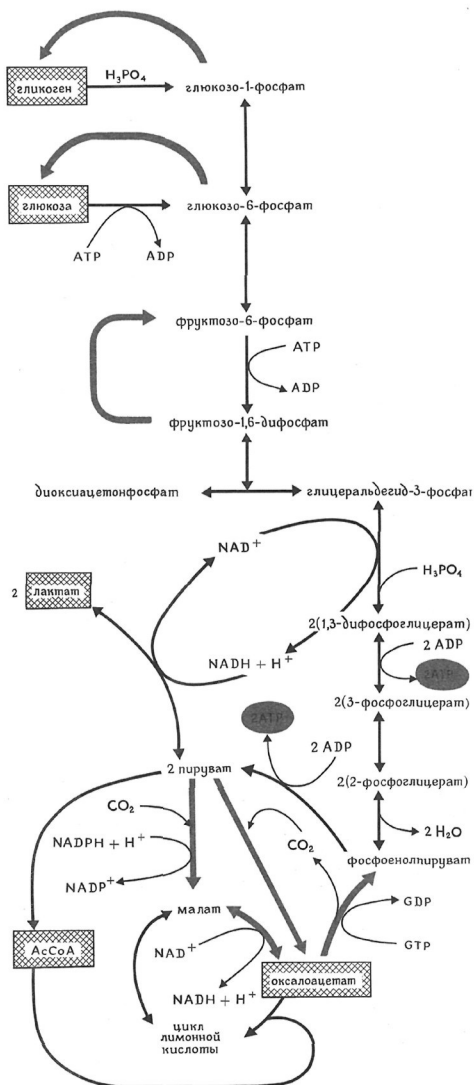


Рис. 7. Схема реакций гликолиза

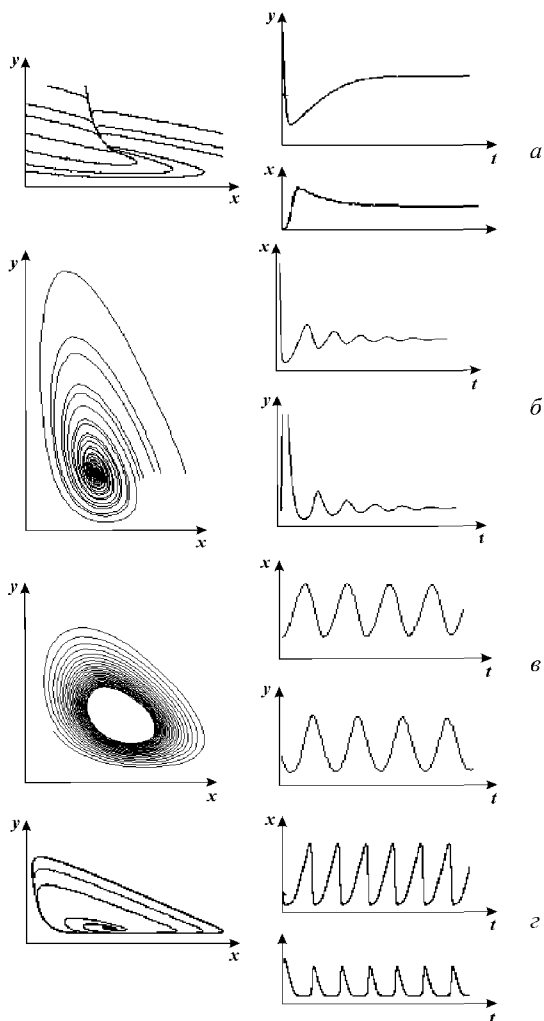


Рис. 8. Модель гликолиза. Кинетика изменений концентраций фруктозо-6-фосфата (x) и фруктозо-1,6-дифосфата (y) (справа) и фазовый портрет системы (слева) при разных значениях параметров системы: а) бесколебательный процесс, б) затухающие колебания, в) квазигармонические колебания, г) релаксационные колебания

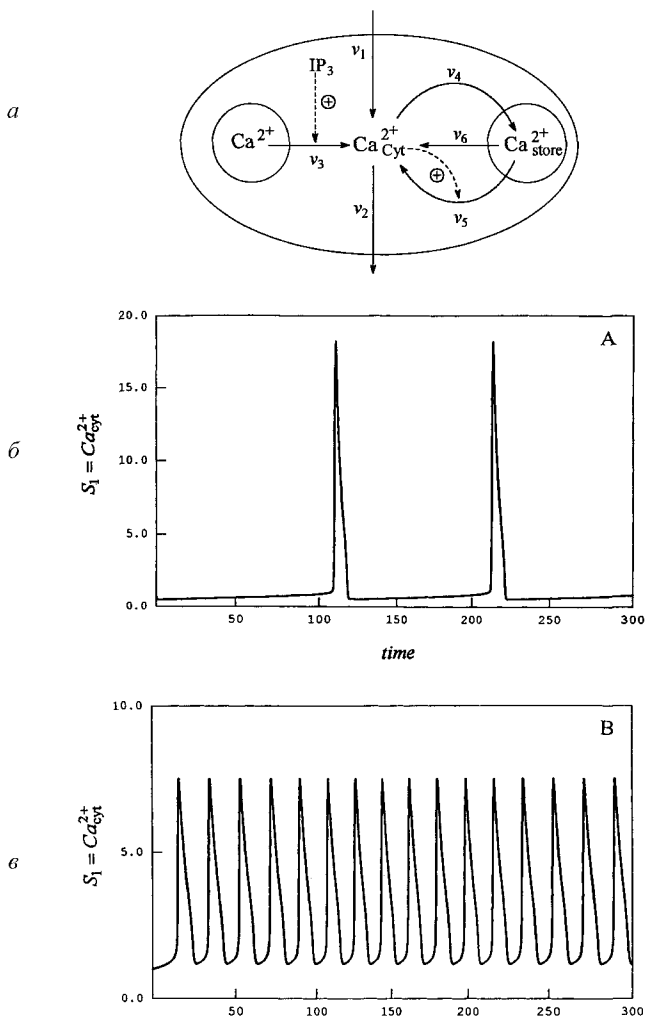


Рис. 9. Модель внутриклеточных колебаний кальция: а — схема процессов, приводящих к внутриклеточным колебаниям кальция. IP_3 — рецептор, стимулирующий колебания. б, в — кинетика концентрации Ca при разных значениях параметров (Dupont, Goldbeter, 1983)

кальция из клетки, приведена на рис. 9. Такие колебания впервые наблюдались Эндо с соавторами (1970) на клетках скелетных мышц, Фабиато (1975) на клетках саркоплазматического ретикулума сердца быка, и позднее — многими другими исследователями.

Схема и модель процессов, предложена и описана Dupont and Goldbeter (1989, 1994). Рассматриваются приток и отток кальция в клетку через плазматическую мембрану (константы скоростей v_1 и v_2 , соответственно); гармонально активируемое освобождение кальция из пула (скорость v_3); активный транспорт цитозольного кальция в пул, (v_4), освобождение кальция из пула, активируемое цитозольным кальцием (v_5); свободный отток кальция из пула в цитозоль (v_6). Модель состоит из двух дифференциальных уравнений

$$\begin{aligned} \frac{dS_1}{dt} &= v_1 - v_2 + v_3 - v_4 + v_5 + v_6, \\ \frac{dS_2}{dt} &= v_4 - v_5 - v_6. \end{aligned} \quad (27)$$

Здесь S_1 — концентрация кальция в цитозоле, S_2 — концентрация кальция в гармонально чувствительном пуле.

Выражения для величин скоростей были предложены в Simogyi, Stuckin (1991):

$$v_2 = k_2 S_1, \quad v_4 = k_4 S_1, \quad v_5 = \frac{k_5 S_2 S_1^{nH}}{K_{0.5}^{nH} + S_1^{nH}}, \quad v_6 = k_6 S_2. \quad (28)$$

Модель предсказывает колебания концентрации кальция во времени, по форме близкие к экспериментальным (рис. 9).

Клеточные циклы

В процессе жизненного цикла клетка удваивает свое содержимое и делится на две. В организме млекопитающего для поддержания жизни производятся ежесекундно миллионы новых клеток. Нарушение регуляции пролиферации клеток проявляется как онкологическое заболевание. Этим вызван большой ин-

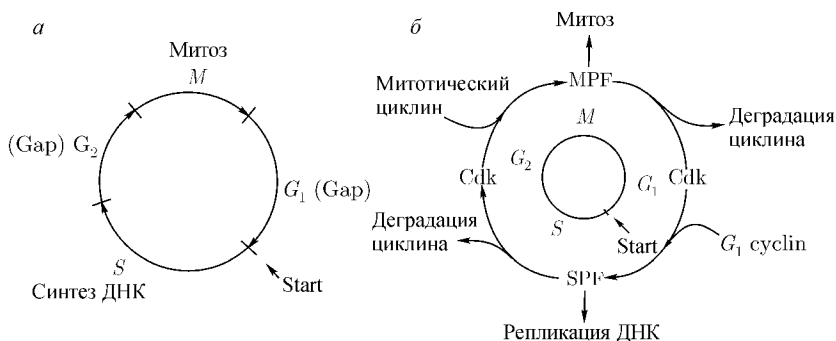


Рис. 10. Схема клеточного цикла

интерес к изучению и моделированию механизмов регуляции клеточного деления [7, 11].

Клеточный цикл состоит из двух периодов: митоз (M -фаза) включает разделение предварительно удвоенного ядерного материала, деление ядра и деление самой клетки — цитокинез, и занимает около часа. Значительно более длительный период между двумя митозами занимает интерфаза, включающая стадию роста G_1 , фазу репликации ДНК (S), фазу подготовки к делению G_2 . Клеточный цикл (рис. 10) регулируется генами и белками-ферментами двух основных классов. Циклин-зависимые протеин-киназы (Cdk) индуцируют последовательность процессов путем фосфорилирования отдельных белков. Циклины, которые синтезируются и деградируют при каждом новом цикле деления, связываются с молекулами Cdk и контролируют их способность к фосфорилированию, без циклина Cdk не активны. Количество этих молекул-регуляторов различно в разного вида клетках. В делении дрожжевой клетки основные роли играют один Cdk и девять циклинов, которые образуют девять разных циклин-Cdk комплексов. У гораздо более сложно организованных млекопитающих изучено шесть Cdk и полтора десятка циклинов. Контроль выхода клетки из G_1 и G_2 фаз осуществляют промотор-фактор S -фазы (SPF) и промотор-фактор M -фазы (MPF), представляющие собой гетеродимеры. Существует

особая контрольная точка клеточного цикла (Start), с которой заканчивается рост (G_1 фаза) и начинается процесс синтеза ДНК. Простая модель процесса предложена Тайсоном (Tyson, 1995). Постулируется существование фактора транскрипции SBF, который может быть в активной S_a и пассивной S_i форме. Он переходит в активную форму под действием циклина Cln (N) и Start-киназы (Cdc28-Cln3) (A) и инактивируется другим веществом (E). Циклин продуцируется путем активации SBF и деградирует. SBF активируется Chu и Start-киназой и инактивируется фосфатазой. Безразмерная модель процессов имеет вид:

$$\begin{aligned} \frac{dn}{d\tau} &= \frac{s}{k_s + s} - n, \\ \frac{ds}{d\tau} &= (\alpha + \lambda n) \frac{1 - s}{k_i + 1 - s} - \mu \frac{s}{k_a + s}. \end{aligned} \quad (29)$$

Модель имеет одно или три стационарных решения (два устойчивых) в зависимости от значений параметров и при увеличении параметра α (в процессе роста клетки) описывает переключение системы из G_1 в S фазу.

Добавление двух уравнений сходного вида позволяет описать также переключение из G_2 в фазу митоза M . Полная модель, учитывающая и другие регуляторные ферменты в фосфорилированной и дефосфорилированной форме, содержит 9 нелинейных уравнений (Novak, Tyson 1993) и хорошо описывает кинетику деления ооцитов Xenopus. При соответствующем подборе параметров она применима к описанию деления других типов клеток. Большое количество работ было посвящено попыткам моделирования периодического воздействия на клеточный цикл с целью оптимизации параметров рентгено- радио- или хемотерапии при воздействии на клетки онкологических опухолей.

В современной литературе по математической биологии рассмотрены тысячи автоколебательных систем на разных уровнях организации живой природы. Несомненно, колебательный характер процессов — эволюционное изобретение природы, и их функциональная роль имеет несколько разных аспектов. Во-первых, колебания позволяют разделить процессы во времени,

когда в одном компартменте клетки протекает сразу несколько различных реакций, организуя периоды высокой и низкой активности отдельных метаболитов. Во-вторых, характеристики колебаний, их амплитуда и фаза, несут определенную информацию и могут играть регуляторную роль в каскадах процессов, проходящих на уровне клетки и живого организма. Наконец, колебательные (потенциально или реально) системы служат локальными элементами распределенных активных сред, способных к пространственно-временной самоорганизации, в том числе и к процессам морфогенеза.

Внутриклеточные колебания задают эндогенные биологические ритмы (биологические часы), которые свойственны всем живым системам. Именно они определяют периодичность деления клеток, отмеряют время рождения и смерти живых организмов. Модели колебательных систем типа (26)–(29) используются в ферментативном катализе, теории иммунитета, в теории трансмембранного ионного переноса, микробиологии и биотехнологии.

Пространственно-временная самоорганизация биологических систем

Все биологические системы: биологические макромолекулы, клетки, ткани, сообщества организмов — являются активными распределенными системами. Превращение веществ и трансформация энергии в них происходят в отдельных элементарных объемах, связанных между собой переносом вещества, диффузионным или направленным под действием внешних сил, или с помощью специальных адаптационных механизмов, присущих живым организмам. Каждый элементарный объем является открытой по массе и веществу системой, далекой от термодинамического равновесия, причем богатые энергией вещества или другие источники энергии распределены в пространстве и связаны между собой потоками вещества и энергии. В таких системах возможно распространение импульсов и волн возбуждения, образование стационарных простран-

ственно неоднородных распределений веществ и другие явления самоорганизации, которые получили название автоволновых процессов.

Наиболее хорошо изучены процессы в возбудимых мембранах нервного волокна: нервные импульсы, волны в нейронных сетях мозга, волны возбуждения в мышцах. Волны электрических потенциалов распространяются по волокнам сердечной мышцы. Патологические состояния в виде аритмии и фибрилляции определяются здесь возникновением автономных источников волн — ревербераторов. Другие типы автоволновых процессов проявляются в процессах морфогенеза при дифференцировке тканей. Локальными реакционными элементами таких систем являются генетические системы биосинтеза белка, а процессы переноса осуществляются системами активного трансмембранного транспорта. В сообществах некоторых организмов (коллективных амеб) взаимодействие клеток осуществляется посредством выделения веществ-аттрактантов (циклическая АМФ). Взаимное движение клеток к источнику сигналов и их агрегация носят волновой характер. Автоволновые процессы лежат также в основе движений в стенках каналов кровеносных сосудов, сокращений стенок кишечника и других отделов желудочно-кишечного тракта, механических перемещений клеток на плоской поверхности и других процессов.

Волны жизни

Стремление к росту и размножению ведет к распространению в пространстве, занятию нового ареала, экспансии живых организмов. Жизнь распространяется так же как пламя по степи во время степного пожара. Эта метафора отражает тот факт, что пожар (в одномерном случае — распространение пламени по бикфордову шнуру) описывается с помощью той же базовой модели, что и распространение вида. Знаменитая в теории горения модель ПКП (Петровского – Колмогорова – Пискунова) впервые была предложена ими в 1937 г. именно в биологической постановке как модель распространения доминирующего вида в пространстве. Все три автора этой работы являются крупней-

шими российскими математиками. Академик Иван Георгиевич Петровский (1901–1973) — автор фундаментальных трудов по теории дифференциальных уравнений, алгебре, геометрии, математической физике, в течение более 20 лет был ректором Московского Государственного университета им. М. В. Ломоносова (1951–1973). Андрей Николаевич Колмогоров (1903–1988) — глава российской математической школы по теории вероятностей и теории функций, автор фундаментальных трудов по математической логике, топологии, теории дифференциальных уравнений, теории информации, организатор школьного и университетского математического образования, написал несколько работ, в основу которых положены биологические постановки.

Рассмотрим постановку задачи о распространении вида в активной — богатой энергией (пищей) среде. Пусть в любой точке прямой $r > 0$ размножение вида описывается функцией $f(x) = x(1 - x)$. В начальный момент времени вся область слева от нуля занята видом x , концентрация которого близка к единице. Справа от нуля — пустая территория. В момент времени $t = 0$ вид начинает распространяться (диффундировать) вправо с константой диффузии D . Процесс описывается уравнением:

$$\frac{\partial x}{\partial t} = f(x) + D \frac{\partial^2 x}{\partial r^2}. \quad (9)$$

При $t > 0$ в такой системе начинает распространяться волна концентраций в область $r > 0$, которая является результатом двух процессов: случайного перемещения особей (диффузии частиц) и размножения, описываемого функцией $f(x)$. С течением времени фронт волны перемещается вправо, причем его форма приближается к определенной предельной форме. Скорость перемещения волны определяется коэффициентом диффузии и формой функции $f(x)$, и для функции $f(x)$, равной нулю при $x = 0$ и $x = 1$ и положительной в промежуточных точках, выражается простой формулой: $\lambda = 2\sqrt{D}f'(0)$.

Изучение пространственного перемещения в модели хищник-жертва (9) показывает, что в такой системе в случае неограниченного пространства будут распространяться волны «бегства и погони» (Chow, Tam, 1976) а в ограниченном простран-

стве установятся стационарные пространственно неоднородные структуры (диссипативные структуры), или автоволны, в зависимости от параметров системы.

Автоволны и диссипативные структуры. Базовая модель «брюсселятор»

Нелинейное взаимодействие компонентов системы в сочетании с процессами переноса приводит к сложным пространственно-временным режимам поведения компонентов системы. Первая модель такого взаимодействия была изучена Тьюрингом в работе «Химические основы морфогенеза». Алан М. Тьюринг (1912–1954) английский математик и логик, прославился своими работами по компьютерной логике и теории автоматов. В 1952 г. он опубликовал первую часть исследования, посвященного математической теории образования структур в первоначально однородной системе, где одновременно проходят химические реакции, в том числе автокаталитические процессы, сопровождаемые потреблением энергии, и пассивные процессы переноса — диффузия. Работа Тьюринга стала классической, ее идеи легли в основу современной теории нелинейных систем, теории самоорганизации и синергетики. Рассматривается система уравнений:

$$\begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial t} &= P(x, y) + D_x \frac{\partial^2 x}{\partial r^2}, \\ \frac{\partial y}{\partial t} &= Q(x, y) + D_y \frac{\partial^2 y}{\partial r^2}. \end{aligned} \quad (31)$$

Уравнения такого типа называются уравнениями «реакция-диффузия». В линейных системах диффузия — процесс, который приводит к выравниванию концентраций во всем реакционном объеме. Однако в случае нелинейного взаимодействия переменных x и y , в системе может возникать неустойчивость гомогенного стационарного состояния и образуются сложные пространственно-временные режимы типа автоволн или диссипативных структур — стационарных во времени и неоднородных по пространству распределений концентраций, поддержа-

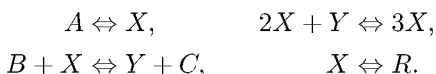
ние которых происходит за счет диссипации энергии системы. Условием возникновения структур в таких системах является различие коэффициентов диффузии реагентов, а именно, наличие близкодействующего «активатора» с малым коэффициентом диффузии и дальнедействующего «ингибитора» с большим коэффициентом диффузии.

Такие режимы в двухкомпонентной системе были изучены в деталях на базовой модели «брюсселятор» (Пригожин и Лефевр, 1968), названной в честь брюссельской научной школы под руководством И. Р. Пригожина, в которой наиболее интенсивно проводились эти исследования. Илья Романович Пригожин (род. 1917 г. в Москве) — всю жизнь работал в Бельгии. С 1962 г. он — директор Международного Сольвеевского института физической химии, а с 1967 г. — директор Центра статистической механики и термодинамики Техасского университета (США). В 1977 г. он получил Нобелевскую премию за работы по нелинейной термодинамике, в частности, по теории диссипативных структур. Пригожин является автором и соавтором целого ряда книг [«Термодинамическая теория структуры, устойчивости и флуктуаций», «Порядок из хаоса», «Стрела времени», и др.], в которых он развивает математические, физико-химические, биологические и философские идеи теории самоорганизации в нелинейных системах, исследует причины и закономерности рождения «порядка из хаоса» в богатых энергией открытых для потоков вещества и энергии системах, далеких от термодинамического равновесия, под действием случайных флуктуаций.

Классическая модель «брюсселятор» имеет вид

$$\begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial t} &= A + X^2Y - (B + 1)X + \frac{\partial^2 x}{\partial r^2}, \\ \frac{\partial y}{\partial t} &= BX - X^2Y + \frac{\partial^2 y}{\partial r^2} \end{aligned} \quad (32)$$

и описывает гипотетическую схему химических реакций:



Ключевой является стадия превращения двух молекул X и одной молекулы Y в X — так называемая тримолекулярная реакция. Такая реакция возможна в процессах с участием ферментов с двумя каталитическими центрами. Нелинейность этой реакции в сочетании с процессами диффузии вещества и обеспечивает возможность пространственно-временных режимов, в том числе образование пространственных структур в первоначально однородной системе — *морфогенез*.

Модели морфогенеза, в том числе модели окраски шкур животных, подробно описаны в монографиях Д. Марри «Нелинейные дифференциальные уравнения в биологии. Лекции о моделях», М., Мир, 1983 (J.D. Murray «Lectures on Nonlinear Differential Equation», Oxford, 1977), J.D. Murray «Mathematical Biology», Springer, 1989, 1993 [4]. Окраска типа «шкур леопарда» образуется в системе реакция-диффузия, локальное взаимодействие которой описывается механизмами, подобными механизмам Жакоба и Моно (Модель Чернавского [7]). Широко известна модель, описывающая дифференцировку клеток гидры (Gierer, Mainhardt, 1972). Локальная безразмерная модель имеет вид:

$$\begin{aligned} \frac{du}{dt} &= a - bu + \frac{u^2}{v(1 + Ku^2)} = f(u, v), \\ \frac{dv}{dt} &= u^2 - v = g(u, v), \end{aligned} \quad (33)$$

a, b, K — константы. Модель описывает автокаталитическую продукцию активатора u — член $u^2/[v(1 + Ku^2)]$ — с учетом насыщения до величины $1/(Kv)$ при больших u . Ингибитор v активируется u в соответствии со вторым уравнением, но ингибирует производство активатора.

В работах Марри для описания окраски шкур животных используется модель, локальная версия которой предложена в Thomas (1976), обладающая близкими свойствами:

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= \gamma f(u, v) + \nabla^2 u, & \frac{\partial v}{\partial t} &= \gamma g(u, v) + d\nabla^2 v, \\ f(u, v) &= a - u - h(u, v), & g(u, v) &= \alpha(b - v) - h(u, v), \\ h(u, v) &= \frac{\rho uv}{1 + u + Ku^2}. \end{aligned} \quad (34)$$

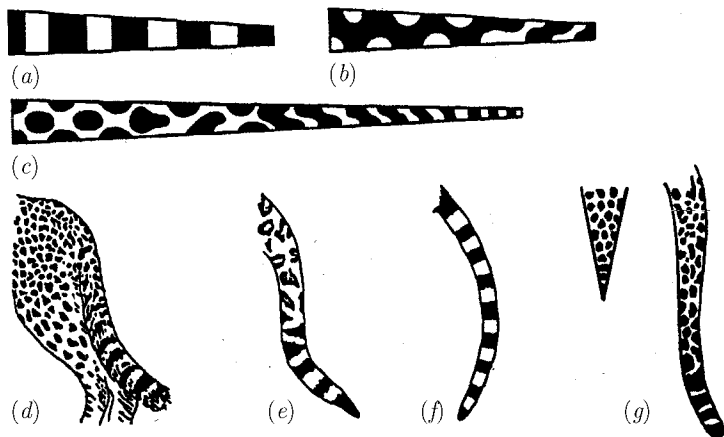


Рис. 11. Примеры результатов моделирования (a-c) и натуральной раскраски (d-g) хвоста ягуара (Murray J.D. *Mathematical Biology*, Springer, 1993, p. 441)

Здесь a , b , α , ρ — положительные параметры. Отношение коэффициентов диффузии d больше единицы, что является условием диффузионной неустойчивости. Фактор γ определяет размер домена при периодической окраске. Пример воспроизводимой на модели структуры приведен на рис. 11. Более реалистичные модели, учитывающие механохимические взаимодействия, рассмотрены в работах Л. В. Белоусова и Б. Н. Белинцева (Б. Н. Белинцев. *Физические основы биологического формообразования*. М., 1991).

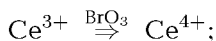
Реакция Белоусова – Жаботинского

Пространственно-временные режимы, предсказанные в моделях типа *реакция-диффузия* можно наблюдать на химических моделях. Самой знаменитой из них является реакция, которую в 1958 г. описал русский химик Белоусов — окисление лимонной кислоты броматом калия, катализируемое ионной парой $\text{Ce}^{4+} - \text{Ce}^{3+}$. Изучение этой реакции было продолжено Жаботин-

ским (1964), который показал, что в качестве катализатора вместо церия можно применять марганец и железо, а в качестве восстановителя вместо лимонной кислоты можно использовать ряд органических соединений, либо имеющих метиленовую группу, либо образующих ее при окислении. К таким соединениям относятся малоновая и броммалоновая кислоты. Обычно реакция проводят при 25° С в сернокислом растворе смеси бромата калия, малоновой и броммалоновой кислот и сернокислого церия. Экспериментальному и модельному изучению реакции Белоусова – Жаботинского посвящены тысячи работ, так как она дает возможность на простой химической системе наблюдать особенности сложных процессов самоорганизации и допускает различного типа управление, в том числе с помощью различных режимов освещения.

Когда реакция происходит в хорошо перемешиваемой среде, в некоторой области начальных концентраций наблюдаются колебания концентраций, которые имеют период порядка минуты и продолжаются около часа. Постепенно колебания затухают, поскольку система замкнута и в нее не поступают исходные вещества, необходимые для протекания реакции. Если реакцию проводить в длинной трубке, в ней можно наблюдать возникновение горизонтальных зон, соответствующих чередующимся областям высоких концентраций. Наконец, если реакция протекает в тонком перемешиваемом слое, например, в чашке Петри, можно наблюдать различные типы волновой активности, концентрационные волны с цилиндрической симметрией, а также вращающиеся спиральные волны (рис. 12). Механизм реакции весьма сложен с химической точки зрения и содержит десятки промежуточных стадий. Упрощенная схема реакции представлена на рис. 13. Можно выделить основные стадии, которые определяют колебательный характер реакции. Это:

1) окисление трехвалентного церия броматом:



2) восстановление четырехвалентного церия малоновой кислотой:



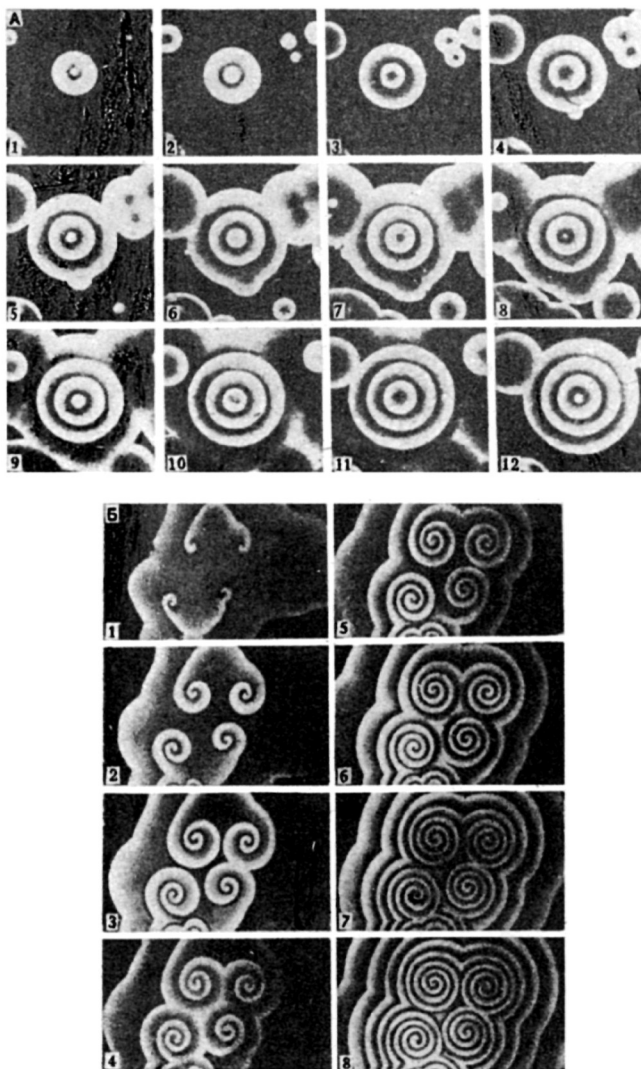


Рис. 12. Типы пространственных режимов в реакции Белоусова – Жаботинского) (Жаботинский, 1974)

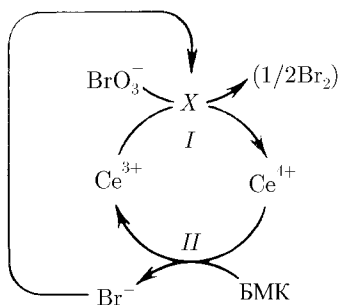


Рис. 13. Схема реакции Белоусова – Жаботинского

Продукты восстановления бромата, образующиеся на стадии 1, бродируют МК, получающиеся бромпроизводные МК разрушаются с выделением Br^- , бромид является сильным ингибитором реакции. Процессы описываются моделью, предложенной А. М. Жаботинским и описанной им в книге «Концентрационные автоколебания», М., 1974:

$$\begin{aligned} \frac{dy}{dt} &= l_1 y(c - x) - l_2 yz + l_5, \\ \frac{dx}{dt} &= l_1 y(c - x) - l_3 x, \\ \frac{dz}{dt} &= l_3 x + l_6(l_7 y - l_8)^2 x - l_4 z. \end{aligned} \quad (35)$$

В модели А. М. Жаботинского x — концентрация ионов церия Ce^{4+} , y — концентрация автокатализатора; z — концентрация бромидов. Учитывая иерархию констант скоростей реакций можно заменить дифференциальное уравнение для z алгебраическим и после введения безразмерных переменных прийти к системе двух уравнений, описывающие колебания концентраций реагентов

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= y(1 - x) - \delta x, \\ \varepsilon \frac{dy}{dt} &= y\{1 - x[1 + \alpha + (y - \alpha)^2]\} + \varepsilon. \end{aligned} \quad (36)$$

Модель хорошо описывает релаксационные колебания Ce^{4+} , представленные на рис. 14 — период четко делится на две части: T_1 — фаза нарастания и T_2 — фаза спада.

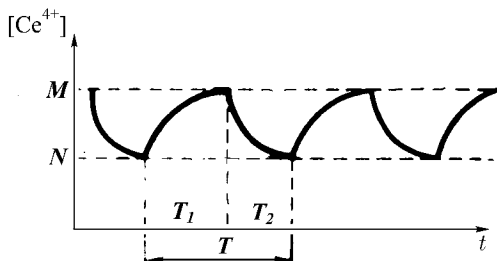


Рис. 14. Колебания в модели Жаботинского (Жаботинский, 1974)

В мировой литературе наибольшее распространение получила модель «орегонатор», предложенная Филдом и Нойесом (1974). В современных исследованиях в качестве локального элемента наиболее часто используется модель

$$\begin{aligned} \varepsilon \frac{dx}{dt} &= qy - xy + x(1 - x), \\ \delta \frac{dy}{dt} &= -qy - xy + 2fz, \\ \frac{dz}{dt} &= x - z. \end{aligned} \quad (37)$$

Здесь малые параметры ε , δ отражают соответствующую иерархию времен процессов, x соответствует безразмерной концентрации HBrO_2 , y — Br^- , z — Ce^{4+} . Для изучения пространственно-временных структур часто используется модель, описывающая пространственно-временную динамику HBrO_2 (переменная u) и катализатора Ce^{4+} (переменная v)

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= \Delta u + \frac{1}{\varepsilon} \left(u - u^2 - fv \frac{u - q}{u + q} \right), \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= u - v. \end{aligned} \quad (38)$$

Детализация моделей типа (31)–(34) позволила описать процессы распространения волн в сердечной мышце [4, 10], образование пятен и другие пространственно-временные распределения планктона в океане (Malchow, Медвинский), распространение волн депрессии в тканях мозга и др.

Теория нервной проводимости

Клетки различных органов могут быть подразделены на два типа: возбудимые клетки нервных волокон, сердца, клетки гладкой и скелетной мускулатуры, и невозбудимые клетки, к которым относятся, в частности, клетки эпителия и фоторецепторы. После приложения электрического тока невозбудимые клетки сразу релаксируют к своему первоначальному состоянию. В возбудимых клетках возникает последовательность процессов, зависящая от величины импульса пропускаемого через мембрану тока. Если импульс имеет надпороговую величину, на возбудимой мембране нервного волокна возникает одиночный нервный импульс — потенциал действия — который длится примерно 1 мс и распространяется по нервному волокну со скоростью от 1 до 100 м/с, сохраняя постоянную амплитуду и форму.

Современные представления о генерации нервного импульса основаны на работах А. Ходжкина, А. Хаксли и Б. Катца, выполненных на гигантских нервных волокнах кальмара (1952), и удостоенные нобелевской премии. Механизм распространения электрического импульса вдоль мембраны аксона (толщина около 50–70 Å) связан с тем, что проницаемость мембраны зависит от имеющихся токов и напряжений, и различна для разного сорта ионов. Главную роль в процессе играют ионы натрия Na^+ и калия K^+ . Важную роль в регуляции процессов играют также ионы кальция. Первая модель распространения электрического импульса вдоль аксона гигантского кальмара была предложена Ходжкиным и Хаксли (1952) и до сих пор является базовой моделью для описания такого типа явлений. Рассматривается положительный ток (I) от внутренней к внешней стороне мембраны аксона. Ток $I(t)$ состоит из потоков ионов через мем-

брану и тока, вызванного изменением трансмембранного потенциала на мембране, обладающей емкостью C . Общее уравнение для изменения тока:

$$I(t) = C \frac{dV}{dt} + I_i. \quad (39)$$

Здесь C — емкость мембраны, I_i — вклад токов за счет трансмембранного переноса ионов. На основании экспериментальных данных, Ходжкин и Хаксли записали следующее выражение для I_i

$$I_i = I_{Na} + I_K + I_L = g_{Na} m^3 h (V - V_{Na}) + g_K m^4 (V - V_K) + g_L (V - V_L), \quad (40)$$

где V — потенциал, I_{Na} , I_K , I_L — соответственно, натриевый, калиевый токи и ток «утечки», обусловленный токами других ионов через мембрану. g — величины проводимости мембраны для соответствующих типов ионов, V — равновесные потенциалы. Величины m , n , h — переменные, изменяющиеся от 0 до 1, для которых справедливы полученные эмпирически дифференциальные уравнения:

$$\begin{aligned} \frac{dm}{dt} &= \alpha_m(V)(1 - m) - \beta_m(V)m, \\ \frac{dn}{dt} &= \alpha_n(V)(1 - n) - \beta_n(V)n, \\ \frac{dh}{dt} &= \alpha_h(V)(1 - m) - \beta_h(V)m. \end{aligned} \quad (41)$$

Качественно α_n , α_m представляют собой функции, подобные $(1 + \text{th } V)/2$, а α_h — функцию типа $(1 - \text{th } V)/2$.

Если к мембране приложен импульс тока $I_a(t)$, уравнение (39) принимает вид:

$$C \frac{dV}{dt} = g_{Na} m^3 h (V - V_{Na}) + g_K m^4 (V - V_K) + g_L (V - V_L) + I_a, \quad (42)$$

Совокупность уравнений (41)–(42) и составляет систему из четырех уравнений, известную как система Ходжкина – Хаксли. Она рассчитывается численно и хорошо воспроизводит наблюдаемые в эксперименте явления протекания натриевого и калиевого тока

через мембрану аксона кальмара. Она имеет стабильное стационарное состояние в отсутствие внешних токов, но когда приложенный импульс тока выше порогового значения, демонстрирует регулярное периодическое возбуждение мембраны.

Модель удается упростить в соответствии с временной иерархией переменных m , n , h . Натриевые токи (величина m) протекают гораздо быстрее, чем калиевые (величина n), поэтому в соответствии с теоремой Тихонова можно заменить дифференциальные уравнения для натриевой составляющей на алгебраические ($dm/dt = 0$). Если считать, что токи утечки протекают еще более медленно ($h = h_0 = \text{const}$), модель сводится к системе уравнений для двух переменных

$$\begin{aligned} \frac{dv}{dt} &= f(v) - w + I_a, & \frac{dw}{dt} &= bv - \gamma w, \\ f(v) &= v(a - v)(v - 1), \end{aligned} \quad (43)$$

где $0 < a < 1$, b и γ — положительные константы, v играет роль потенциала V , а w — характеризует нелинейные свойства проводимости мембраны для всех типов ионов. Модель Фитцхью — Нагумо (43) (FitzHugh 1961, Nagumo et al. 1962) хорошо аналитически исследована и часто используется в качестве локального элемента при описании распространения волн в активных биологических средах, таких как сердечная мышца, или мозговая ткань. На рис. 15 представлен численный расчет (Tsujiikawa 1989) эволюции спиральных волн в двумерной модели Фитцхью — Нагумо:

$$u_t = u(a - u)(1 - u) - v + D\nabla^2 u, \quad v_t = bu - \gamma v. \quad (44)$$

Форма спиральных волн качественно воспроизводит волны потенциала, наблюдаемые на сердечной мышце кролика (рис. 16).

Физико-математические модели биомакромолекул. Молекулярная динамика

Функциональные свойства белков, в том числе их ферментативная активность, определяются их способностью к конформационным перестройкам. Внутренние движения атомов и

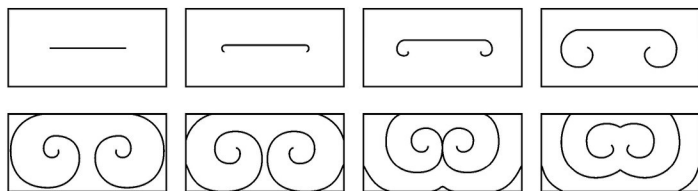


Рис. 15. Эволюция спиральной волны в модели Фитц-Хью-Нагумо (Tsejikama, 1989)

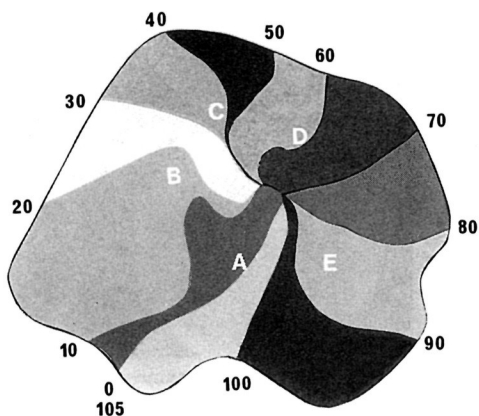


Рис. 16. Спиральные волны распространения потенциала в сердце кролика. (Эксперимент Vonke, Shopman, 1977)

атомных групп глобулярных белков происходят с характерными временами порядка 10^{-13} – 10^{-15} с с амплитудой порядка 0,02 нм. Существенные изменения конформации, например открытие «кармана» реакционного центра для образования фермент-субстратного комплекса, требует коллективных согласованных движений, характерные времена которых на много порядков больше, а амплитуды составляют десятки ангстрем. Проследить, каким образом физические взаимодействия отдельных атомов реализуются в виде макроскопических конформационных движений, стало возможным благодаря мощной быстроедей-

ствующей вычислительной технике лишь в конце XX века методом молекулярной динамики.

В качестве модели молекулярной системы из N атомов берут совокупность N материальных точек, движение которых описывается классическими уравнениями Ньютона:

$$m_i \frac{d^2 r}{dt^2} = F_i \quad (i = 1, \dots, N). \quad (45)$$

Начальные координаты и скорости частиц задаются с учетом данных рентгеновской спектроскопии и ядерного магнитного резонанса. Конформационная энергия молекулы определяется совокупными атом-атомными взаимодействиями и может быть аппроксимирована потенциальной функцией:

$$\begin{aligned} U(r_1, \dots, r_n) = & \frac{1}{2} \sum k_b (b - b_0)^2 + \\ & + \frac{1}{2} \sum k_\Theta (\Theta - \Theta_0)^2 + \frac{1}{2} \sum k_\varphi [1 + \cos(n\varphi - \delta)] + \\ & + \sum \left(\frac{A}{r^{12}} - \frac{B}{r^6} + \frac{q_1 q_2}{D_r} \right) + \sum \left(\frac{A'}{r^{12}} - \frac{C'}{r^{10}} \right). \end{aligned} \quad (46)$$

Суммирование проводится по всем валентным связям, валентным углам, двугранным (торсионным) углам, валентно не связанным парам частиц и парам частиц, образующим водородную связь. Константы в формулах зависят от типа связи и сортов частиц, b — длина валентной связи, Θ — величина валентного угла, φ — двугранный угол, r — расстояние между частицами. Сила, действующая на i -ю частицу, вычисляется из выражения для потенциальной энергии:

$$F_i = - \frac{\partial U(r_1, \dots, r_N)}{\partial r_i}. \quad (47)$$

Потенциал (46) содержит члены, соответствующие различным физическим компонентам взаимодействия атомов: энергии деформации валентных связей, энергии деформации валентных и

двугранных углов, энергии ван-дер-ваальсовых и электростатических взаимодействий. Значения параметров атом-атомных взаимодействий определяются эмпирически из условия максимального соответствия рассчитанных по потенциалу и экспериментально измеренных спектральных, термодинамических и структурных характеристик низкомолекулярных компонент биологических макромолекул. Полученные траектории отдельных атомов анализируются методом корреляционных функций и с помощью карт свободной конформационной энергии молекул, которые представляют собой поверхности распределения вероятности реализации различных конформаций энергии и их сечения. Для коррелирующих степеней свободы наблюдаются, как правило, протяженные узкие участки, вдоль которых происходит коллективная перестройка конформации. Для некоррелирующих переменных имеется набор несвязанных острых локальных минимумов, переход между которыми требует преодоления высокого потенциального барьера, либо обширные области относительно свободного движения. Строение гиперповерхностей уровней потенциальной энергии для систем с конформационными степенями свободы кардинально отличается от аналогичных гиперповерхностей для жестких молекулярных систем, например кристаллов, которые носят регулярный характер.

Первые вычислительные эксперименты для белковой молекулы — ингибитора трипсина панкреатической железы — были проведены по методу молекулярной динамики в 1977 г. Дж. А. Мак-Кэмоном с сотрудниками. Молекула состоит из 58 аминокислотных остатков и содержит 454 тяжелых атома, в структуру также включали четыре внутренних молекулы воды, локализованные согласно кристаллографическим данным. Удалось воспроизвести основной элемент вторичной структуры белка — антипараллельную скрученную β -структуру, а также короткий α -спиральный сегмент. В последние годы выполнены расчеты молекулярной динамики миоглобина, лизоцима, калбиндина, ретиналь связывающего белка, моделировали также перенос электрона в белковых комплексах: феррацитохром С, феррацитохром В5 и феррацитохром-С-пероксидаза в водном окружении. В результате модельных вычислений была предсказана про-

странственная структура комплексов. В расчетах наблюдалась значительная лабильность области белок-белкового контакта, в том числе перемещение ароматической группы белка в область контакта за времена 100 пс. Результаты молекулярной динамики подтверждают роль флуктуаций в электронно-конформационных взаимодействиях, сопровождающих процессы транспорта электронов, миграции и трансформации энергии, ферментативного катализа.

Физико-математические модели подвижности ДНК

При моделировании функциональных движений ДНК плодотворным оказался поиск подходящего механического аналога, то есть хорошо изученной в механике модельной системы с аналогичным набором структурных элементов, движений и взаимодействий. Существуют сотни различных моделей, описывающих движения ДНК: континуальные и дискретные, спиральные и игнорирующие спиральную структуру, имитирующие движение каждого или почти каждого атома фрагмента и имитирующие движения только основных субъединиц, однородные модели и модели, учитывающие наличие последовательности оснований.

Самые простые — модели эластичного стержня с круговым сечением (уровень 1 на рис. 17). Дискретным аналогом является цепочка связанных друг с другом дисков (или бусинок), причем каждому диску соответствует одна или несколько нуклеотидных пар. Динамика эластичного стержня характеризуется тремя типами внутренних движений: продольными смещениями, вращательными, или торсионными, движениями и поперечными смещениями. Решением системы уравнений являются обычные плоские волны, а спектр колебаний ДНК состоит только из трех акустических ветвей: продольной, поперечной и изгибной.

Модели второго уровня учитывают, что молекула ДНК состоит из двух полинуклеотидных цепочек, ее можно смоделировать при помощи двух эластичных стержней, слабо взаимодействующих между собой и свернутых в двойную спираль. Дискретный аналог такой модели представляет собой две цепочки дисков, связанных друг с другом продольными и поперечными

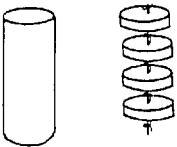
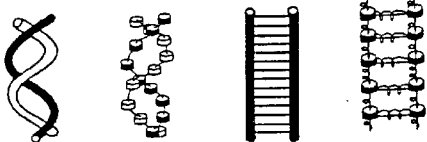
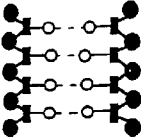
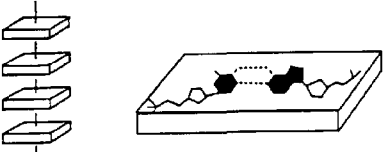
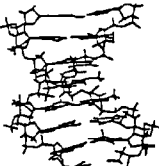
Уровни иерархии	Модели
1	
2	
3	
4	
5	

Рис. 17. Уровни моделирования подвижности ДНК (Якушевич, 1998)

пружинами, причем жесткость продольных пружин много больше, чем жесткость поперечных. Спектр торсионных колебаний, рассчитанных по такой (линейной) модели состоит из двух ветвей: акустической и оптической.

Третий уровень иерархии учитывает тот факт, что каждая из цепочек состоит из трех субъединиц: сахаров, фосфатов и оснований. Четвертый уровень представляют решеточные модели ДНК, описывающие движения атомов, составляющих решеточную ячейку (Powell et al., Phys. Rev. A-35, 1987). Задачи такого рода удастся решить в линейном (гармоническом) приближении и получить сложные спектры ДНК, содержащие множество ветвей. Модели пятого уровня максимально точно передают структуру и движения ДНК (модели молекулярной динамики).

Пионерской работой в области изучения внутренней динамики ДНК явилось исследование Ингландера с соавторами (Englander, Kallenbach, Heeger, Krumhansl, Litwin, 1980). Методом водородно-третиевого обмена была показана принципиальная возможность образования в ДНК открытых состояний, определяемых как мобильные локальные области (длиной от одной до нескольких пар оснований), внутри которых водородные связи разорваны (рис. 18). Образование таких открытых состояний связано со значительными угловыми отклонениями оснований от положений равновесия. Математически этот процесс был описан с помощью гамильтонова формализма, широко применяемого в теоретической и математической физике. При моделировании внутренней подвижности ДНК авторы не ограничились моделированием малых отклонений от положения равновесия (гармоническое или линейное приближение), а рассмотрели движения большой амплитуды (ангармоническое или нелинейное приближение). Было показано, что нелинейные волновые решения синус-уравнения Гордона

$$\varphi_{tt} - \varphi_{zz} + \sin \varphi = 0 \quad (48)$$

являются теми математическими образами, которые могут имитировать открытые состояния ДНК. Здесь функция $\varphi(z, t)$ описывает угловые отклонения оснований от положений равновесия.

Модификация модели Ингландера (Yakushevich, 1998) описывает процессы вращательных движений оснований вокруг сахаро-фосфатных цепочек, характеризующиеся большой амплитудой. Эти движения приводят к разрыву водородных связей

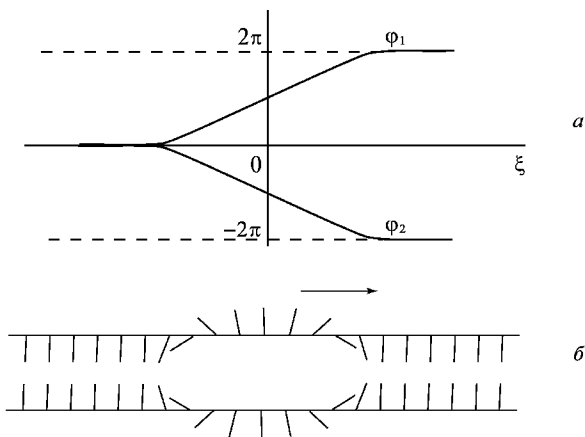


Рис. 18. Схема расплетания ДНК (Якушевич, 1998)

и образованию открытых состояний. При описании динамических свойств используется аналогия между молекулой ДНК и цепочкой связанных маятников. Роль вращающихся маятников в молекуле ДНК играют основания, присоединенные к сахарам, роль горизонтальной цепочки — сахаро-фосфатная цепочка, роль внешнего гравитационного поля — поле, наводимое второй нитью ДНК, слабо взаимодействующей с первой через водородные связи между основаниями. Динамика цепочки маятников хорошо изучена и описывается набором n нелинейных уравнений. Для n -го маятника уравнение имеет вид:

$$I \frac{d^2 \varphi_n}{dt^2} = K(\varphi_{n+1} - 2\varphi_n + \varphi_{n-1}) - mgh \sin \varphi_n, \quad (49)$$

где φ_n — угловое отклонение n -го маятника от положения равновесия, I — момент инерции маятника, K — коэффициент жесткости горизонтальной цепочки, m и h — масса маятника и его длина соответственно, g — гравитационная постоянная. Если перейти к континуальному приближению, можно записать уравнение для динамики вращательных колебаний оснований ДНК:

$$I_0 \varphi_{tt} - K_0 \varphi_{zz} + V_0 \sin \varphi = 0, \quad (50)$$

где I_0 — момент инерции основания, K_0 — коэффициент жесткости сахаро-фосфатной цепочки, $V_0 \sin \varphi$ — сила, действующая между основаниями внутри пар. Это уравнение типа синус-Гордона имеет решение вида «кинк»,

$$\varphi(z, t) = 4 \operatorname{arctg}\{\exp(\gamma\xi/d)\}. \quad (51)$$

Здесь $\gamma = [1 - Iv^2/K_0a^2]^{-1/2}$; $\xi = z - vt$; v — скорость распространения нелинейной волны (кинка); $d = (K_0a^2/V_0)^{1/2}$; a — расстояние между ближайшими вдоль цепи парами оснований. Качественная картина, соответствующая этому решению, приведена на рис. 18б. Две сахаро-фосфатные цепочки ДНК изображены двумя длинными линиями, а основания — множеством коротких линий. Кинку соответствует локальная область с разорванными парами оснований. Решение (51) описывает локальную деформацию (раскрытие пар оснований), движущуюся вдоль молекулы ДНК со скоростью v . В процессе распространения волны может наблюдаться ускорение вследствие постоянной подкачки энергии и замедление вследствие эффектов внутреннего трения. Учет неоднородностей ДНК в виде блоков с преимущественным содержанием G-C-пар на фоне остальной части молекулы, в основном содержащей A-T пары, позволяет оценить минимальное значение скорости нелинейной волны, необходимое для преодоления барьера из G-C блоков и продолжения движения. Рассмотренная модель позволяет качественно объяснить эффекты дальнего действия в молекуле ДНК и распространение конформационных волн через регуляторные области, что имеет особенно важное значение для регуляции функциональной активности ДНК. Нелинейные конформационные волны, движущиеся вдоль ДНК, могут также играть роль в координации работы нескольких генов.

Моделирование сложных биологических систем

Достижения современной экспериментальной биологии привели к тому, что известно очень много о структуре и типах регуляции многих внутриклеточных систем, составлены схемы про-

цессов, изучена химическая структура и в большом числе случаев — молекулярная структура компонентов процессов, в том числе белков-регуляторов. В связи с этим строятся математические компьютерные модели, позволяющие формализовать знания о сложных биологических объектах. Степень детализации применяемых моделей может быть разной в зависимости от цели моделирования и степени изученности объектов. Если целью является управление, например, увеличение эффективности выхода биотехнологического процесса, часто достаточно рассматривать в качестве компонентов отдельные блоки и изучать стационарные состояния системы. Для практических целей биотехнологии и фармакологии рассматриваются достаточно сложные метаболические сети, моделирование которых проводится с помощью «конструкторов» — программ, позволяющих автоматически записывать дифференциальные уравнения по заданной схеме процессов и выражениям для скоростей отдельных реакций. Для исследования таких сложных систем хорошо зарекомендовала себя теория метаболического контроля.

В случае высокой степени изученности объекта математические модели становятся эффективным методом фундаментального исследования, позволяя путем решения обратной задачи оценить кинетические и физические параметры целостной системы, что невозможно сделать экспериментально без фракционирования системы, которое в сложных биологических системах неизбежно приводит к модификации функциональной активности.

Теория контроля метаболизма

Разработанная для оценки состояния сложных метаболических сетей, теория контроля (управления) метаболизма представляет собой специально разработанный математический аппарат для исследования регуляторных свойств полиферментных метаболических систем, в которых метаболические интермедиаты выступают не только как участники стадий химического превращения, но и как регуляторы отдельных ферментов. Основные результаты в современной теории контроля метаболизма получены

английскими (Kacser H., Burns J. A.) и германскими (Heinrich R., Rapoport T. A.) исследователями. Существенный вклад в разработку математических основ этой теории внесли русские ученые Б. Н. Холоденко и О. В. Демин.

Регуляторные свойства метаболических систем проявляются в их способности координировано изменять величины потоков и концентраций веществ в изменяющихся условиях среды, так, чтобы в клетке поддерживалось стационарное состояние с минимальными отклонениями от нормы концентраций ключевых метаболитов. В ранних работах предполагалось, что решающая роль в управлении системой принадлежит одному единственному звену (например, вводились понятия регуляторного фермента, подверженного эффекторному воздействию, «узкого места» — фермента с низкой каталитической активностью, лимитирующего поток веществ по метаболическому пути и т. п.).

Дальнейшее углубление представлений о функционировании метаболических сетей показало, что регуляторные свойства присущи метаболической системе как целому и возникают благодаря взаимодействию и согласованному функционированию всех звеньев системы.

В рамках теории контроля метаболизма описание регуляции в метаболической системе ведется на языке специальных количественных характеристик — системных и локальных показателей регуляции. Основные системные показатели — коэффициенты управления — характеризуют вклады отдельных ферментов, а также внешних параметров, в управление системными переменными — стационарными метаболическими потоками и концентрациями.

Коэффициент управления фермента E_i относительно потока J определяется выражением:

$$C_i^J = \frac{\partial \ln |J|}{\partial \ln E_i}.$$

Коэффициент управления фермента E_i относительно метаболита x_k представляется в виде:

$$C_i^k = \frac{\partial \ln x_k}{\partial \ln E_i}.$$

Локальные показатели (коэффициенты эластичности) описывают кинетические свойства отдельных функциональных звеньев системы — ферментативных реакций. Коэффициент эластичности фермента E_i относительно метаболита x_k описывает отклик скорости i -й реакции v_i на изменение концентрации данного метаболита:

$$\varepsilon_k^i = \frac{\partial \ln |v_i|}{\partial \ln x_k}.$$

С момента возникновения теория метаболического контроля непосредственно связана с экспериментальными исследованиями, посвященными прямым измерениям количественных показателей регуляции в различных метаболических системах [9, 12].

Математические модели первичных процессов фотосинтеза

Система первичных процессов в настоящее время является одной из наиболее хорошо экспериментально изученных биологических систем. Этим определяется возможность построения успешных математических моделей системы в целом и ее фрагментов. Биохимическими, генетическими методами, методами рентгеноструктурного анализа определен состав и молекулярная структура компонентов фотосинтетического аппарата.

Система первичных процессов обладает еще одним чрезвычайно важным свойством, отличающим ее от других биологических систем. Система «включается» светом, и ее можно тестировать как радиотехническое устройство, с помощью дельтаобразных (лазерная вспышка) или прямоугольных (включение постоянного света) импульсов. Поэтому при ее исследовании чрезвычайно эффективными оказываются спектральные методы (дифференциальная и импульсная спектрофотометрия в полосах поглощения отдельных молекул — участников первичных реакций, флуорометрия, методы электронного парамагнитного и ядерного магнитного резонанса и др.). Важным является и то обстоятельство, что из фотосинтезирующей органеллы — тилакоида можно выделить биохимически-

ми методами отдельно фрагменты фотосинтетических реакционных центров фотосистем 1 и 2 (из хроматофоров фотосинтезирующих бактерий — бактериальные реакционные центры), при этом выделенные фрагменты фотосистем сохраняют способность к поглощению света и светоиндуцированному разделению зарядов. Химически модифицируя состав таких фрагментов, изменяя характер освещения, окислительно-восстановительные условия, рН среды, можно спектральными методами наблюдать релаксационные процессы и делать вывод о кинетических характеристиках системы, в первую очередь о константах скоростей переноса электрона на отдельных участках фотосинтетической электрон-транспортной цепи. Именно благодаря этим особенностям система первичных процессов фотосинтеза оказалась благодатным объектом для математического моделирования.

Важной задачей математического моделирования является идентификация параметров системы — оценка констант скоростей отдельных реакций по экспериментальным кривым, отражающим изменение во времени концентрации того или иного компонента. При этом часто экспериментально можно зарегистрировать изменение только одного или нескольких компонентов (например, сигнал ЭПР фотоактивного пигмента фотосистемы 1) и по математической модели идентифицировать константы скоростей процессов переноса электрона в фотореакционном центре на других участках цепи. Из математической теории идентификации известно, что однозначно такую оценку можно сделать лишь для линейных систем с полностью наблюдаемым вектором состояний. Естественно, что для реальных систем это условие не выполняется. Однако, используя дополнительные экспериментальные данные, такую оценку можно сделать для относительно простых систем, например, для выделенных фотореакционных центров [16]. В целостной, нефрагментированной системе, хлоропласте зеленых растений или хроматофоре бактерий, включающей всю совокупность компонентов фотосинтетического аппарата, регистрируемые кинетические кривые, как правило, носят сложный характер, поскольку они отражают взаимосвязь многих процессов. Извлечь из таких кривых инфор-

мацию о кинетических параметрах системы можно только с помощью математической модели. При этом возникает проблема сопряжения знаний и представлений об отдельных стадиях фотосинтетических процессов, изученных порознь и методами разных наук, в единую схему.

Определяющими в каскаде фотосинтетических процессов являются первичные процессы: поглощение кванта света, миграция энергии по молекулам хлорофилла и каротиноидов в свето собирающем комплексе, разделение зарядов в фотореакционном центре, электронный транспорт, сопряженные с ним перенос протонов и других ионов через мембрану тилакоида, образование трансмембранного электрохимического потенциала, необходимого для работы АТФ-синтазы [8, 12]. В результате первичных процессов фотосинтеза образуются макроэргические соединения АТФ из АДФ и неорганического фосфата, а также восстановленные пиридонуклеотиды, необходимые для работы цикла Кальвина восстановления CO_2 и образования глюкозы. Все эти процессы происходят в мембране тилакоида в структурах, схематически изображенных на рис. 19.

В первых моделях фотосинтетического электронного транспорта реакцию переноса с молекулы-донора (D) на молекулу-акцептор (A) описывали с помощью закона действующих масс, считая, что скорость реакции пропорциональна произведению концентраций реагентов (бимолекулярные реакции). Однако, как видно из рис. 19, транспортные процессы здесь происходят не путем случайных столкновений, а в фиксированных комплексах переносчиков. В настоящее время расшифрованы не только химический состав, но и координаты отдельных атомов молекул, участвующих в переносе электрона, можно указать «электронную тропу», то есть путь электрона с одного атома на другой в пределах одной молекулы.

Степень детализации описания процессов определяется целями моделирования. Например, для целей описания кинетических кривых флуоресценции, которая является одним из наиболее широко используемых показателей фотосинтетической активности, достаточно рассматривать каждую молекулу как переносчик, который может находиться в одном из состояний —

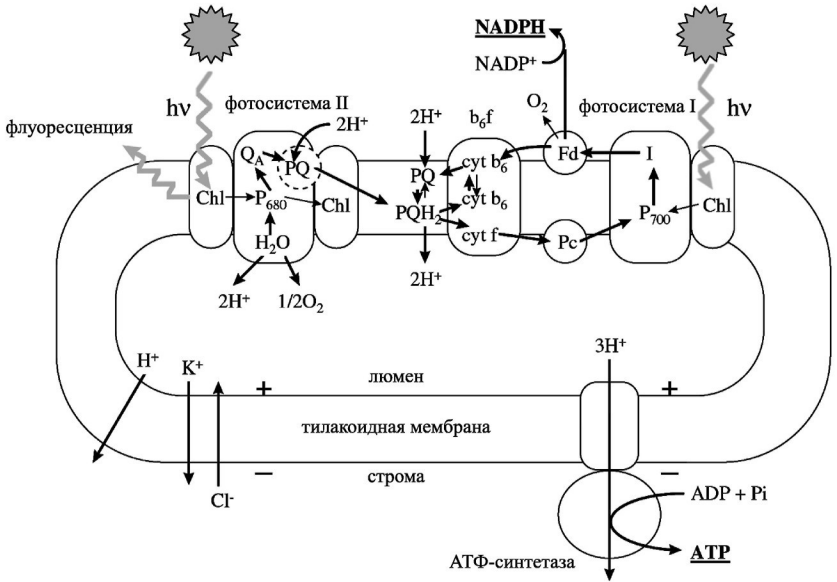


Рис. 19. Схема процессов в хлоропласте

нейтральном (окисленном) — без электрона, и восстановленном (нейтральном) — с электроном.

В общем виде, если комплекс состоит из n переносчиков, состояния комплекса $\rightarrow [C_1 C_2 \dots C_n] \rightarrow$ определяются как упорядоченная совокупность редокс-состояний переносчиков C_{i_i} , составляющих комплекс.

Переходы между состояниями описываются уравнениями, линейными относительно вероятностей состояний:

$$\frac{dp_i}{dt} = \sum_{j=1}^l (p_j k_{ij} - p_i k_{ji}),$$

с начальными условиями $p_i(0) = b$, $i = 1, \dots, l$. Или, в векторном виде:

$$\frac{dP}{dt} = K^T P, \quad P(0) = B.$$

Вероятность найти переносчик в интересующем нас состоянии L представляет собой сумму вероятностей тех состояний комплекса, в которых переносчик представлен в данном состоянии

$$P(D) = \sum_{S_q \in L} p(S_q, t).$$

Чем точнее представления о процессах, протекающих в комплексе, тем более детальная схема может быть составлена, и тем большее число уравнений требуется для описания переходов между состояниями. Так, переходы между состояниями комплекса фотосистемы 2, определяющие процессы флуоресценции, представлены на рис. 20. Благодаря сильному различию величин констант скоростей на отдельных участках цепи (быстрые переходы обозначены пунктирными стрелками), с учетом временной иерархии система может быть редуцирована, и дифференциальные уравнения для быстрых переменных заменены алгебраическими.

Цитохромный комплекс и комплекс фотосистемы 1 также характеризуются набором большого числа состояний. Модель, описывающая, кроме того, взаимодействие между комплексами, ионные потоки, работу АТФ-синтетазы, содержит десятки уравнений и сотни параметров, многие из которых известны из литературы. Однако эти параметры оценены для разных объектов и при разных условиях, чаще всего их оценивают в экспериментах на выделенных фрагментах, элементарные константы скоростей реакций для которых могут быть иными, чем для целых хлоропластов. Поэтому при включении в модель величины параметров, как правило, требуют уточнения.

Сопоставление результатов детального математического моделирования и идентификации параметров математических моделей для отдельных фотосинтезирующих комплексов, этих же комплексов в сложной системе взаимодействующих компонентов и редуцированных моделей взаимодействия фотосинтетических процессов позволяет заключить, что регуляторные свойства системы различны на разных уровнях иерархии сложности происходящих в них процессов. На уровне фотосинтетических реакционных центров управление жесткое. Квант света вызывает

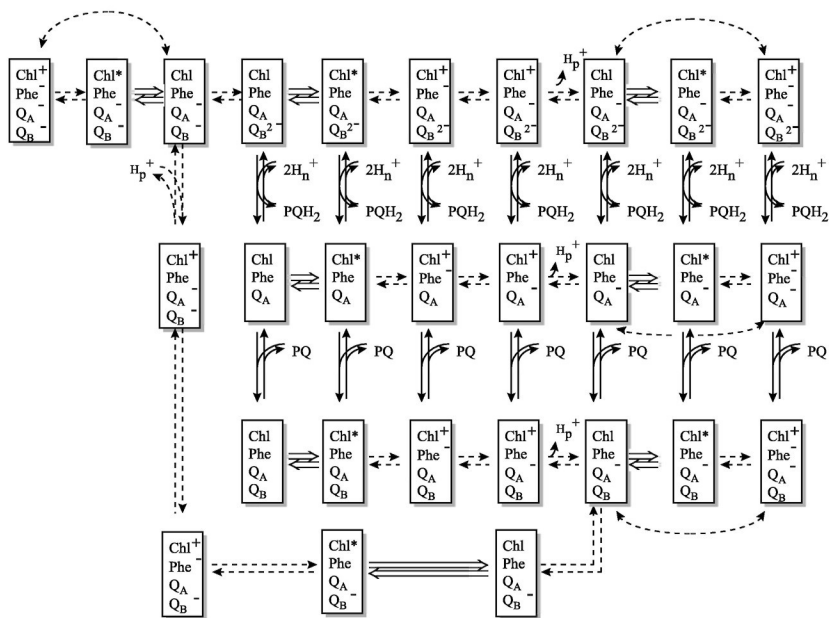


Рис. 20. Схема переходов между состояниями в фотосистеме 2 высших растений (Лебедева и др., 2000)

строгую последовательность процессов, его поглощение приводит к перераспределению зарядов и конформационным изменениям, направленным на быстрее вынос электрона за пределы фотосинтетической пары. Сами фотосинтетические реакционные центры в большой степени «стандартизированы» — их организация аналогична для ФС1, ФС2 и бактериальных центров. Идентификация математических моделей по экспериментальным данным подтверждает, что параметры мало меняются при изменении внешних условий, таких как pH, редокс потенциал, вязкость среды и др. Кинетические паттерны процессов, происходящих в этих центрах имеют, как правило, характер простой релаксации.

На уровне взаимодействия фотосистем регуляция имеет более «гибкий» характер. Диффузионные стадии здесь существен-

но зависят от рН, редокс условий, вязкости, что делает возможным регуляцию этих стадий со стороны клеточного и организменного уровня при изменении внешних факторов и в процессе роста. Кинетические паттерны более сложные, они могут содержать несколько максимумов, что проявляется в характерных формах кривых индукции флуоресценции в минутном временном диапазоне.

С накоплением знаний о структуре и строении фотосинтетического аппарата, деталях его организации и ростом возможностей вычислительной техники, математическое моделирование первичным процессов фотосинтеза все более становится действенным инструментом перевода данных спектральных измерений на язык кинетических параметров и далее, с помощью компьютерной визуализации, на язык структурных изменений фотосинтетического аппарата.

Заключение

Математическая биофизика представляет собой быстро развивающуюся область на стыке прикладной математики, физики, экспериментальной и теоретической биологии. Направление качественного моделирования продолжает развиваться, переходя от изучения моделей одно- двухкомпонентных локальных систем в обыкновенных дифференциальных уравнениях и отображениях и уравнений в частных производных типа реакция-диффузия к более сложным математическим объектам: уравнениям с запаздыванием, уравнениям со случайными членами, моделям большой размерности. Особенно быстро развивается направление имитационного моделирования, позволяющее воспроизводить на компьютере поведение сложных биологических систем, исходя из представлений о свойствах и законах взаимодействия их элементов. Интеграция различных типов знания о системе и визуализация этих представлений в виде компьютерных моделей со всеми преимуществами включения образного мышления в процесс познания являет собой качественно новый этап математического моделирования в биофизике.

Благодарности

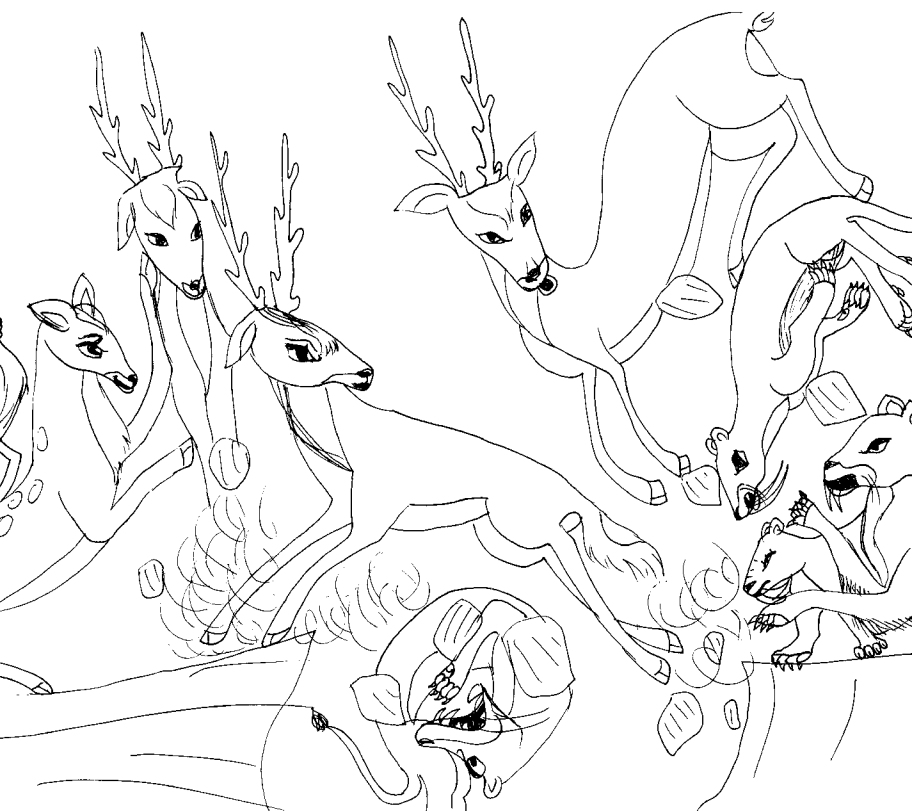
Автор выражает благодарность члену-корреспонденту РАН зав. кафедрой биофизики биологического ф-та МГУ проф. А. Б. Рубину за руководство, сотрудничество и внимание к работе, профессору Ю. М. Романовскому за полезные обсуждения, а также ученикам и коллегам Н. Е. Беляевой, И. Б. Коваленко, А. И. Лавровой, Г. В. Лебедевой, Л. Д. Терловой, С. С. Хрущеву за помощь в подготовке статьи.

Литература

1. Базыкин А. Д. *Биофизика взаимодействующих популяций*. М., 1985, 165 с.
2. Варфоломеев С. Д., Гуревич К. Г. *Биокинетика*. М., 1999, 716 с.
3. Вольтерра В. *Математическая теория борьбы за существование*. М., Наука, 1976, 286 с. Оригинальное издание: Vito Volterra. *Leçons sur la Theorie Mathematique de la Vie*. Paris, 1931.
4. Иваницкий Г. Р., Кринский В. И., Сельков Е. Е. *Математическая биофизика клетки*. М., Наука, 1978, 310 с.
5. Ризниченко Г. Ю. *Лекции по математическим моделям в биологии*. М.-Иж.: РХД, 2002, 232 с.
6. Лахно В. Д., Устинин М. Н. (ред.) *Компьютеры и суперкомпьютеры в биологии*. М.-Иж.: ИКИ, 2002, 528 стр.
7. Романовский Ю. М., Степанова Н. В., Чернавский Д. С. *Математическая биофизика*. М., 1984, 304 с.
8. Рубин А. Б. *Биофизика*. Часть 1. М., 1999, 448 с.; Часть 2. М., 2000, 468 с.
9. Heinrich R. Schuster S. *The regulation of Cellular Systems*. Chapman and Hall, ИТР, 1996, 372 p.

10. Keener J., Sneyd J. *Mathematical Physiology*. Springer, 1998, 766 p.
11. Marry J. D. *Mathematical Biology*, Springer, 1993, 768 p.
12. Холоденко Б. Н. *Современная теория контроля метаболизма*. Итоги науки и техники. Серия. Биофизика. Т. 32. М.: ВИНТИ, 1991.
13. Чернавский Д. С. *Синергетика и информация*. М., Наука, 2001, 244 с.
14. Reich J. G., Selkov E. E. *Energy metabolism of the cell*. Academic press, London, 1981.
15. Жаботинский А. М. *Концентрационные автоколебания*. М., Наука, 1974.
16. Ризниченко Г. Ю. *Математические модели первичных процессов фотосинтеза*. Итоги науки и техники. Серия Биофизика, т. 31, М., 1991, 162 с.
17. Ризниченко Г. Ю., Рубин А. Б. *Математические модели биологических продукционных процессов*. М., 1993, 301 с.

Динамика популяций



На разных уровнях развития живой материи продукционные процессы проявляют себя по-разному, но их феноменологическое описание всегда включает рождение, рост, взаимодействие с внешней средой, в том числе с другими особями своего вида или других видов, смерть особей. Именно это обстоятельство позволяет применять сходный математический аппарат для описания моделей роста и развития у таких, казалось бы, удаленных друг от друга по лестнице уровней организации живой материи, как клеточная популяция и сообщество видов в экосистеме.

Описание изменения численности популяции во времени составляет предмет *популяционной динамики*. Популяционная динамика является частью *математической биологии*, наиболее продвинутой в смысле формального математического аппарата, своего рода «математическим полигоном» для проверки теоретических идей и представлений о законах роста и эволюции биологических видов, популяций, сообществ. Возможность описания популяций различной биологической природы одинаковыми математическими соотношениями обусловлена тем, что, с динамической точки зрения, рост и отбор организмов в процессе эволюции происходит по принципу «Кинетического совершенства» (Шноль, 1979).

Преимущества математического анализа любых, в том числе популяционных, процессов очевидны. Математическое моделирование не только помогает строго формализовать знания об объекте, но иногда (при хорошей изученности объекта) дать количественное описание процесса, предсказать его ход и эффективность, дать рекомендации по оптимизации управления этим процессом. Это особенно важно для биологических процессов, имеющих прикладное и промышленное значение, — *биотехнологических систем*, агробиоценозов, эксплуатируемых природных экосистем, продуктивность которых определяется закономерно

стями роста популяций живых организмов, представляющих собой «продукт» этих биологических систем.

Ряд Фибоначчи

Постановка математических задач в терминах популяционной динамики восходит к глубокой древности. Человеку свойственно рассуждать о предметах, жизненно ему близких, и что может быть ближе, чем законы размножения популяций — людей, животных, растений.

Первая дошедшая до нас математическая модель динамики популяций приводится в книге «Трактат о счете» («Liber abaci»), датированной 1202 годом, написанной крупнейшим итальянским ученым Леонардо Фибоначчи — Леонардо из Пизы (предположительно 1170–1240). В этой книге, представляющей собой собрание арифметических и алгебраических сведений того времени и впоследствии распространившейся в списках по всей Европе, рассматривается следующая задача. «Некто выращивает кроликов в пространстве, со всех сторон обнесенном высокой стеной. Сколько пар кроликов рождается в один год от одной пары, если через месяц пара кроликов производит на свет другую пару, а рожают кролики начиная со второго месяца после своего рождения.» Решением задачи является ряд чисел:

$$1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89, 144, 233, 377, \dots \quad (1)$$

(Сам Леонардо опустил первый член ряда.) Два первых числа соответствуют первому и второму месяцу размножения. 12 последующих — месячному приросту поголовья кроликов. Каждый последующий ряд равен сумме двух предыдущих. Ряд (1) вошел в историю как ряд Фибоначчи, а его члены — чисел Фибоначчи. Это первая известная в Европе рекурсивная последовательность чисел (в которой соотношение между двумя или более членами ряда может быть выражено в виде формулы). Рекуррентная формула для членов ряда Фибоначчи была записана французским математиком Альбертом Гирером в 1634 г.:

$$U_{n+2} = U_{n+1} + U_n.$$

Здесь U представляет собой член последовательности, а нижний индекс — его номер в ряду чисел. В 1753 г. математик из Глазго Роберт Симпсон заметил, что при увеличении порядкового номера членов ряда отношение последующего члена к предыдущему приближается к числу a , называемому «Золотым сечением», равному $1,6180\dots$, или $(1 + \sqrt{5})/2$. В 19 веке о свойствах ряда Фибоначчи и его связи с Золотым сечением много писал французский математик Эдуард Лукас. С тех пор естествоиспытатели наблюдают его закономерности в расположении чешуек на шишках, лепестков в цветке подсолнуха, в спиральных образованиях ракушек моллюсков и других творениях природы. Ряд Фибоначчи и его свойства также используются в вычислительной математике при создании специальных алгоритмов счета.

Уравнение экспоненциального роста

Второй всемирно известной математической моделью, в основу которой положена задача о динамике численности популяции, является классическая модель неограниченного роста — геометрическая прогрессия в дискретном представлении,

$$A_{n+1} = qA_n,$$

или экспонента, в непрерывном

$$\frac{dx}{dt} = rx. \quad (2)$$

Модель предложена Мальтусом в 1798 г. в его классическом труде «О росте народонаселения». Томас Роберт Мальтус (1766–1834), известный английский демограф и экономист, обратил внимание на тот факт, что численность популяции растет по экспоненте (в геометрической прогрессии), в то время как производство продуктов питания растет со временем линейно (в арифметической прогрессии), из чего сделал справедливый вывод, что рано или поздно экспонента обязательно «обгонит» линейную функцию и наступит голод. На основании этих выводов Мальтус говорит о необходимости ввести ограничения на рождаемость,

в особенности для беднейших слоев общества. «Экономический пессимизм», следующий из прогнозов предложенной им модели, в основу которой положен анализ эмпирических данных, Мальтус противопоставлял модным в начале 19 века оптимистическим идеям гуманистов: Жана Жака Руссо, Уильяма Годвина и других, предсказывающих человечеству грядущее счастье и процветание. Можно говорить о том, что Мальтус был первым ученым-«алармистом», который на основании результатов моделирования «бил тревогу» и предупреждал человечество об опасности следования развитию по используемым ранее сценариям прогресса. Во второй половине XX века такую «алармистскую» роль сыграли работы Римского клуба и, в первую очередь, «модель глобального роста» Дж.Форрестера (см. *Математическая экология*).

Обсуждению важности вывода Мальтуса для популяционной динамики Дарвин посвятил несколько страниц своего дневника, указывая, что, поскольку ни одна популяция не размножается до бесконечности, должны существовать факторы, препятствующие такому неограниченному размножению. Среди этих факторов может быть нехватка ресурса (продовольствия), вызывающая конкуренцию внутри популяции за ресурс, хищничество, конкуренция с другими видами. Результатом являются замедление скорости роста популяции и выход ее численности на стационарный уровень.

Ограниченный рост

Впервые системный фактор, ограничивающий рост популяции, описал Ферхюльст в уравнении логистического роста (1848):

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right). \quad (3)$$

Это уравнение обладает двумя важными свойствами. При малых x численность x возрастает экспоненциально (как в уравнении (2)), при больших — приближается к определенному пределу K . Эта величина, называемая емкостью популяции, определяется ограниченностью пищевых ресурсов, мест для гнездования,

многими другими факторами, которые могут быть различными для разных видов. Таким образом, емкость экологической ниши представляет собой системный фактор, который определяет ограниченность роста популяции в данном ареале обитания.

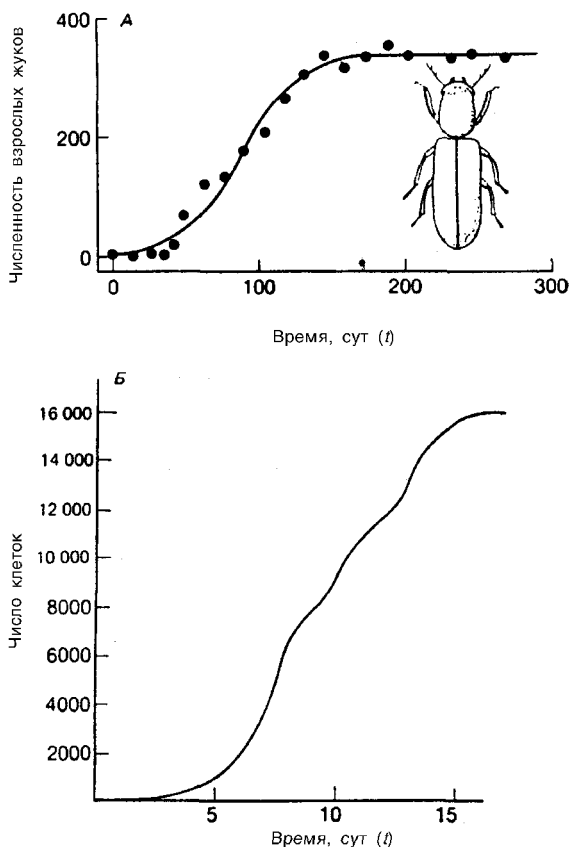


Рис. 1. Ограниченный рост. а) Динамика численности жука *Rhizopertha dominica* в 10-граммовой порции пшеничных зерен, пополняемых каждую неделю. Точки — экспериментальные данные, сплошная линия — логистическая кривая. б) Динамика численности водоросли *Chlorella* в культуре. Рисунки из [1].

Уравнение (3) можно также переписать в виде

$$\frac{dx}{dt} = rx - \delta x^2. \quad (4)$$

Здесь δ — коэффициент внутривидовой конкуренции (за пищевой ресурс, убежища и т. п.). Уравнение (3) можно решить аналитически. Решение имеет вид:

$$x(t) = \frac{x_0 K e^{rt}}{K - x_0 + x_0 e^{rt}}. \quad (5)$$

Формула (5) описывает кинетическую кривую, то есть зависимость численности популяции от времени. Примеры экспериментально наблюдаемой динамики популяций, развивающихся по логистическому закону, приведены на рис. 1 а, б. На рис. 1 а сплошной линией представлен график функции (5). Если выражение (5) продифференцировать два раза по t , увидим, что кривая $x(t)$ имеет точку перегиба, с координатами

$$\left(\frac{1}{r} \ln \frac{K - x_0}{x_0}; \frac{K}{2} \right).$$

Ордината представляет собой половину максимальной численности, а абсцисса зависит как от емкости популяции K , так и от константы собственной скорости роста r — чем выше генетические возможности популяции, тем скорее наступает перегиб на кривой численности.

Логистическая модель Ферхюльста (3) оказалась не менее замечательной, чем ряд Фибоначчи. Исследование этого уравнения в случае дискретного изменения численности в популяциях с неперекрывающимися поколениями показало целый спектр возможных типов решений, в том числе колебательные изменения разного периода и вспышки численности. Рассмотрение модификации логистического уравнения с комплексными членами привело к новому классу объектов — множествам Мандельброта и Жулия, имеющим фрактальную структуру. Бенуа Мандельброт — создатель современной теории фракталов, родился в 1924 г. в Варшаве, с 1958 г. работал в США, с 1984 г. —

профессор Гарвардского университета в Англии. Полученные им первые компьютерные изображения множества

$$z \rightarrow z^2 - c$$

приобрели всемирную известность и были многократно воспроизведены в разных модификациях на компьютерах. Красота фрактальных изображений завораживает (см. «Красота фракталов», М., 1995 — перевод с англ. книги: Н.-О. Peitgen, Р. Н. Richer «The Beauty of Fractals», Springer, 1986).

К дискретному логистическому уравнению мы обратимся позднее, а сейчас вспомним тот биологический факт, что в природе популяции имеют не только максимальную численность, определяемую величиной экологической ниши K , но и минимальную критическую численность L . При падении численности популяции ниже этой критической величины из-за неблагоприятных условий или в результате хищнического промысла восстановление популяции становится невозможным.

Величина нижней критической плотности различна для разных видов. Исследования биологов показали, что она может составлять всего лишь пару особей на тысячу квадратных километров в случае ондатры и сотни тысяч особей для американского странствующего голубя. Заранее трудно было предположить, что столь многочисленный вид уже перешел через критическую границу своей численности и обречен на вымирание. Например, для голубых китов критическая граница численности оказалась равной десяткам—сотням. Хищническое истребление этих гигантских животных привело к тому, что их осталось слишком мало в Мировом океане. И хотя охота на них давно запрещена, надежд на восстановление популяции голубых китов практически нет. Кривые показателей численности для трех видов китов приведены на рис. 2.

Модели, описывающие как внутривидовую конкуренцию, определяющую верхнюю границу численности популяции, так и нижнюю критическую численность популяции, имеют два устойчивых стационарных решения. Одно из них — нулевое для начальных численностей, которые ниже наименьшей критической численности популяции. Другое равно K — емкости

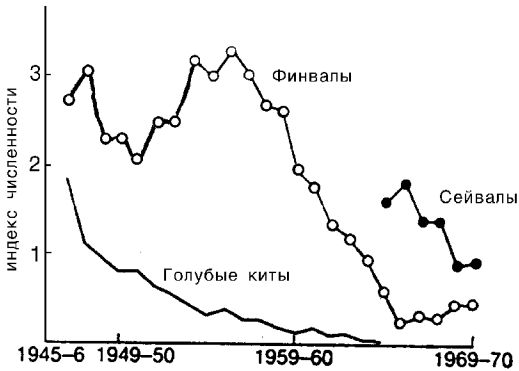


Рис. 2. Динамика численности трех видов китов в Мировом океане. По оси ординат отложен индекс численности — число убитых китов на 1 тыс. судо-тонно-суток. (Gulland, 1971)

экологической ниши в случае, когда начальная численность выше наименьшей критической величины. Такими «триггерными» свойствами обладает нелинейное уравнение, предложенное А. Д. Базыкиным [1]:

$$\frac{dx}{dt} = \alpha \frac{\beta x^2}{\beta + \tau x} - dx - \delta x^2. \quad (6)$$

В формуле (6) первый член в правой части описывает размножение двуполой популяции, скорость которого пропорциональна квадрату численности (вероятности встреч особей разного пола) для малых плотностей и пропорциональна числу самок в популяции — для больших плотностей популяции. Второй член описывает смертность, пропорциональную численности, а третий — внутривидовую конкуренцию, подобно тому, как это было в логистическом уравнении (4).

Зависимости численности от времени и скорости прироста от численности представлены на рис. 3 (а, б). Кривые 1–5 соответствуют различным начальным численностям $x = 0$ и $x = K$ — устойчивые стационарные состояния, $x = L$ — неустойчивое, разделяющее области влияния устойчивых состояний равновесия.

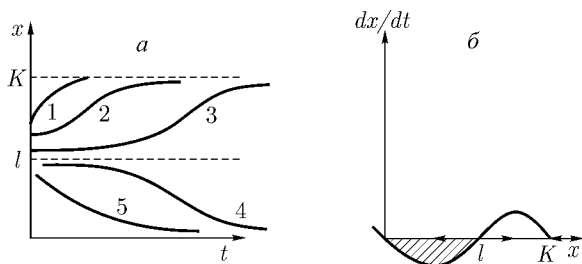


Рис. 3. Модель популяции с нижней критической численностью. Зависимость численности популяции от времени (а) и скорости роста от численности (б) для модели (б). Штриховкой обозначена область вырождения популяции.

Величины L и K различны для разных популяций и могут быть определены из наблюдений и экспериментов.

Из рисунка 3а видно, что скорость восстановления популяции после ее падения, в силу промысла или неблагоприятных условий, зависит от того, насколько близка новая начальная численность к опасной границе L . Если ущерб, нанесенный популяции, невелик (меньше половины емкости экологической ниши), популяция быстро восстанавливается по кривой 1, не имеющей точки перегиба. В случае, когда численность оставшейся популяции близка к критической, восстановление происходит сначала очень медленно, популяция надолго «застревает» вблизи опасной границы, а затем уже, «набрав силы», более быстро выходит на устойчивый стационарный уровень K (кривая 3). Кривая 2 представляет промежуточный случай. Кривые 4, 5 иллюстрируют вырождение популяции в случае, когда начальная численность опустилась ниже критической границы. Обращает на себя внимание сходство начальных участков кривых 3 и 4. Близость к опасной границе со стороны больших значений (3) и меньших (5) выражается в долгом пребывании системы в неопределенном состоянии, когда малые флуктуации могут легко «перебросить» систему через опасную границу в «благополучную» область возврата к стационарному значению K или, наоборот, — в область вымирания.

В это время сторонний наблюдатель не сможет определить по форме кривой динамики численности, какая судьба ожидает систему. Для самих участников жизненной драмы — нахождения системы вблизи опасной границы — исход не очевиден. Важно понимать, что в этой ситуации чрезвычайно важны любые, даже очень малые усилия, направленные на преодоление критического барьера.

Именно популяции, численность которых близка к нижней критической численности, занесены в Красную книгу. Удастся ли перенести каждый конкретный вид на «Зеленые страницы», куда переносят виды, исчезновение которых удалось предотвратить, — зависит от многих обстоятельств, в частности, как от репродуктивных усилий вида, так и от усилий людей, спасающих эти виды.

Влияние запаздывания

Уравнения, которые мы рассматривали до сих пор, предполагают, что процессы размножения и гибели происходят одновременно и популяция мгновенно реагирует на любое изменение внешних условий. Однако в реальности это не так. Всегда имеется некоторое запаздывание, которое вызвано несколькими причинами.

Развитие любой взрослой особи из оплодотворенного яйца требует определенного времени T . Поэтому если какое-нибудь изменение в окружающей среде, например увеличение ресурса, вызовет внезапное повышение продуктивности взрослых особей, то соответствующее изменение численности произойдет лишь по прошествии времени T . Это означает, что уравнение

$$\frac{dx}{dt} = f(x), \quad (7)$$

где x — численность взрослых особей, следует заменить уравнением

$$\frac{dx}{dt} = f(x_{t-T}), \quad (8)$$

где x_{t-T} — численность половозрелых особей в момент $t - T$.

В реальных популяциях интенсивность размножения и гибели различны в разных возрастных группах. Например, у насекомых откладывают яйца взрослые особи, а конкуренция наиболее выражена на личиночной стадии. Такие процессы, как отравление среды продуктами метаболизма, каннибализм и т. п., в наиболее сильной степени воздействуют на ранние возрастные стадии, а их интенсивность зависит от численности взрослых особей, т. е. отрицательное влияние на коэффициент естественного прироста оказывают особи предыдущего поколения. С учетом этих обстоятельств логистическое уравнение (4) переписывается в виде:

$$\frac{dx}{dt} = x(r - \delta x_{t-T}). \quad (9)$$

Наиболее распространенное и изученное в динамике популяций уравнение Хатчинсона учитывает тот факт, что особи размножаются лишь с определенного возраста, и имеет вид:

$$\frac{dx}{dt} = rx(t) \left[1 - \frac{x(t-T)}{K} \right]. \quad (10)$$

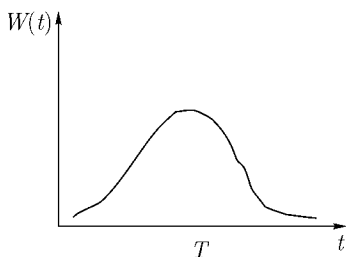


Рис. 4. Модель динамики популяции с учетом распределения времен запаздывания. Типичный вид весовой функции $\omega(t)$

Смысл модели (10) заключается в том, что уровень лимитирования системы зависит не только от общей численности популяции в данный момент времени t , определяемой емкостью среды, но и от количества половозрелых особей в момент времени $t - T$. Еще более точное уравнение, учитывающее распределение

времени запаздывания:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t)[1 - K^{-1}\omega(t-s)N(s)ds].$$

Вид функции распределения времен запаздывания $\omega(t-s)$ представлен на рис. 4. Такого типа уравнения могут иметь колебательные решения. Это легко проверить для простого линейного уравнения

$$\frac{dN}{dt} = -\frac{\pi}{2T}N(t-T),$$

которое имеет периодическое решение $N(t) = A \cos \frac{\pi t}{2T}$ в широком диапазоне значений скоростей роста r и времени запаздывания T .

В технике хорошо известно, что запаздывание в регуляции системы может привести к возникновению колебаний переменных. Если система регулируется петлей обратной связи, в которой происходит существенная задержка, то весьма вероятно возникновение колебаний. Если продолжительность задержки в петле обратной связи больше собственного времени системы, могут возникнуть колебания с нарастающей амплитудой, нарушаются их период и фаза.

Дискретные модели популяций с непрерывающимися поколениями

Даже в таких популяциях, где особи размножаются несколько лет подряд (млекопитающие и птицы, многолетние растения), наличие сезонов размножения вносит некоторое запаздывание в процессы регуляции численности. Если же взрослые особи, размножающиеся в данном году, редко или никогда не доживают до того, чтобы размножиться в будущем году, как, например, у однолетних растений, мелких грызунов, многих насекомых, это оказывает существенное влияние на динамику их численности. В этом случае уравнение (7) следует заменить уравнением

$$N_{n+1} = N(x_n), \quad (11)$$

где N_n — численность популяции в году n .

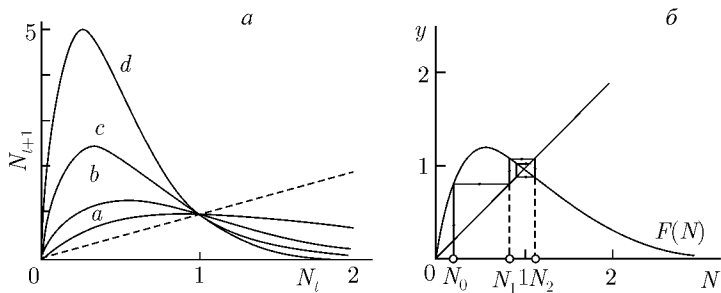


Рис. 5. Модели популяций с неперекрывающимися поколениями. а) Вид одноэкстремальной функции зависимости численности популяции в данный момент времени от численности в предыдущий момент времени. $N_{t+1} = F(N_t)$ б) Определение значений численности популяции в последовательные моменты времени (см. текст) для дискретного аналога логистического уравнения (12)

Наблюдения над динамикой численности показывают, что в таких системах при малых численностях N растет от одной генерации к другой, а при высоких — падает. Это свойство — резко расти при малых N и падать при больших, проявляется в экономике как закон «бумов и спадов». В таких случаях функция F — одноэкстремальная, вид ее изображен на рис. 5а.

Функция такого типа может быть описана с помощью различных формул. Наиболее широко распространена версия дискретного логистического уравнения, предложенная Мораном для численности насекомых (1950) и Рикером для рыбных популяций (1954):

$$N_{t+1} = N_t \exp\{r(1 - N_t/K)\}. \quad (12)$$

Здесь, как и в логистическом уравнении (3), r — константа собственной скорости роста, K — емкость экологической ниши популяции. Ход решения уравнения (12) можно наглядно продемонстрировать графически с помощью диаграммы и лестницы Ламерея. Точка пересечения биссектрисы первого координатного угла $N_{t+1} = N_t$ и функции $F(N_t)$ определяет равновесное состояние системы, аналогичное стационарному состоянию диф-

ференциального уравнения. На рис. 5б показан способ нахождения значений N_t в последовательные моменты времени. Пусть в начальный момент времени $N = N_0$ $F(N_0) = N_1$ задает значение численности в последующий момент времени $t = 1$. Величина N_1 , в свою очередь, определяет значение $F(N_1) = N_2$. И так далее. На рис. 5б изображен случай, когда траектория сходится к равновесному состоянию, совершая затухающие колебания.

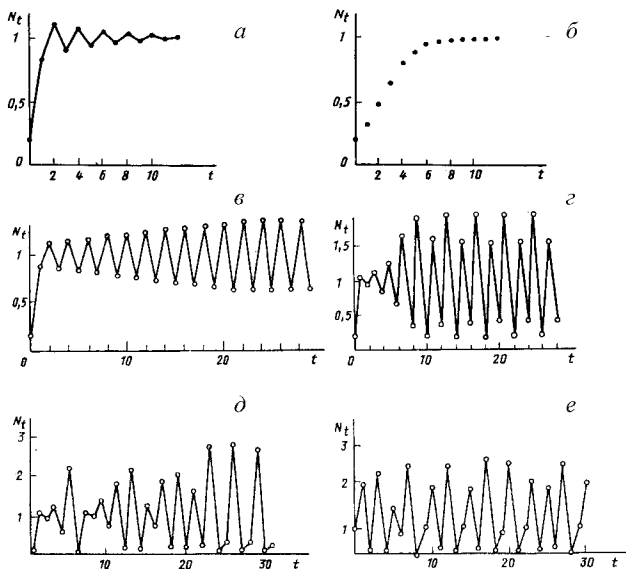


Рис. 6. Типы динамики численности в модели популяции с неперекрывающимися поколениями при разных значениях собственной скорости роста: а — монотонный рост; б — затухающие колебания; в — двухточечный цикл; г — четырехточечный цикл; д, е — квазистохастическое поведение

В зависимости от крутизны графика функции $F(N_1)$ (кривые а, б, в, с, д на рис. 5) в системе могут возникать самые разнообразные режимы. С ростом r поведение усложняется. Монотонное стремление к равновесию (рис. 6а) сменяется колебатель-

ным (рис. 6б). При дальнейшем увеличении r (увеличении крутизны кривой $F(N_1)$) возникают циклы — аналоги предельных циклов для систем дифференциальных уравнений (рис. 6 в, г). Если r еще больше растет — наблюдается квазистохастическое поведение — хаос (рис. 6 д, е). Модели такого типа являются простейшими детерминированными объектами, демонстрирующими квазистохастическое поведение.

Квазистохастическим поведением могут обладать и переменные в непрерывных нелинейных автономных системах трех и более дифференциальных уравнений. Изображение детерминированного хаоса в популяции из трех видов: хищник-две жертвы — представлено на рис. 12. Таким образом, стохастичность может быть свойством, присущим самим детерминированным природным системам (*Детерминированный хаос*), и не зависит от того, какой математический аппарат, непрерывный или дискретный, используется.

Матричные модели популяций

Детализация возрастной структуры популяций приводит к классу моделей, впервые предложенных Лесли (1945, 1948) и применяемых в той или иной модификации практически во всех имитационных моделях реальных популяций. Рассмотрим классическую постановку задачи. Пусть ресурсы питания не ограничены. Размножение происходит в определенные моменты времени: t_1, t_2, \dots, t_n . Пусть популяция содержит n возрастных групп. Тогда в каждый фиксированный момент времени (например, t_0) популяцию можно охарактеризовать вектор-столбцом

$$X(t_0) = \begin{pmatrix} x_1(t_0) \\ x_2(t_0) \\ \vdots \\ x_n(t_0) \end{pmatrix}. \quad (13)$$

Вектор $X(t_1)$, характеризующий популяцию в следующий момент времени, например через год, связан с вектором $X(t_0)$ че-

рез матрицу перехода L :

$$X(t_1) = LX(t_0). \quad (14)$$

Установим вид этой матрицы. Из всех возрастных групп выделим те, которые производят потомство. Пусть их номера будут $k, k + 1, \dots, k + p$.

Предположим, что за единичный промежуток времени особи i -й группы переходят в группу $i + 1$, от групп $k, k + 1, \dots, k + p$ появляется потомство, а часть особей от каждой группы погибает. Потомство, которое появилось за единицу времени от всех групп, поступает в группу 1.

$$x_1(t_1) = \sum_{i=k}^{k+p} \alpha_i x_i(t_0) = \alpha_k x_k(t_0) + \alpha_{k+1} x_{k+1}(t_0) + \dots + \alpha_{k+p} x_{k+p}(t_0). \quad (15)$$

Вторая компонента получается с учетом двух процессов. Первый — переход особей, находившихся в момент t_0 в первой группе, во вторую. Второй процесс — возможная гибель части из этих особей. Поэтому вторая компонента $x_2(t_1)$ равна не всей численности $x_1(t_0)$, а только некоторой ее части: $\beta_1 x_1(t_0)$, $0 < \beta_n < 1$. Аналогично получают третья компонента $\beta_2 x_2(t_0)$ и все остальные.

Предположим, что все особи, находившиеся в момент t_0 в последней возрастной группе, к моменту t_1 погибнут. Поэтому последняя компонента вектора $X(t_1)$ составляется лишь из тех особей, которые перешли из предыдущей возрастной группы. В момент времени t_1 популяция имеет возрастную структуру, которая описывается вектором

$$X(t_1) = \begin{pmatrix} x_1(t_1) \\ x_2(t_1) \\ \vdots \\ x_n(t_1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \sum_{i=k}^{k+p} \alpha_i x_i(t_0) \\ \beta_1 x_1(t_0) \\ \vdots \\ \beta_{n-1} x_{n-1}(t_0) \end{pmatrix}. \quad (16)$$

Здесь α — коэффициент рождаемости, β — коэффициент выживания. Вектор $X(t_1)$ получается умножением вектора $X(t_0)$ на

матрицу

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 0 & \dots & 0 & \alpha_k & \alpha_{k+1} & \dots & \alpha_{k+p} & 0 & 0 \\ \beta_1 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \beta_2 & \dots & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \beta_{n-1} & 0 \end{pmatrix}. \quad (17)$$

По диагонали матрицы стоят нули, под диагональными элементами — коэффициенты выживания β , на первой строке стоят члены, характеризующие число особей, родившихся от соответствующих групп. Все остальные элементы матрицы равны нулю. Это и есть знаменитая матрица Лесли.

Зная структуру матрицы L и начальное состояние популяции — вектор-столбец $X(t_0)$, — можно прогнозировать состояние популяции в любой наперед заданный момент времени

$$\begin{aligned} X(t_1) &= LX(t_0); \\ X(t_2) &= LX(t_1) = LLX(t_0) = L^2X(t_0); \\ X(t_k) &= LX(t_{k-1}) = L^kX(t_0). \end{aligned} \quad (18)$$

Главное собственное число матрицы L дает скорость, с которой размножается популяция, когда ее возрастная структура стабилизировалась.

Рассмотрим пример популяции из трех возрастных групп (Уильямсон, 1967).

Пусть возрастная динамика популяции характеризуется матрицей

$$\begin{pmatrix} x_1(t_1) \\ x_2(t_1) \\ x_3(t_1) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 9 & 12 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{pmatrix}.$$

Исходная популяция состоит из одной самки старшего возраста (вектор-столбец в правой части уравнения). Каждое животное старшего возраста, прежде чем умереть, успевает произвести в среднем 12 потомков, каждое животное среднего возраста, прежде чем умереть или перейти в следующий возрастной класс

(вероятности этих событий одинаковы), производит в среднем 9 потомков. Молодые животные не производят потомства и с вероятностью $1/3$ попадают в среднюю возрастную группу.

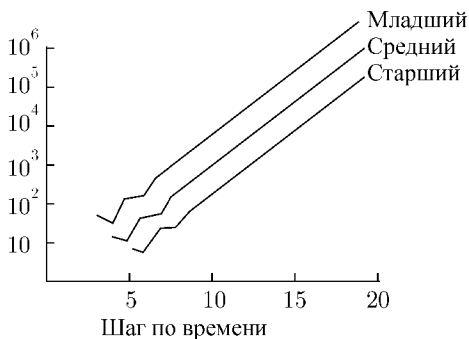


Рис. 7. Возрастная структура популяций. Динамика численности самок старшего, среднего и младшего возраста в модели популяции из трех возрастных групп. (Джефферс, 1981)

По прошествии одного временного интервала в популяции будет уже 12 самок младшего возраста:

$$\begin{pmatrix} 12 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 9 & 12 \\ 1/3 & 0 & 0 \\ 1 & 1/2 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \end{pmatrix}.$$

Далее процедуру следует повторять на каждом шаге. Динамика численности самок старшего, среднего и младшего возраста, в зависимости от времени для первых 20 временных интервалов, изображена на рис. 7 (Джефферс, 1981). Из графика видно, что до некоторого момента времени ($\approx t_{10}$) наблюдаются колебания численности, после чего количество самок всех трех возрастов экспоненциально возрастает, причем соотношение между ними остается постоянным. Главное собственное число λ_1 при этом равно 2, т. е. размер популяции за каждый временной шаг удваивается. Наклон графика равен $\ln \lambda_1$ — собственной скорости естественного прироста. Соответствующий главному собственному числу собственный вектор отражает устойчивую структу-

ру популяции и в нашем случае равен $b_1 = \left\| \begin{matrix} 24 \\ 4 \\ 1 \end{matrix} \right\|$. Можно оценить максимально допустимую интенсивность промысла, при которой сохраняется численность популяции. Если H — доля особей в процентах, изымаемых из популяции, то число особей, которые надо изъять, чтобы размер популяции сохранился, равно $H = 100 \left(\frac{\lambda_1 - 1}{\lambda_1} \right)$. Этот пример страдает тем же недостатком, что и модель Мальтуса экспоненциального роста: мы допускаем, что популяция может неограниченно расти. Более реалистическая модель должна учитывать, что все элементы матрицы L являются некоторыми функциями размера популяции. Для высших животных и растений, размножение которых обычно носит сезонный характер, обычно используется формализм матриц Лесли. Однако для клеточных популяций водорослей, дрожжей, других микроорганизмов, используемых в биотехнологическом производстве, часто можно говорить о непрерывном распределении клеток по возрастам.

Непрерывные модели возрастной структуры оперируют не с численностями отдельных групп, а с непрерывной функцией распределения организмов по возрастам. Уравнение для плотности функции распределения было впервые получено Мак-Кендриком в 1926 г., а затем «переоткрыто» фон Ферстером в 1959 г., и носит его имя. Это уравнение представляет собой дифференциальную форму закона сохранения числа особей. В уравнении две независимых переменных — время t и возраст τ , который отсчитывается с момента рождения особи. $n(t, \tau)d\tau$ — число особей, имеющих возраст в интервале $[\tau, \tau + d\tau]$. Общее число особей всех возрастов в момент времени t определяется интегралом

$$N(t) = \int n(t, \tau) d\tau.$$

Уравнение Ферстера имеет вид:

$$\frac{\partial n(t, \tau)}{\partial t} + \frac{\partial n(t, \tau)}{\partial \tau} = -[D(t) + \omega(t, \tau)]n(t, \tau)$$

с начальным условием

$$n(0, \tau) = g(\tau).$$

В интегродифференциальном виде уравнение Ферстера для общего числа клеток в случае, когда каждая клетка делится на k дочерних, имеет вид:

$$\frac{dN}{dt} = -D(t)N(t) + (k - 1) \int_0^{\infty} n(t, \tau)\omega(t, \tau)d\tau. \quad (19)$$

Решение уравнений Ферстера и их сопоставление с экспериментом — достаточно сложная задача. Наиболее хорошо изучены стационарные возрастные распределения числа клеток. При этом иногда удается установить однозначную зависимость возрастной структуры от характеристик среды.

Имеются модели, описывающие распределение клеток по размерам и массам, сходные с уравнением Ферстера. Эти модели легче сопоставлять с экспериментальными данными, так как имеются методы определения размера отдельных клеток. Разрабатываются также методы микроизмерений других параметров отдельных клеток (например, позволяющие оценить фотосинтетическую активность и содержание хлорофилла в водорослях). Получают все большее распространение методы автоматизации эксперимента, дающие возможность изучать характеристики сотен и тысяч микроорганизмов и строить соответствующие распределения признаков отдельных особей. Информация об эволюции этих распределений представляет большой интерес для оценки состояния популяций микроорганизмов и биоценозов, в которые входят эти популяции. Оценка состояния популяций планктона в морях и океанах или почвенных организмов по эволюции кривых их распределения представляет один из способов ранней диагностики неблагоприятного состояния популяций и является перспективным методом биомониторинга.

Структурные модели популяций

Основные механизмы, управляющие поведением популяции, могут быть связаны с дифференциацией особей. Таким определяющим фактором является половая структура популяции. Общеизвестна также роль возрастной структуры — так называемые

возрастные пирамиды. Например, при моделировании динамики древостоев наибольший интерес представляет не столько численность, сколько запас стволовой древесины, средняя высота и диаметр деревьев (и их дисперсия). Обобщение моделей на случай, когда особь в популяции характеризуется не только возрастом, весом или размером, но одновременно многими факторами, привело к формированию *структурных моделей популяций* (individual based models), которые являются одними из наиболее интенсивно развивающихся за последние 20 лет ветвей математической биологии (Metz J. A. J., Denkmann O. (eds) / The Dynamics of Physiologically structured populations. Lecture Notes in Biomath., 68, Springer, 1986). Теоретическая цель таких моделей — описать поведение популяции в терминах поведения индивидов. Понятно, что расчет структурных моделей требует достаточно продвинутой вычислительной техники.

Структурная модель популяций имеет два уровня описания — индивидуальный и популяционный. На индивидуальном уровне выбирается набор фазовых (структурных) переменных (x_1, x_2, \dots, x_n) . В каждый момент времени индивид характеризуется возрастом a и состоянием $X = (x_1, x_2, \dots, x_n)$. Затем задается пространство состояний индивидуума — область в n -мерном пространстве, динамика состояний индивидуума (обычно, система обыкновенных дифференциальных уравнений), интенсивность гибели индивидуумов, интенсивность рождения от отдельной особи и распределение новорожденных по пространству состояний, влияние внешней среды и состояния популяции в целом на скорость роста индивидуума и интенсивности рождения и гибели.

Популяционный уровень задается начальным распределением индивидуумов, уравнением на текущее распределение популяции (это уравнение неразрывности или уравнение Колмогорова), общим количеством новорожденных в единицу времени, вычисляемым по интенсивности рождения и текущему распределению популяции.

Таким образом, структурная модель состоит из трех блоков:

- 1) динамическая система, описывающая развитие отдельной особи в популяции;

2) уравнение неразрывности на плотность популяции в пространстве состояний;

3) интегральное граничное условие на плотность популяции, описывающее процесс возобновления.

Первые структурные модели появились в области микробиологии, где они оказались чрезвычайно плодотворными для использования в биотехнологии с целью оптимизации процесса получения определенных веществ, входящих в состав микроорганизмов, или метаболитов — продуктов жизнедеятельности культивируемых микроорганизмов (Ramkrishna D et.al., 1967; Frederickson A. G., 1976). Наряду с возрастом и размерами микроорганизмов в качестве переменных, характеризующих отдельный микроорганизм, в эти модели входило содержание в нем нуклеиновых кислот и других жизненно важных элементов, определяющих скорость роста биомассы и характерное время деления клеток микроорганизмов, а также содержание вещества, являющегося целевым продуктом биотехнологического процесса. В последние годы структурная теория популяций получила широкое применение при моделировании лесных сообществ (см. *Математическая экология*).

Модели взаимодействия двух популяций

Любые популяции существуют во взаимодействии с окружением. Взаимодействовать могут как биологические виды в собственном смысле этого слова, так и разновидности одного вида, например различные мутанты одного и того же вида микроорганизмов при их культивировании. Взаимодействия принято разделять на *трофические* (когда один из видов питается другим видом) и *топические* (взаимодействия между видами одного трофического уровня). Более подробно типы взаимодействий рассмотрены в статье «*Математическая экология*». В популяционной динамике принято классифицировать взаимодействия по их результатам. Наиболее распространенными и хорошо изученными являются взаимодействия *конкуренции* (когда численность каждого из видов в присутствии другого растет с меньшей скоростью), *симбиоза* (когда виды способствуют росту друг друга)

и типа хищник-жертва или паразит-хозяин (когда численность вида-жертвы в присутствии вида-хищника растет медленнее, а вида-хищника — быстрее). В природе также встречаются взаимодействия, когда один из видов чувствует присутствие второго, а другой — нет (аменсализм и комменсализм), или виды нейтральны.

Первое глубокое математическое исследование закономерностей динамики взаимодействующих популяций дано в книге В. Вольтерра «Математическая теория борьбы за существование» (1931). Крупнейший итальянский математик Вито Вольтерра — основатель математической биологии предложил описывать взаимодействие видов подобно тому, как это делается в статистической физике и химической кинетике, в виде мультипликативных членов в уравнениях (произведений численностей взаимодействующих видов). Тогда в общем виде — с учетом самоограничения численности по логистическому закону — система дифференциальных уравнений, описывающая взаимодействие двух видов, может быть записана в форме:

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= a_1x_1 + b_{12}x_1x_2 - c_1x_1^2, \\ \frac{dx_2}{dt} &= a_2x_2 + b_{21}x_1x_2 - c_2x_2^2.\end{aligned}\tag{20}$$

Здесь параметры a_i — константы собственной скорости роста видов, c_i — константы самоограничения численности (внутривидовой конкуренции), b_{ij} — константы взаимодействия видов, ($i, j = 1, 2$). Соответствие знаков этих последних коэффициентов различным типам взаимодействий приведено в таблице.

Исследование свойств моделей типа (20) приводит к некоторым важным выводам относительно исхода взаимодействия видов. Уравнения конкуренции ($b_{12} > 0$, $b_{21} < 0$) предсказывают выживание одного из двух видов в случае, если собственная скорость роста другого вида меньше некоторой критической величины. Оба вида могут сосуществовать, если произведение коэффициентов межпопуляционного взаимодействия меньше произведения коэффициентов внутривидового взаимодействия: $b_{12}b_{21} < c_1c_2$.

Таблица 1. Типы взаимодействия видов

СИМБИОЗ	+	+	$b_{12}, b_{21} > 0$
КОММЕНСАЛИЗМ	+	0	$b_{12} > 0, b_{21} = 0$
ХИЩНИК-ЖЕРТВА	+	-	$b_{12} > 0, b_{21} < 0$
АМЕНСАЛИЗМ	0	-	$b_{12} = 0, b_{21} < 0$
КОНКУРЕНЦИЯ	-	-	$b_{12}, b_{21} < 0$
НЕЙТРАЛИЗМ	0	0	$b_{12}, b_{21} = 0$

Для изучения конкуренции видов ставились эксперименты на самых различных организмах. Обычно выбирают два близкородственных вида и выращивают их вместе и по отдельности в строго контролируемых условиях. Через определенные промежутки времени проводят полный или выборочный учет численности популяции. Регистрируют данные по нескольким повторным экспериментам и анализируют. Исследования проводили на простейших (в частности, инфузориях), многих видах жуков рода *Tribolium*, дрозофилах, пресноводных ракообразных (дафниях). Много экспериментов проводилось на микробных популяциях. В природе также проводили эксперименты, в том числе на планариях (Рейнольдс) и двух видах муравьев (Понтин). Результаты свидетельствуют о существовании конкуренции, ведущей к уменьшению численности обоих видов.

Модель конкуренции типа (20) имеет недостатки, в частности, из нее следует, что сосуществование двух видов возможно лишь в случае, если их численность ограничивается разными факторами, но модель не дает указаний, насколько велики должны быть различия для обеспечения длительного сосуществования. Внесение стохастических элементов (например, введение функции использования ресурса) позволяет ответить на эти вопросы.

Для взаимоотношений типа хищник-жертва или паразит-хозяин система уравнений (20) принимает вид:

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_1(a_1 - b_{12}x_2 - c_1x_1), \\ \frac{dx_2}{dt} &= x_2(a_2 - b_{21}x_1 - c_2x_2). \end{aligned} \quad (21)$$

При различных соотношениях параметров в системе возможно выживание только жертвы, только хищника (если у него имеются и другие источники питания) и сосуществование обоих видов. В этом случае численности видов совершают колебания, причем колебания численности хищника в модели запаздывают по отношению к колебаниям численности жертвы (рис. 8).

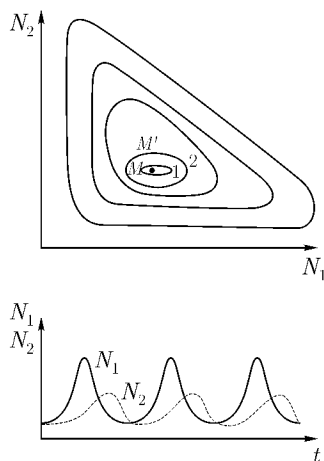


Рис. 8. Модель Вольтерра хищник-жертва в отсутствие самоограничения численности видов ($c_1 = c_2 = 0$). А. Фазовый портрет. Б. Зависимость численности жертвы и хищника от времени

На вопрос о том, отражает ли модель (21) природные закономерности, ответить не так просто. В реальности колебания численностей хищника и жертвы наблюдались как в природных, так и в экспериментальных ситуациях (рис. 9). Однако существует много важных аспектов экологии хищника и жертвы, которые в модели не учтены. Даже если в популяции наблюдаются регулярные колебания численности, это вовсе не обязательно служит подтверждением модели Вольтерра, логистической модели с запаздыванием (10) или любой другой простой модели. Колебательное изменение численности популяции в природе может отражать ее взаимодействие с пищевыми объектами или с

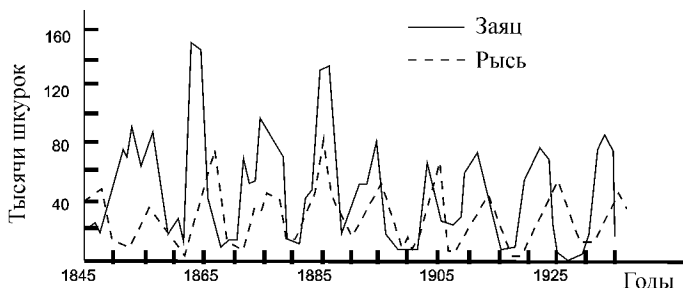


Рис. 9. Кривые численности зайца и рыси в Канаде по данным пушных компаний (Вилли, Детье, 1974)

хищниками. Численность хищников может повторять эти циклы даже в том случае, если само взаимодействие их не вызывает. При описании любой конкретной ситуации требуется построение гораздо более подробной модели, чаще всего *имитационной*, и необходима большая работа по идентификации параметров такой модели, лишь тогда можно надеяться на правдоподобное моделирование природной ситуации.

Обобщенные модели взаимодействия двух видов

С середины XX века в связи с развитием интереса к экологии и с быстрым усовершенствованием компьютеров, позволившим численно решать и исследовать системы нелинейных уравнений, стало развиваться направление популяционной динамики, посвященное выработке общих критериев, с целью установить, какого вида модели могут описать те или иные особенности поведения численности взаимодействующих популяций, в частности устойчивые колебания.

Эти работы развивались по двум направлениям. Представители первого направления, описывая входящие в модельные системы функции, задают лишь качественные особенности этих функций, такие как положительность, монотонность отношения типа больше–меньше (Колмогоров, 1972, Rosenzweig, 1969). Рассматриваемые здесь модели могут быть изучены аналитически.

В рамках второго направления последовательно рассматривались различные модификации системы Вольтерра, получаемые включением в исходную систему различных дополнительных факторов и закономерностей, описываемых явными функциями (Холлинз, 1965, Иевлев, 1955, Полуэктов, 1980, Базыкин, 1985, Медвинский, 1995). Использование компьютерной техники позволило применить полученные здесь результаты к конкретным популяциям, в частности к задачам оптимального промысла.

Примером работ первого направления служит работа А. Н. Колмогорова (1935, переработана в 1972), который рассмотрел обобщенную модель взаимодействия биологических видов типа хищник–жертва или паразит–хозяин. Модель представляет собой систему двух уравнений общего вида:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= k_1(x)x - L(x)y, \\ \frac{dy}{dt} &= k_2(x)y. \end{aligned} \tag{22}$$

В модель заложены следующие предположения:

- 1) Хищники не взаимодействуют друг с другом, т.е. коэффициент размножения хищников k_2 и число жертв L , истребляемых в единицу времени одним хищником, не зависит от y .
- 2) Прирост числа жертв при наличии хищников равен приросту в отсутствие хищников минус число жертв, истребляемых хищниками. Функции $k_1(x)$, $k_2(x)$, $L(x)$ непрерывны и определены на положительной полуоси $x, y \geq 0$.
- 3) $dk_1/dx < 0$. Это означает, что коэффициент размножения жертв в отсутствие хищника монотонно убывает с возрастанием численности жертв, что отражает ограниченность пищевых и иных ресурсов.
- 4) $dk_2/dx > 0$, $k_2(0) < 0 < k_2(\infty)$. С ростом численности жертв коэффициент размножения хищников монотонно убывает с возрастанием численности жертв, переходя от отрицательных значений (когда нечего есть) к положительным.
- 5) Число жертв, истребляемых одним хищником в единицу времени $L(x) > 0$ при $N > 0$; $L(0) = 0$.

Исследование этой модели и ее частных случаев, например модели Розенцвейга (1965, 1969), привело к выводу о том, что регулярные колебания в системе имеют место, если численность

хищника ограничивается наличием жертвы. Если численность жертвы ограничивается количеством необходимых ей ресурсов или численность хищника ограничивается не количеством жертвы, а другим фактором, это приводит к затухающим колебаниям. К затуханию колебаний приводит также наличие убежищ для жертв, которые делают их недоступными для хищников. Амплитуда колебаний будет возрастать, и это приведет в конце концов к вымиранию одного или обоих видов, если хищник может прокормиться при такой плотности популяции жертв, которая значительно ниже допустимой емкости среды (которая следует из логистического уравнения).

Модель взаимодействия двух видов насекомых (MacArthur, 1971) является одной из наиболее известных моделей, которая использовалась для решения практической задачи — борьбы с вредными насекомыми с помощью стерилизации самцов одного из видов. Исходя из биологических особенностей взаимодействия видов была написана следующая модель:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= x(-k_1 + k_2x - x^2 + k_3xy), \\ \frac{dy}{dt} &= y(k_5 - k_6 - k_7x + k_8xy).\end{aligned}\tag{23}$$

Здесь x, y — биомассы двух видов насекомых. Насекомые вида x поедают личинок вида y (член k_3y), но взрослые особи вида y поедают личинок вида x при условии высокой численности одного или обоих видов. При малых x смертность вида x выше, чем его собственный прирост. Последний член во втором уравнении отражает прирост биомассы вида y за счет поедания взрослыми насекомыми вида y личинок вида x . Фазовый портрет системы изображен на рис. 10.

Введение в систему управления, направленного на уничтожение вредного вида, возможно в двух формах. Управление может сводиться к кратковременному, скачкообразному уничтожению одного или обоих видов, например с помощью химических инсектицидов. Из модели видно, что для популяции из двух видов такой метод борьбы будет малоэффективным, так как с течением времени численности видов опять возрастут и система снова

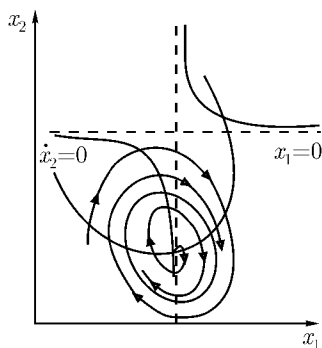


Рис. 10. Колебания численностей в системе двух видов насекомых. Фазовый портрет включает предельный цикл — замкнутую изолированную фазовую траекторию, описывающую автоколебания в системе (MacArthur, 1971)

выйдет на предельный цикл, то есть численности насекомых будут совершать регулярные колебания.

Второй метод — изменить характер функций, стоящих в правых частях уравнений, и определяющий характер размножения и взаимодействия видов. Именно такому, *параметрическому*, способу отвечают биологические методы борьбы. Интересно, что в некоторых случаях оказывается, что воздействие более целесообразно приложить не к самому вредителю, а к его конкуренту. Именно такой способ был применен на практике — параметры одного из видов были изменены путем добавления стерилизованных самцов, и систему удалось привести к стационарному состоянию с малой численностью обоих видов.

Теоретический анализ моделей взаимодействий видов можно найти в книге А. Д. Базыкина «Биофизика взаимодействующих популяций» (М., Наука, 1985), а также в монографиях: Р. А. Полуэктов, Ю. А. Пых, И. А. Швытов «Динамические модели экологических систем» (1980), Б. Г. Заславский, Р. А. Полуэктов «Управление экологическими системами» (1988).

Особый интерес для практики представляет выработка критериев близости системы к опасным границам, при переходе че-

рез которые система перестает существовать или переходит в качественно иное состояние. При этом характер динамики популяции резко меняется, например популяция переходит от монотонного роста к резким колебаниям численности или просто вымирает. Такие границы называются *бифуркационными*. Исследование свойств моделей показывает, что одним из признаков близости к опасной границе является очень медленное восстановление численности после воздействия неблагоприятного фактора. Индикатором опасности служит также изменение формы колебаний численностей хищника и жертвы. Если из близких к гармоническим колебания становятся релаксационными, то есть характерные времена изменения численности видов начинают сильно различаться, причем амплитуда колебаний со временем нарастает, это может привести к потере устойчивости системы и вымиранию одного или обоих видов.

Мы рассмотрели простейшие модели популяционной динамики: модели одного или двух взаимодействующих видов. Такие модели допускают аналитическое исследование и потому достаточно полно изучены. Дальнейшее углубление математической теории идет по линии детализации структуры самих популяций (возрастной, половой) и учета временных и пространственных факторов.

Учет запаздывания в моделях взаимодействующих видов приводит к системам уравнений, изучение существования решений и устойчивости которых представляет серьезную математическую проблему, а сами решения, описывающие динамику численности, могут носить не только колебательный, но и квазистохастический характер, как это мы видели для дискретных моделей популяций с неперекрывающимися поколениями. Устойчивость или неустойчивость модели может зависеть от периода запаздывания, и зависимость эта может быть немонотонной и даже многоэкстремальной. В последние годы для систем с запаздыванием используется понятие *абсолютной устойчивости*, справедливое для систем, которые локально устойчивы независимо от величины запаздывания.

Обычно не все члены уравнений содержат запаздывание. Например, увеличение численности популяции может сказать-

ся на скорости роста лишь через определенное время, когда молодые особи достигнут репродуктивного возраста, а хищничество сокращает численность жертв в тот же момент времени и не содержит запаздывания. Исследование учитывающих эти обстоятельства моделей показывает, что саморегулирование жертв стабилизирует систему, а запаздывание в реакции хищника — дестабилизирует. Короткие времена запаздывания в размножении как хищника, так и жертвы могут как стабилизировать, так и дестабилизировать систему. Последний вывод опровергает общепринятое ранее представление о том, что малое запаздывание слабо сказывается на поведении системы. Интуитивное представление о том, что, чем больше запаздывание, тем больше его дестабилизирующий эффект, неправильно. В некоторых системах взаимодействующих видов оказалось, что малые времена запаздывания наиболее опасны для стабильности системы.

Моделирование конкретных сообществ часто требует подробной *детализации половой и возрастной структуры*. Взаимодействие возрастных групп даже в пределах одного вида приводит к сложным типам динамики численности. Рассмотрим в качестве примера модель, описывающую динамику численности насекомых с полным метаморфозом с двумя активными стадиями имаго и личинок. Уравнения имеют вид:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= r_1[1 - a(1 - N_2(t - h_1)) - N_1(t - h_2)]N_1, \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2[N_1(t - (1 - h_1)) - N_2]N_2. \end{aligned} \quad (24)$$

Здесь $N_1 = N_1(t)$, $N_2 = N_2(t)$ — нормированные количества имаго и личинок, h_1 — время между появлением личинок и имаго, $(1 - h_1)$ — время между появлением имаго и личинок, r_2 — скорость появления личинок, $0 < a < 1$, $r(1 - a) = r_1$ — мальтузианский коэффициент линейного роста, который определяется по плодовитости имаго, h_2 — среднее время жизни в течение одного года популяции имаго. На рис. 11 показана динамика численности переменных в модели: (а) — колебания численностей, (б) — реализация случайного процесса с большими всплесками чис-

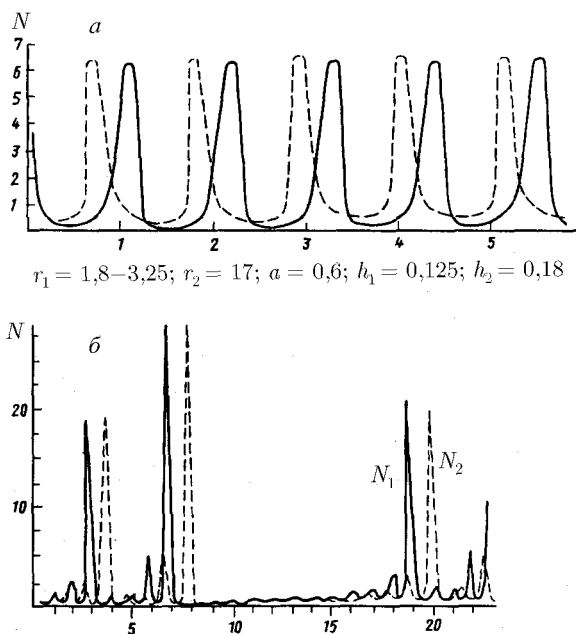


Рис. 11. Модель популяции насекомых с активными стадиями имаго (кривая 1) и личинок (кривая 2). а) Колебания численностей. б) Вспышки численности (Колесов, 1982)

ленности и отдельными периодами почти полного исчезновения особей.

Динамические режимы в многовидовых сообществах

Динамика сообществ, состоящих из многих видов или внутривидовых групп, не может быть исследована аналитически. Тем более усложняется задача при учете запаздывания или случайных факторов. Уже для системы из трех видов в случае разветвленной трофической цепи даже исследование автономной локальной системы становится чрезвычайно сложным по двум причинам.

Во-первых, *качественная теория дифференциальных уравнений*, служащая действенным инструментом для исследования систем второго порядка, не столь хорошо разработана для систем третьего и более высокого порядка. В значительной степени остается открытым вопрос о структуре и классификации притягивающих объектов — аттракторов (стационарных режимов) в фазовых пространствах выше трех. Во-вторых, системы дифференциальных уравнений, описывающих динамику трех и более видов или внутривидовых групп, даже после нормировки содержат большое число параметров.

В последние десятилетия в качественной теории дифференциальных уравнений получены принципиально новые результаты (Лоренц, Арнольд, Синай), показывающие существование в системах дифференциальных уравнений третьего и более высокого порядка наряду с точками равновесия (стационарными состояниями) и предельными циклами (регулярными колебаниями) притягивающих режимов типа так называемых «странных аттракторов». Эти режимы представляют собой области в фазовом пространстве, плотно заполненные фазовыми траекториями. Такие режимы соответствуют квазистохастической динамике, когда численность популяции не может быть точно предсказана, а можно говорить лишь о статистических характеристиках популяционной кривой. В таких областях квазистохастического поведения малые начальные отклонения фазовых переменных приводят к экспоненциально быстрому разбеганию траекторий. Примером системы, обладающей различными типами поведения в зависимости от соотношения параметров, в том числе демонстрирующей *динамический хаос*, является рассмотренная А. Д. Базыкиным с сотрудниками (1985) модель хищник–две жертвы:

$$\begin{aligned}\frac{du_1}{dt} &= u_1(\alpha_1 - u_1 - 6u_2 - 4v), \\ \frac{du_2}{dt} &= u_2(\alpha_2 - u_2 - u_1 - 10v), \\ \frac{du_3}{dt} &= u_3(1 - 0,25u_1 - 4u_2 - v).\end{aligned}\tag{25}$$

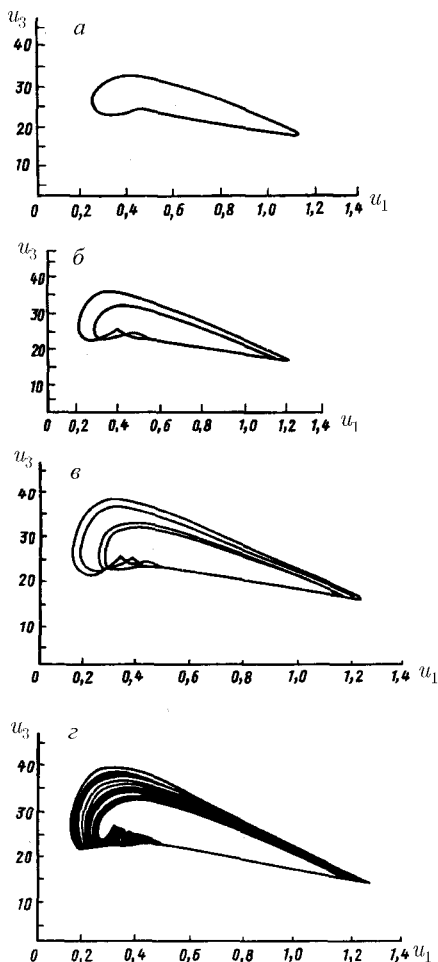


Рис. 12. Система трех взаимодействующих видов: хищник-две жертвы (А. Д. Базыкин, 1985). Усложнение траектории (последовательное удвоение предельного цикла) при уменьшении параметра скорости роста первой жертвы. а-г. Колебательная динамика переходит в квазистохастическую

Здесь u_1 , u_2 — безразмерные численности жертв, v — безразмерная численность хищников, α_1 , α_2 — параметры, соответствующие скоростям роста численностей жертв. В системе, наряду с устойчивым состоянием равновесия, возможны колебательные изменения численностей всех трех видов. В некоторой области параметров в системе имеется предельный цикл сложной формы. При уменьшении α_2 наблюдается серия последовательных удвоений цикла (рис. 12 (а–в)). В некотором диапазоне значений α_2 из результатов численного эксперимента видно, что траектория системы полностью заполняет некоторый фазовый объем. При этих значениях параметров поведение системы неотлично от случайного, т.е. является квазистахостическим (рис. 12г). Модельному режиму, изображенному на рис. 12г, соответствуют наблюдаемые в природе нерегулярные изменения численностей животных.

Модели природных сообществ, где сосуществуют несколько видов, каждый из которых может быть подразделен на ряд половых и возрастных групп, обычно представляют собой системы из десятков уравнений и не поддаются аналитическому исследованию. Особенно сложную динамику имеют популяции высших животных. Так, в работах Фрисмана при моделировании динамики численности морского котика, с целью оптимизации промысла популяция делилась на 20 возрастных и половых групп. Прогнозирование поведения таких систем, несмотря на возможности вычислительной техники, представляет плохо формализованную задачу. Иногда удается упростить систему, сделать ее «прозрачной» для интерпретации, но, как правило, приходится сталкиваться с трудностями как в понимании закономерностей, лежащих в основе взаимодействия видов и внутривидовых групп, так и в определении входящих в модель параметров.

Динамика человеческой популяции

Рост человеческой популяции представляет собой специальную проблему. Человечество, как биологический вид, подчиняется биологическим законам роста, в который включены общие для всех живых организмов процессы рождения и гибели. Ан-

тропоцентризм, присущий людям, долгое время приводил к тому, что рост и развитие человечества рассматривались как цепь исторических событий, различных для разных стран, а количественное описание человечества, как вида, казалось малоинформативным. Однако сейчас, на грани тысячелетий, стало ясно, что Земля представляет собой огромную, но ограниченную, относительно замкнутую систему, и рост населения становится основной глобальной проблемой человечества, которая порождает все остальные глобальные проблемы, в том числе атропогенные изменения окружающей среды и исчерпание природных ресурсов.

Экологами давно замечено, что человеческий вид является единственным видом, рост численности которого происходит без видимого ограничения по закону, более крутому, чем экспоненциальный. Кривая роста хорошо описывается уравнением вида

$$\frac{dN}{dT} = \frac{C}{(T_1 - T)^2}. \quad (26)$$

Если ввести безразмерные переменные,

$$t = \frac{T - T_1}{\tau}, \quad n = \frac{N}{K},$$

приходим к дифференциальному уравнению с квадратичной правой частью

$$\tau \frac{dn}{dt} = \frac{N^2}{K^2}. \quad (27)$$

Квадратичный закон описывает простейшее коллективное взаимодействие, которое эффективно суммирует все процессы и взаимодействия, происходящие в обществе, подобное бимолекулярному взаимодействию молекул в растворе (см. *Математические модели в биофизике*).

Оценки параметров этой модели на основании демографических данных дают следующие значения. $K = 67\,000$ представляет собой число особей (людей), которое определяет размер группы, в которой проявляются коллективные признаки сообщества людей. Это может быть оптимальный масштаб города или района большого города, обладающего системной самодостаточностью. В популяционной генетике числа такого порядка определяют численность устойчиво существующего вида. Величина τ

представляет собой характерное время для человека и составляет 42 года.

С. П. Капица в работе «Нелинейная динамика в анализе глобальных демографических проблем» (С. П. Капица и др. *Синергетика и прогнозы будущего*, М., 1997) отмечает, что квадратичный закон роста следует рассматривать как выражение всей совокупности процессов, объективно определяющих скорость роста человечества как вида. Сохранение формулы роста в течение многих веков показывает, что в человеческом обществе существует общий закон «перемешивания информации», который приводит к самоускорению развития, причем каждый следующий шаг использует все накопленное человечеством за предыдущее время развития.

Решение уравнения (26) приводит к гиперболической кривой роста, обращающейся в бесконечность в конечное время:

$$N = \frac{K^2 \tau}{T_1 - T}. \quad (28)$$

Здесь T_1 — критическая дата, соответствующая асимптоте кривой роста. Аналогичная формула была получена в 1975 г. Хорнером эмпирически из анализа демографических данных за тысячи лет истории человечества. По его оценкам,

$$N = \frac{200 \cdot 10^9}{2025 - T}.$$

Из сравнения формул следует, что ожидающийся критический год — 2025. Интересно, что близкую дату начала изменений тенденций роста человеческой популяции указывали Медоуз и др. в классической работе «Пределы роста» (см. *Математическая экология*).

Формула (28) представляет собой гиперболу, асимптотически приближающуюся к нулю при $T \rightarrow -\infty$ (за 0 принимается Р. Х. — дата Рождества Христова). Ясно, что на далеких прошлых временах гипербола не может правильно описывать численность, так как история человечества конечна. Чтобы описать рост на малых временах, в уравнения добавляется линейный член, связанный с

временем жизни отдельного человека:

$$\frac{dN}{dT} = \frac{N^2}{C} + \frac{1}{\tau}. \quad (29)$$

На временах, близких к критической дате, также необходимо модифицировать уравнение, например, записав его в виде

$$\frac{dN}{dT} = \frac{C}{(T_1 - T)^2 + \tau^2}. \quad (30)$$

Таким образом, введением микроскопического (по сравнению с характерным временем роста человечества) параметра τ удастся продолжить решение в прошлое и будущее и определить пределы применимости основной формулы (26). Ясно, что на временах t , сравнимых с τ , то есть при приближении к критической дате T_1 уравнения (26)–(27) становятся неприменимыми. Действительно, начиная с 1965 г. наблюдаются отклонения в сторону уменьшения скорости роста человечества. По-видимому, эту дату можно считать началом времени глобального демографического перехода от квадратичного закона роста (26)–(27) к закону роста типа (30), который приведет к уменьшению скорости роста до нуля и стабилизации численности человечества к концу следующего столетия на уровне 11–14 млрд человек. (По данным ООН, к 2000 году реальное население мира составило 6,3 млрд человек.) Эти данные не сильно отличаются от прогнозов, сделанных демографами по другим, гораздо более детальным методам, суммирующим численность населения в разных странах.

Стабилизация численности населения будет происходить по сценарию «демографического перехода», который уже осуществился во многих развитых странах. Демографический переход представляет собой системный процесс перехода в фазовом пространстве, где одна из координат соответствует численности населения, от одного аттрактора к другому. Представление о возрастном распределении населения стран до и после демографического перехода дает рис. 13. После демографического перехода коренным образом меняется соотношение между старым и молодым поколением. Происходит эволюция структуры населе-



Рис. 13. Распределение населения мира по возрасту и полу в развитых (а) и развивающихся (б) странах в 1975 и 2000 годах (Садык Н. *Народонаселение мира*. ЮФПЛА, 1990). Развитые страны прошли демографический переход, развивающиеся — еще нет

ния от пирамиды, характерной для периода роста, к столбообразному распределению, при котором рост населения практически прекращается. Рассмотрение в рамках предложенной модели предсказывает, что гиперболический рост численности населения Земли сменится тенденцией к стабилизации численности, как это уже произошло в развитых странах.

Заключение

Математические модели — не только средство для количественного описания явлений. Модель сложной системы — это математический образ, позволяющий формализовать и обобщить в терминах теории представления о многочисленных свойствах и характеристиках сложной системы. Расширение понятийного и

образного круга, не меньше чем количественные расчеты, представляет собой ценный результат междисциплинарных исследований с применением аппарата математики и физики для изучения живых систем. В этом смысле популяционная динамика занимает особое место. При всей ограниченности «числа особей», как характеристики вида или сообщества, значение термина «численность» имеет четкий и универсальный смысл.

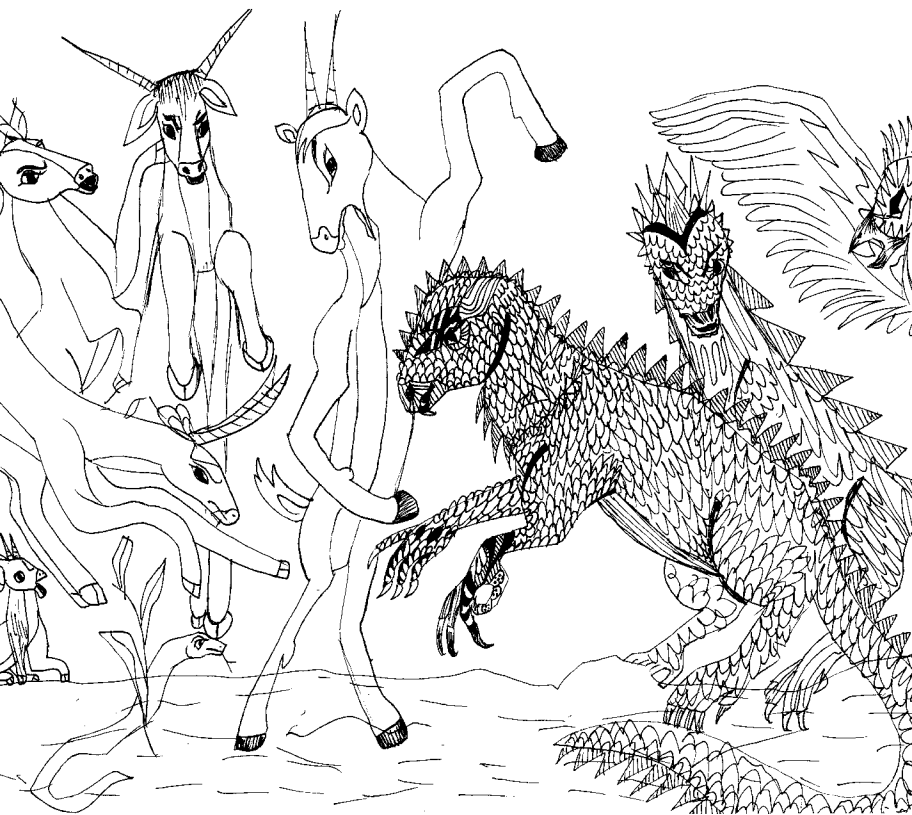
Популяционная динамика представляет собой область математической биологии, описывающая с помощью моделей типы динамического поведения развивающихся систем, представляющих собой одну или несколько взаимодействующих популяций или внутривидовых групп. Отличительной чертой биологических популяций, как и всех живых систем, является их удаленность от термодинамического равновесия, использование для своего роста и развития энергии внешних источников. Это обуславливает необходимость использования для описания таких систем нелинейных моделей, позволяющих отразить основные характерные черты популяционной динамики лабораторных и природных популяций. Это — ограниченность роста, вызванная совокупностью факторов. Возможность нескольких стационарных исходов в зависимости от начальных условий роста популяции. «Зависание» системы вблизи критической границы и ее чувствительность в этой области к малым флуктуациям и индивидуальным усилиям. Запаздывание реакции системы на изменение внешних факторов. Возможность колебательных и квазистохастических режимов. Математические результаты, полученные при изучении моделей популяционной динамики, служат для практических целей управления биотехнологическими и природными системами и дают пищу для развития собственно математических теорий.

Литература

1. Базыкин А. Д. *Математическая биофизика взаимодействующих популяций*. М., Наука, 1985, 165 с.
2. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. *Экология. Особи, популяции и сообщества*. М., Мир, 1989, Том 1, 657 с.

3. Вольтерра В. *Математическая теория борьбы за существование*. 286 с., М., Мир, 1976.
4. Гаузе Г. Ф. *Борьба за существование*. М.-Иж.: РХД, 160 с., 2002.
5. Капица С. П., Курдюмов С. П., Малинецкий Г. Г. *Синергетика и прогнозы будущего*. М., Наука, 1997.
6. Пайтген Х.-О., Рихтер П. Х. *Красота фракталов. Образы комплексных динамических систем*. М., Мир, 1993, 176 с.
7. Ризниченко Г. Ю., Рубин А. Б. *Математические модели биологических продукционных процессов*. М., Изд. МГУ, 1993, 301 с.
8. Свирежев Ю. М., Логофет О. Д. *Устойчивость биологических сообществ*. М., Наука, 1978, 352 с.

Математическая экология



Введение

Экология — развивающаяся междисциплинарная область знаний, включающая представления практически всех наук о взаимодействиях живых организмов, в том числе человека, с окружающей средой. До середины XX века экология представляла собой одну из биологических дисциплин, а именно, науку о взаимодействии организмов с окружающей средой. Современная экология, наряду с этим, включает в себя науку и практические методы контроля за состоянием окружающей среды — мониторинг, охрану окружающей среды, учение о биогеоценозах и антропологических воздействиях на природные экосистемы, эколого-экономические и эколого-социальные аспекты. Все это определяет и предмет *математической экологии*, объединяющей математические модели и методы, используемые при решении проблем экологии.

Фундаментом математической экологии является математическая теория динамики популяций (см. *Динамика популяций*), в которой фундаментальные биологические представления о динамике численности видов животных, растений, микроорганизмов и их взаимодействиях формализованы в виде математических структур, в первую очередь, систем дифференциальных, интегро-дифференциальных и разностных уравнений.

Любая экосистема состоит из нелинейно взаимодействующих подсистем, которые можно упорядочить в некоторую иерархическую структуру. По мере объединения компонентов, или подмножеств, в более крупные функциональные единицы, у этих новых единиц возникают свойства, отсутствующие у составляющих ее компонентов. Такие качественно новые «эмерджентные» свойства экологического уровня или экологической единицы не

являются простой суммой свойств компонентов. Следствием является невозможность изучения динамики сложных экосистем путем их иерархического расчленения на подсистемы и последующего изолированного изучения этих подсистем, поскольку при этом неизбежно утрачиваются свойства, определяемые целостностью изучаемой системы.

Воздействие внешних факторов на экологическую систему также нельзя рассматривать независимо друг от друга, так как комбинированное действие нельзя свести к сумме действующих факторов. Тем более сложной задачей является количественное описание реакции сложной системы на комплексное воздействие различных факторов.

Все эти обстоятельства приводят к невозможности описать сложные экосистемы с помощью простых редуцированных «механистических» моделей. Необходимы либо сложные имитационные модели, объединяющие в одну сложную систему на модельном уровне знания об элементах системы и типах их взаимодействия, либо упрощенные интегрированные модели типа «воздействие–отклик», интегрирующие данные большого числа наблюдений над экосистемой.

Имитационные компьютерные модели включают представления о компонентах систем и их взаимосвязях как в виде собственно математических объектов: формул, уравнений, матриц, логических процедур, так и в виде графиков, таблиц, баз данных, оперативной информации экологического мониторинга. Такие многомерные модели позволяют объединить разнородную информацию об экологической или эколого-экономической системе, «проигрывать» различные сценарии развития и вырабатывать на модели оптимальные стратегии управления, что невозможно делать на реальной системе в силу ее уникальности и ограниченности времени.

Имитационный подход, также как и моделирование экосистем с помощью функций отклика, требует высокоразвитой вычислительной техники, поэтому математическая экология, как развитая и практически используемая наука, получила распространение только в последние десятилетия XX века. Широкое применение математического аппарата стимулировало развитие

теоретической экологии. Построение математических моделей требует упорядочивания и классификации имеющейся информации об экосистемах, приводит к необходимости планировать систему сбора данных и позволяет объединить на содержательном уровне совокупность физических, химических и биологических сведений и представлений об отдельных происходящих в экосистемах процессах.

Общесистемный подход к моделированию экологических систем

При построении моделей экосистем применяют методы общесистемного анализа. В первую очередь это — выделение из системы отдельных структурных элементов, таких как живые и косные компоненты, среди живых — трофические уровни, виды, возрастные или половые группы, взаимодействие которых и будет определять поведение всей системы. Другой важный элемент — установление характера процессов, в которых участвует каждый элемент (процессы размножения и роста, взаимодействия типа хищничества, конкуренции и т.д.). Часто в экологическом моделировании используются балансовые компартментальные модели, когда рассматриваются потоки вещества и энергии между составляющими модель компартментами, содержание «вещества» в каждом из которых и представляет собой отдельную переменную системы.

Необходимость описывать экологические взаимодействия послужила толчком для развития системных исследований. По словам одного из основателей общей теории систем Людвиг фон Берталанфи, «работы Вольтерра, Лотки, Гаузе и других по теории популяций принадлежат к классическим трудам общей теории систем. В них впервые была продемонстрирована возможность развития концептуальных моделей для таких явлений как борьба за существование, которые могут быть подвергнуты эмпирической проверке» (Л. Берталанфи. *Общая теория систем. Критический обзор*, 1969).

Широко используется принцип изоморфизма, позволяющий сходными математическими уравнениями описывать системы,

разные по своей природе, но одинаковые по структуре и типу взаимодействия между элементами, их составляющими.

Работа с имитационной моделью требует знания величин параметров модели, которые могут быть оценены только из наблюдения и эксперимента. Часто приходится разрабатывать новые методики наблюдений и экспериментов с целью установления факторов и взаимосвязей, знание которых позволяет выявить слабые места гипотез и допущений, положенных в основу модели. Весь процесс моделирования — от построения моделей до проверки предсказанных с ее помощью явлений и внедрения полученных результатов в практику — должен быть связан с тщательно отработанной стратегией исследования и строгой проверкой используемых в анализе данных.

Это положение, справедливое для математического моделирования вообще, особенно важно для такой сложной науки, как экология, имеющей дело с разнообразными взаимодействиями между огромным множеством организмов и средой их обитания. Почти все эти взаимодействия динамические в том смысле, что они зависят от времени и постоянно меняются, причем, как правило, включают в себя положительные и отрицательные обратные связи, то есть являются нелинейными. Сложность экосистем усугубляется с изменчивостью самих живых организмов, которая может проявляться и при взаимодействии организмов друг с другом (например, в процессе конкуренции или хищничества), и в реакции организма на изменения окружающей среды. Эта реакция может выражаться в изменении скорости роста и воспроизведения и в различной способности к выживанию в сильно различающихся условиях. К этому добавляются происходящие независимо изменения таких факторов среды, как климат и характер мест обитания. Поэтому исследование и регулирование экологических процессов представляет собой исключительно сложную задачу.

Экспериментальное и натурное наблюдение экологических процессов осложняется их длительностью. Например, исследования в области земледелия и садоводства связаны главным образом с определением урожайности, а урожай собирают раз в год, так что один цикл эксперимента занимает год и более. Что-

бы найти оптимальное количество удобрений и провести другие возможные мероприятия по окультуриванию, может потребоваться несколько лет, особенно когда необходимо рассматривать взаимодействия между экспериментальными результатами и погодой. То же касается процессов, проходящих в аквакультуре, например при разработке оптимальных режимов содержания рыбоводных прудов. В лесоводстве из-за длительности круговорота урожая древесины самый непродолжительный эксперимент занимает 25 лет, а долговременные эксперименты могут длиться от 40 до 120 лет. Аналогичные временные масштабы необходимы для проведения исследований с другими природными ресурсами. Поэтому математическое моделирование является необходимым инструментом в экологии, природопользовании и управлении природными ресурсами.

Классы задач и математический аппарат

Современные математические модели в экологии можно разбить на три класса. Первый — описательные модели: регрессионные и другие эмпирически установленные количественные зависимости, не претендующие на раскрытие механизма описываемого процесса. Они применяются обычно для описания отдельных процессов и зависимостей и включаются как фрагменты в имитационные модели. Второй — модели качественные, которые строятся с целью выяснения динамического механизма изучаемого процесса, способные воспроизвести наблюдаемые динамические эффекты в поведении систем, такие, например, как колебательный характер изменения биомассы или образование неоднородной в пространстве структуры. Обычно эти модели не слишком громоздки, поддающиеся качественному исследованию с применением аналитических и компьютерных методов. Третий класс — имитационные модели конкретных экологических и эколого-экономических систем, учитывающие всю имеющуюся информацию об объекте. Цель построения таких моделей — детальное прогнозирование поведения сложных систем или решение оптимизационной задачи их эксплуатации.

Чем лучше изучена сложная экологическая система, тем более полно может быть обоснована математическая модель. При условии тесной связи наблюдений, экспериментального исследования и математического моделирования математическая модель может служить необходимым промежуточным звеном между опытными данными и основанной на них теорией изучаемых процессов. Для решения практических задач можно использовать модели всех трех типов. При этом особенно важны вопросы идентифицируемости (соответствия реальной системе) и управляемости таких моделей.

Обычно при математическом моделировании задача состоит в том, чтобы получить обоснованный прогноз кинетики компонентов экологической системы. При этом делаются различные исходные предположения и преследуются соответствующие цели при изучении моделей, которые один из пионеров математической биологии А. А. Ляпунов сформировал следующим образом (Ляпунов, 1968, 1972).

А. Биологические характеристики компонентов неизменны, так же как и взаимоотношения между ними. Система считается однородной в пространстве. Изучаются изменения во времени численности (биомассы) компонентов системы.

Б. При сохранении гипотезы однородности вводится предположение о закономерном изменении системы отношений между компонентами. Это может соответствовать либо закономерному изменению внешних условий (например, сезонному), либо заданному характеру эволюций форм, образующих систему. При этом по-прежнему изучается кинетика численности компонентов. Аппаратом для изучения этих двух классов задач служат системы обыкновенных дифференциальных и дифференциально-разностных уравнений с постоянными (А) и переменными (Б) коэффициентами.

В. Объекты считаются разнородными по своим свойствам и подверженными действию отбора. Предполагается, что эволюция форм определяется условиями существования системы. В этих условиях изучается, с одной стороны, кинетика численности компонентов, с другой — дрейф характеристик популяций.

При решении таких задач используют аппарат теории вероятностей. К ним относятся многие задачи популяционной генетики.

Г. Отказ от территориальной однородности и учет зависимости усредненных концентраций от координат. Здесь возникают вопросы, связанные с пространственным перераспределением живых и косных компонентов системы. Например, численность (биомасса) видов-гидробионтов меняется с изменением глубины водоема. Для описания таких систем необходимо привлечение аппарата дифференциальных уравнений в частных производных. В имитационных моделях часто вместо непрерывного пространственного описания применяют разбиение всей системы на несколько пространственных блоков.

Задачи пространственной организации экологических систем представляют особый интерес. До последнего времени предполагали, что пространственная неоднородность распространения видов связана в основном с ландшафтно-климатическими факторами. В последние годы все более глубоко осознается тот факт, что сама пространственная структурированность экологических систем может быть обусловлена не только исходно существующей пространственной неоднородностью, но и спецификой локальных взаимодействий составляющих экосистему популяций между собой и с косными компонентами среды. Возникающие и активно поддерживающиеся таким образом пространственные структуры называют экологическими диссипативными структурами.

Биологические популяции и сообщества заведомо являются энергетически «проточными», т. е. далекими от равновесия системами, колебательные режимы в таких системах давно известны как в лабораторных исследованиях, так и из полевых наблюдений и неплохо исследованы теоретически. Экологические системы подвержены влиянию периодических и нерегулярных геофизических воздействий, их биологические составляющие обладают эндогенными биологическими ритмами (биологические часы). В настоящее время активно решаются проблемы связи между колебательными режимами в локальных (точечных) системах и пространственно-временными структурами в экологи-

ческих системах. Как и в физических и химических системах, здесь решающую роль играет характер нелинейных взаимодействий, определяющих пути массо- и энергообмена в сложной системе.

Без учета пространственной неоднородности невозможно оценить влияние подвижности особей на регуляцию численности популяций, роль перемещений в синхронизации или затухании колебаний численности, которые имели бы место в отсутствие пространственных перемещений, как направленных, так и случайных — типа диффузии. Современный математический аппарат позволяет выяснить эти вопросы, а также установить связь локальной динамики популяций с крупномасштабными пространственными структурами и долговременной приспособленностью видов и видовых сообществ.

Гипотезы Вольтерра о типах взаимодействий в экосистемах

Первые модели динамики популяций — это ряд Фибоначчи (1202), модель экспоненциального роста (1798) Мальтуса, модель ограниченного роста Ферхюльста (1838) (см. *Динамика популяций*). К настоящему времени имеется много самых разнообразных дискретных и непрерывных детерминистических и стохастических моделей. В начале XX века появились первые модели взаимодействия видов. Классической книгой современной математической экологии является труд В. Вольтерра «Математическая теория борьбы за существование» (Volterra, 1931; перевод на русский язык Вольтерра, 1976). Развитие теоретической экологии в последующие десятилетия полностью подтвердило глубину и правильность его идей.

Системы, изученные Вольтерра, состоят из нескольких биологических видов и запаса пищи, который используют некоторые из рассматриваемых видов. Гипотезы, которые Вольтерра положил в основу математического аппарата, позволяют описывать сложные системы взаимодействующих видов при помощи систем обыкновенных дифференциальных уравнений, в правых частях которых имеются суммы линейных и билинейных членов.

Вольтерровские уравнения могут быть получены не только из локального «принципа встреч», ведущего свое происхождение из статистической физики, но и исходя из баланса масс каждого из компонентов биогеоценоза и энергетических потоков между этими компонентами. Уравнения Вольтерра послужили отправной точкой для создания большинства динамических моделей в экологии вплоть до сегодняшнего дня. Вольтерра изучал сосуществование видов при более широких гипотезах, в частности при изменении внешних условий и с учетом явления последействия, рассмотрение которого приводит к интегро-дифференциальным уравнениям.

Модели экологических сообществ

Природные сообщества обладают сложным строением: несколькими уровнями, между которыми существуют разнообразные трофические (пищевые) и топические (не связанные с цепью питания) связи. Структура трофической пирамиды может быть весьма различной в зависимости от климата, почвы, ландшафта, длительности существования биогеоценоза и других факторов. При анализе биологических сообществ принято строить пищевые, или трофические, сети, т. е. *графы*, вершины которых соответствуют видам, входящим в сообщество, а ребра указывают трофические связи между видами. Обычно такие графы — ориентированные: направление дуги между двумя вершинами указывает на тот из видов, который является потребителем другого, т. е. направление дуги совпадает с направлением потока вещества или биомассы в системе.

Часто трофические графы изображают в виде трофических пирамид. В такой пирамиде выделяются трофические уровни — группы видов, между которыми невозможны прямые пищевые связи. Уровней может быть несколько: виды, принадлежащие одному уровню, либо находятся в состоянии конкуренции за жизненные ресурсы, либо совместно используют ресурс. На рис. 1 изображен пример двухуровневой трофической пирамиды, взятой из книги Ю. Одума «Основы экологии» (1975). Из 15 видов насекомых (верхний уровень) 5 видов питаются только на одном

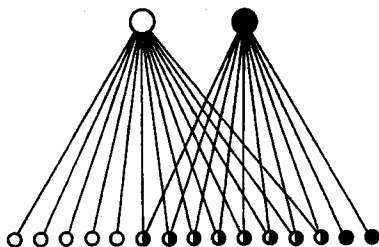


Рис. 1. Пример двухвозрастной трофической пирамиды

из двух видов растений, 2 вида — только на втором, в рацион остальных 8 видов насекомых входят оба вида растений. Основные трофические уровни наземных сообществ — это продуценты, или автотрофы (растения, аккумулирующие энергию света и вещества субстрата), и гетеротрофы: первичные консументы (травоядные) и вторичные консументы (хищники, питающиеся травоядными). В некоторых случаях трофическая цепь содержит большее число уровней: например, растения служат пищей насекомым, насекомые поедаются птицами, которые, в свою очередь, служат пищей более крупным хищным птицам.

Если в структуре сообщества учитывать движение некоторых биогенных элементов и энергии, то в системе обнаруживаются петли обратной связи. Разлагатели (редуценты) — микробы, грибы, бактерии — в процессе своей жизнедеятельности расщепляют сложные органические соединения (экскременты и мертвую органику) на более простые минеральные вещества, необходимые продуцентам. Образование органической биомассы происходит в процессе фотосинтеза с использованием солнечного света из углекислого газа и воды, причем необходимы также элементы, поступающие из почвы: азот, фосфор, калий, магний, железо и многие другие микроэлементы. Общая схема потоков массы и энергии между основными компонентами наземных экосистем изображена на рис. 2.

Полную структуру парных взаимодействий между n видами можно изобразить с помощью матрицы S из $n \times n$ элементов. Элемент (i, j) представляет собой знак $+$, $-$ или 0 и показывает

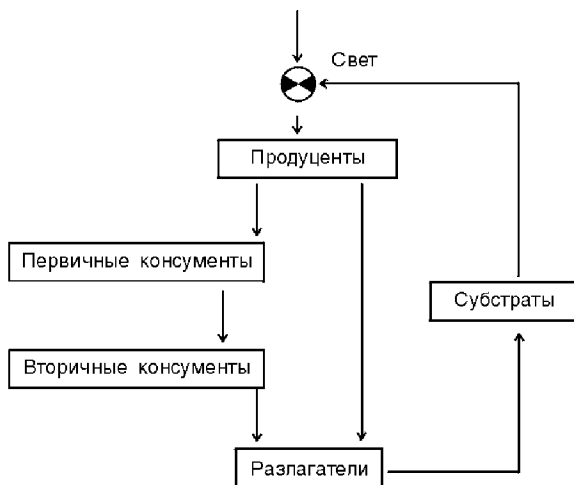


Рис. 2. Общая схема потоков вещества и энергии в экосистеме

влияние i -го вида на j -й. Симметричные пары элементов матрицы S указывают на тип парного взаимодействия между видами:

+	+	симбиоз или мутуализм;
+	-	хищник-жертва (паразит-хозяин);
+	0	комменсализм;
-	-	конкуренция;
-	0	аменсализм;
0	0	нейтрализм.

Взаимодействие между видами можно характеризовать и при помощи знаков: если вид j влияет каким-либо образом на вид i , то проводится ребро $i \rightarrow j$ и ему приписывается знак этого влияния.

В современной литературе по математической экологии принято считать вольтерровскими моделями сообществ биологических видов системы вида

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i \left(\varepsilon_i - \sum_{j=1}^n \gamma_{ij} N_j \right), \quad i = 1, 2, \quad (1)$$

где ε_i — скорость естественного прироста или смертности i -го вида в отсутствие всех остальных видов, а знак и абсолютная величина γ_{ij} ($i \neq j$) отражают, соответственно, характер и интенсивность влияния j -го вида на i -й вид, показатель внутривидового взаимодействия для i -го вида. Матрицу $\Gamma = \|\gamma_{ij}\|$, отражающую структуру связей сообщества, называют *матрицей сообщества*.

С введенной выше знаковой матрицей S она связана соотношением

$$S = -\text{sign } \Gamma.$$

Гипотеза Вольтерра, на основе которой построена система (1), предполагает локальный принцип описания взаимодействия видов — принцип «встреч», ведущий свое происхождение из статистической физики. Вольтерровские уравнения могут быть получены из чисто экологических предпосылок. Рассмотрим сообщество, структура которого изображена на рис. 2. Компоненты сообщества разобьем на три основные группы. 1. Продуценты с биомассами (или концентрациями) x_i ($i = 1 \div m$) — это в основном зеленые растения. 2. Консументы с концентрациями y_i ($i = 1 \div n$). К этой группе отнесем животных, пожирающих другие организмы и разлагателей, расщепляющих мертвую органику на простые вещества, которые используются продуцентами. 3. Субстраты с концентрациями c_k ($k = 1 \div p$). Это абиотические вещества (в основном продукты жизнедеятельности консументов), используемые продуцентами.

Составим уравнения, отражающие баланс масс каждого из этих компонентов:

$$\begin{aligned} \frac{dx_i}{dt} &= (F_x^i - D_x^i)x_i - \sum_{j=1}^n V_{ij}y_j + R_x, \quad i = 1, \dots, m, \\ \frac{dy_j}{dt} &= (F_y^j - D_y^j)y_j - \sum_{r=1}^n \nu_{jr}y_r + R_y, \quad j = 1, \dots, n, \\ \frac{dc_k}{dt} &= \sum_{j=1}^n U_{kj}y_j - \sum_{i=1}^n W_{ki}x_i + R_c, \quad k = 1, \dots, p. \end{aligned} \quad (2)$$

Здесь F^i, D^i — функции рождаемости и смертности продуцентов

и консументов; V_{ij} — функция выедания, описывающая скорость потребления биомассы i -го вида-произдента единицей биомассы j -го вида-консумента; ν_{jr} — функция выедания j -го вида r -м (среди консументов); U_{kj} — интенсивность производства k -го субстрата j -м консументом; W_{kj} — интенсивность потребления k -го субстрата i -м продуцентом; $R_x = R_y = R_c$ — сумма входных и выходных потоков соответствующих компонент. В общем случае все эти функции зависят от параметров внешней среды. Путем преобразования переменных система (2) может быть записана в виде, сходном с уравнениями Вольтерра (1).

Применение этого формализма и его модификаций оказалось особенно успешным при моделировании замкнутых по веществу систем (Алексеев, 1993). Пример трофической цепи для такой замкнутой системы (например, озерной экосистемы) приведен на рис. 3.

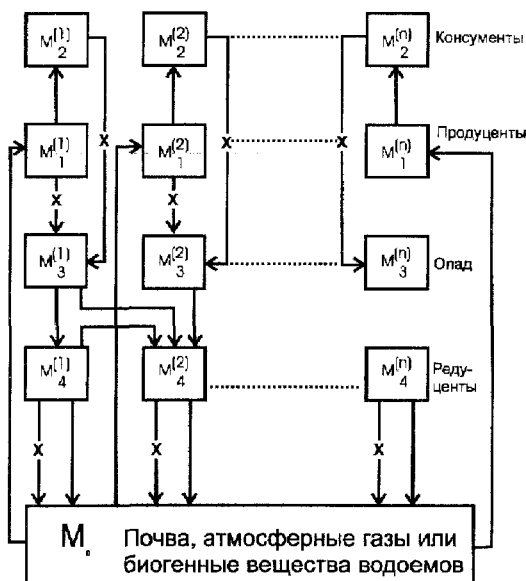


Рис. 3. Схема трофической сети экосистемы, замкнутой по веществу

Принципы лимитирования в экологии

В силу сложности процессов в экологической системе необходимо выделить главные факторы, взаимодействие которых качественно определяет судьбу системы. Фактически все модели, включающие описание роста популяций или сообществ, основываются либо на «принципе лимитирующих факторов» (Leibig, 1840; перевод на русский язык: Либих, 1936), либо на «законе совокупного действия факторов», Э. А. Митчерлих (Mitscherlich, 1909, 1925). Исходно эти принципы были сформулированы для популяций одного вида, однако применяются для описания многовидовых сообществ и экосистем.

Концепция лимитирующих факторов принадлежит немецкому агрохимику Юстусу Либиху, который предложил знаменитый закон минимума: «Каждое поле содержит одно или несколько питательных веществ в минимуме и одно или несколько других в максимуме. Урожайи находятся в соответствии с этим минимумом питательных веществ». Либих понимал под этим относительный минимум питательного вещества по сравнению с содержанием других веществ. Позже в экологической литературе фактор, находящийся в минимуме, стали называть лимитирующим фактором. Закон «лимитирующего фактора» для фотосинтетических процессов в 1905 г. предложил Ф. Блэкман, а в 1965 г. Н. Д. Иерусалимский сформулировал этот закон для ферментативных процессов. Естественно, что при изменении соотношений факторов лимитирующий фактор может изменяться.

Математическая теория описания систем с лимитирующими факторами разработана И. А. Полетаевым и его школой (Полетаев, 1966, Гильдерман, 1970). Обобщение принципа лимитирующего фактора с использованием теоретико-множественных представлений и разработка методов выделения лимитирующего звена с позиций энтропийных экстремальных принципов даны в работах А. П. Левича (1988, 1994). Разработан класс дискретно-непрерывных моделей, описываемых системами дифференциальных уравнений, структура которых меняется в определенные моменты времени, а последние, в свою очередь, зависят от значения решений самих уравнений. И. А. Полетаевым эти си-

системы названы системами с лимитирующим фактором, или Λ -системами.

Самым простым примером Λ -системы служит химическая реакция соединения нескольких веществ в одно, происходящая практически мгновенно. Вещества-реагенты могут взаимодействовать лишь в строго определенных стехиометрических соотношениях, и поэтому скорость рассматриваемой реакции определяется самой медленной в данный момент времени из скоростей притока каждого из исходных веществ в сферу реакции. Иными словами, свойства Λ -системы определяются наличием узкого места и его сменой в процессе функционирования.

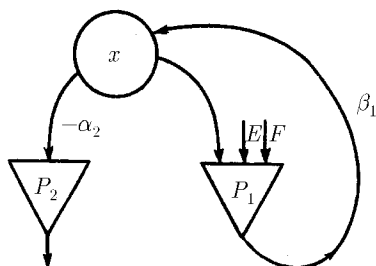


Рис. 4. Схема растения как системы с лимитирующими факторами

Метод описания элемента экологической модели как Λ -системы можно проиллюстрировать на примере простой модели роста растения (Полетаев, 1973). Основные процессы превращения вещества и энергии в растениях, это — процесс возрастания биомассы (роста), идущий за счет фотосинтеза и поглощения веществ из почвы и атмосферы, и процесс основного обмена (дыхания), поставляющий свободную энергию для жизнедеятельности биомассы за счет частичного расходования вещества, содержащегося в самой биомассе. Блок-схема растения изображена на рис. 4. На этой схеме кружком обозначен запас вещества — биомассы, а треугольниками — процессы. Стрелки указывают направление течения веществ; процесс P_i потребляет извне свет E и некоторое вещество F , дает прирост биомассы x ; процесс

дыхания P_2 потребляет часть биомассы, поставляя свободную энергию для жизнедеятельности оставшейся части, а выделяет продукты, которые в данной модели не учитываются. Процесс роста биомассы растения описывается уравнением

$$\frac{dx}{dt} = \beta_1 P_1 - \alpha_2 P_2, \quad (3)$$

$x(t)$ — значение биомассы в момент времени t . По смыслу задачи, эта функция непрерывна и имеет производную. Пусть P_1 и P_2 — две действительные неотрицательные переменные — интенсивности роста и дыхания.

Величина интенсивности процессов P_j в момент времени t определяется в Λ -системе лимитирующей из всех входных компонент, т.е. той, которая обеспечивает наименьшую интенсивность P_j . Все остальные компоненты, потоки которых превышают минимальный, оказываются в избытке и потребляются лишь частично. Лимитирующий фактор j -го процесса меняется по величине со временем вместе с соответствующей ему интенсивностью P_j . Вследствие изменения со временем состояния системы компонента i^* , лимитирующая процесс в момент t_1 , может с течением времени перестать ею быть. Тогда, начиная с момента t_2 , лимитирующей станет уже другая компонента i^{**} . В модели растения интенсивности процессов P_1, P_2 запишутся в виде

$$P_1 = \min[x, E, F], \quad P_2 = \min(x). \quad (4)$$

Величина потока компоненты i на вход процесса j в момент t зависит от имеющегося в системе количества этой компоненты x , а для поступающих извне компонент (E, F) — от состояния среды. Поток внешней компоненты (вода, растворенные вещества) можно считать постоянным, пропорциональным наличию этой компоненты во внешней среде. Поток света E предполагается пропорциональным произведению интенсивности света на величину σ поглощающей поверхности растения. Если растение в процессе роста не меняет формы, т.е. сохраняет геометрическое подобие, то величину поверхности можно считать пропорциональной квадрату линейных размеров или квадрату корня кубического из величины биомассы (биомасса пропорциональна

объему растений, или кубу линейного размера). Таким образом, величина потока света запишется в виде

$$E = E_0 k(x) x^{2/3}, \quad (5)$$

где $k(x)$ — коэффициент, отражающий форму растения. В зависимости от соотношений величины и параметров системы $\beta_1, \alpha_1, E_0, F$ величина P_1 может быть равна наименьшему из трех значений. Следовательно, решение распадается на три области, в каждой из которой рост лимитируется одним из факторов.

В последующих работах по моделированию конкретных экологических систем аппарат Л-систем нашел широкое применение. Рассмотрение биогеоценозов как систем с лимитирующими факторами позволяет «автоматически» следить за лимитированием каждого процесса. Особенно широкое применение нашел этот способ для описания микробных сообществ, где типы взаимодействия видов могут быть описаны сравнительно просто при помощи обыкновенных дифференциальных уравнений (разных, в различных областях лимитирования).

Микробные сообщества являются классическими модельными экспериментальными системами для изучения экосистемных взаимодействий. Теоретический анализ видовой структуры трофического уровня одноклеточных автотрофных и гетеротрофных организмов, с точки зрения Л-систем, показал, что условие сосуществования конкурирующих видов является различие определяющих факторов развития, что является подтверждением принципа Гаузе о существовании лишь одного вида в каждой экологической нише (Гаузе, 1934, 2000). Это условие позволяет каждому виду зависеть в большей степени от одного определенного фактора среды и в меньшей степени — от других. В случае конкуренции только за взаимозаменяемые элементы питания каждый вид имеет вообще один лимитирующий трофический фактор, отличающийся от лимитирующих факторов других видов. Эти свойства поликультур микроорганизмов учитывают при совместном культивировании нескольких видов, которое дает возможность путем изменения процентного содержания видов в сообществе регулировать химический состав суммарной

биомассы и ассимиляционный коэффициент поликультуры в целом.

L-системы являются эффективным аппаратом для изучения популяций в экологическом окружении с ограничениями, накладываемыми на их развитие наличием корма, местообитания и прочим. Устойчивые состояния и кинетика переходных процессов определяются при этом для популяции каждого вида и каждый момент времени конечным, и притом достаточно малым, числом критических ограничений для компонент узкого места.

В различных фазах жизненного цикла и в различные сезоны давление критических условий не будет одинаковым. Опознавание критических компонент и ограничений в каждом отдельном случае и их количественное изучение являются задачей экспериментальной биологии. Применение принципа лимитирующих факторов позволяет при этом формализовать классификацию явлений в биогеоценозе и более эффективно использовать результаты количественных измерений.

Концепция лимитирующих факторов оказалась весьма плодотворной в инженерной экологии (*biomanipulation*). Управляющими для биогеоценоза могут быть потоки только тех ресурсов, которые лимитируют рост сообщества. Поэтому разработка концепции и методов как экспериментального выявления лимитирующих факторов для многовидовых сообществ и адекватных модельных подходов представляет собой весьма актуальную практическую задачу (А. П. Левич, В. Н. Максимов, Н. Г. Булгаков. *Теоретическая и экспериментальная экология фитопланктона. Управление структурой и функциями сообществ*. 1997).

Закон толерантности и функции отклика

Наряду с законом лимитирования в моделировании экологических систем часто применяется *принцип совокупного действия факторов*. Согласно этому принципу для существования любой системы необходима совокупность факторов, каждый из которых имеет некоторые пределы, в которых живая система может существовать. Таким образом, существует многомерная область

параметров — величин этих факторов, допустимых для жизни живой системы (организма, вида, биогеоценоза), — то есть тех значений факторов, к которым живая система толерантна.

Для исследования зависимости реакции экологической системы от тех или иных факторов используют *метод функций отклика*. Этот метод широко применяется в инженерных науках, например в теории автоматического регулирования или теории планирования эксперимента. Его суть заключается в использовании информации об отклике системы на известные воздействия для получения оператора перехода по схеме: воздействие → реакция. В терминах теории сложных систем динамика сложной открытой системы, каковой является экосистема, характеризуется описанием связи между входными и выходными сигналами.

Идея функций отклика восходит к работам немецкого агрохимика Митчерлиха, сформулированная в начале века как «закон физиологических взаимосвязей» (1909, 1925). Митчерлих утверждал, что величина урожая зависит от уровней всех факторов роста и тем самым противопоставлял свой закон принципу минимума Либиха.

Американский ученый В. Шелфорд сформулировал «закон толерантности» в 1913 г., утверждающий, что как недостаток, так и избыток любого внешнего фактора (для растения — азота, фосфора, света, углекислого газа и проч.) может быть вредным для биологического объекта (организма, популяции). Доказательством этого служит факт, что *функции отклика* — зависимости количественных оценок тех или иных характеристик популяций от важнейших факторов внешней среды (содержания питательных веществ, температуры), которые имеют колоколообразную форму (рис. 5). Пределы, в которых может существовать живой организм, называют диапазоном толерантности. Тогда под лимитирующим фактором понимается тот, который приближается или выходит за пределы толерантности.

В современной экологической литературе (Одум, 1975, 1986; Федоров, Гельманов, 1980; Левич и др., 1997) закон толерантности рассматривается как продолжение и расширение принципа Либиха. Лимитирующим при этом называют фактор, по которому для достижения заданного относительного изменения функ-

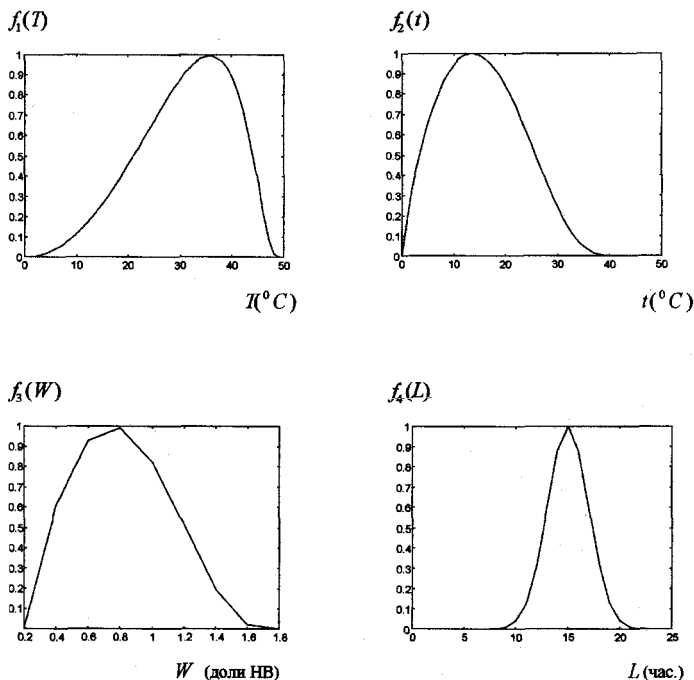


Рис. 5. Вид частных функций отклика скорости развития растения сои в период между всходами и бутонизацией. T — максимальная суточная температура воздуха (град. С), t — минимальная суточная температура воздуха, W — влажность почвы, L — продолжительность светового дня (час) (Малкина-Пых, 1998)

ции отклика необходимо минимальное относительное изменение значения фактора. Такое определение требует подробного изучения зависимости функций отклика от всей совокупности экологических факторов в каждом конкретном случае, что связано с использованием приемов многофакторного эксперимента и аппарата многомерной математической статистики. Практическое использование такого подхода к исследованию большинства природных экосистем затруднено из-за недостатка экспериментальных данных и отсутствия систематических наблюдений.

Применение метода функций отклика для описания сложных экологических систем подразумевает решение задачи идентификации нелинейных систем достаточно большой размерности и стало возможным лишь в последние десятилетия XX века в связи с появлением принципиально новых возможностей обработки временных рядов, новых пакетов решения систем дифференциальных уравнений, новых оптимизационных пакетов для проведения процедуры идентификации параметров, новых информационных технологий. Важным вопросом моделирования систем на основе метода функций отклика является анализ и обработка экспериментальных данных и использование робастных процедур, приводящих к тому, что результаты обработки мало зависят от наличия данных с большими ошибками.

Сложность экологических систем приводит к тому, что функциональную связь между компонентами системы трудно описать традиционными методами, которые используются, например, в классических задачах динамики популяций или работах по описанию распространения загрязнений с помощью уравнений гидро- и аэродинамики. Если не удастся описать функциональную связь в «простых» и известных науке терминах, исследователи прибегают к аппроксимации этой функциональной связи на основе геофизических и экологических представлений с помощью разумно подобранных математических функций, которые включают в себя необходимые переменные и могут быть при помощи процедур оптимизации достаточно хорошо приближены к «истинной» — наблюдаемой в природе или в эксперименте функции в интересующей нас области изменения переменных.

Математическое определение функции отклика следующее. *Функцией отклика* k -го показателя на воздействие совокупности экологических факторов (x_1, x_2, \dots, x_n) называется функция φ^k , отображающая экологическое пространство $eps(x_1, x_2, \dots, x_n)$ на шкалу I^k , которая в каждой точке (x_1, x_2, \dots, x_n) пространства ε сопоставляет число $\varphi^k(x_1, x_2, \dots, x_n)$ на шкале I^k , то есть $\varphi^k: \varepsilon \rightarrow I^k$.

Частной функцией отклика показателя или процесса называют функцию зависимости значений этого показателя от од-

ного экологического фактора, то есть функцию одной переменной $f_j(x_j)$. Примеры частных функций отклика скорости роста растения на изменение внешних факторов приведены на рис. 5. *Обобщенной функцией F^k* называется функция зависимости значений k -го показателя или процесса от всех рассматриваемых экологических факторов, представленная как комбинация частных функций отклика. В зависимости от постановки задачи в качестве обобщенной функции отклика может выступать суммарная биомасса экосистемы или отдельного вида, урожай или такие обобщенные характеристики, как функция (индекс) благополучия системы, функция резистентности, функция модификации и другие. Наиболее часто используемые на практике частные функции отклика:

$$f(x) = ax^b \exp\left(-c \frac{x}{x_{\max} - x}\right), \quad (a)$$

$$f(x) = 1 - a(1 - \exp(-bx))^c, \quad (b)$$

$$f(x) = \frac{1}{1 + \exp(b - cx)}, \quad (c)$$

и их модификации. Здесь a, b, c, x_{\max} — параметры, подлежащие модификации. Формирование обобщенной функции отклика представляет собой наиболее сложную задачу. Обычно используют мультипликативное представление, позволяющее очертить в многомерном пространстве факторов границу толерантности системы:

$$F^k \prod_{j=1}^n f_j^k(x_j, a_j),$$

где $f_j^k(x_j, a_j)$ — частные функции отклика, a_j — вектор параметров, подлежащих идентификации, n — количество рассматриваемых факторов.

Задача идентификации обобщенной функции отклика является задачей нелинейной регрессии с достаточно большим количеством параметров идентификации. Задача не может быть упрощена путем снижения ее размерности за счет выделения отдельных частных функций отклика или путем линейной аппрок-

симации, так как эти процедуры неправомерны в силу сложности системы и неоднозначности связей ее компонентов.

В отличие от классических моделей популяционной динамики и гидродинамики параметры функции отклика не имеют физического или биологического смысла, однако их сочетания, определяющие положение кардинальных точек (например, максимумов) частных функций отклика, могут иметь конкретный биологический смысл и называются параметрами связи. Они также используются при решении задачи идентификации. При решении задачи идентификации параметров в качестве начальных приближений можно использовать экспериментальные данные по отдельным процессам (частным функциям отклика).

Аппараты функций отклика успешно применялись для решения проблем, связанных с анализом отклика лесных экосистем на изменения окружающей среды (Teller, 1992), изучения проблем риска (Hubert, 1996). Разработка теории функций отклика и их применение для широкого круга задач экологической экспертизы и формирования индексов качества окружающей среды представлены в работах И. Г. Малкиной-Пых и Ю. А. Пых (1991, 1997, 1998). В этих работах также решаются практические задачи прогнозирования продуктивности сортов сельскохозяйственных культур, оптимизации режимов орошения и внесения удобрений, прогнозирования последствий загрязнения территории радионуклидами, предсказания самоочищения звеньев экосистемы от различных поступивших загрязнителей, в том числе пестицидов, прогнозирования динамики органического вещества почв при их использовании для производства сельскохозяйственной продукции и др.

Модели водных экосистем

Модели водных экосистем занимают большое место в математической экологии, в первую очередь, потому, что водная среда гораздо более гомогенна, чем суша, ее легче изучать и моделировать. Значительная доля гидробионтов, в первую очередь фитопланктон, являются микроорганизмами, к ним применимы

многие методы математического моделирования, разработанные и экспериментально проверенные на микробных популяциях.

Водные системы дают людям, животным, сельскому хозяйству и промышленности воду. Океаны, моря и реки обеспечивают в разных странах от 20% до 80% потребности людей в белковой пище. Однако качество воды в водоемах и их продуктивность неожиданно и резко падает. Это связано, в первую очередь, с тем, что водоемы традиционно использовались людьми как бесплатные системы по переработке отходов, что привело к их существенному загрязнению, нарушению естественных биологических и химических процессов. Потребности оптимизации использования водных систем и понимания происходящих в них процессов привели к быстрому развитию математического моделирования водных систем. В настоящее время насчитываются тысячи моделей разной степени сложности и подробности. Планирование любого водохозяйственного мероприятия сопровождается и предваряется построением математической модели водной системы.

В 70–80 годы особенно активно развивались модели озерных экосистем (Jorgensen S. E. *Lake management*. Oxford, 1980). Одной из важнейших задач была выработка борьбы с эвтрификацией — «цветением» озер в связи с увеличением количества поступающего в них органического вещества, а также биогенных веществ, в первую очередь азота, вместе со стоками вод из сельскохозяйственных угодий. Озеро представляет собой относительно замкнутую экосистему, поэтому моделирование потоков вещества и энергии в ней обычно проводится путем выделения нескольких круговоротов, обладающих различными характерными временами. Это быстрый первичный кругооборот (фито- и бактериопланктон, легко окисляющиеся органические вещества и минеральный субстрат); вторичный кругооборот — бактерии, мирный зоопланктон (фильтраторы) и некоторые виды хищного зоопланктона, высшие трофические уровни — консументы. Наконец, медленный кругооборот представляют относительно консервативные компоненты: трудно окисляемое органическое вещество (водный гумус), донные отложения, популяции долгоживущих гидробионтов. Учет иерархии времен отдельных

круговоротов позволяет представить озерную экосистему в виде своеобразной «матрешки» — вложенных друг в друга процессов. При этом определяющим является первичный круговорот, систему которого на малых временах можно считать замкнутой. Более медленные процессы можно рассматривать как его возмущения.

Математические модели помогают разработать оптимальную стратегию управления водными ресурсами, в том числе рыбным хозяйством. Дело в том, что, наряду с ухудшением состояния воды, причиной падения продуктивности водоемов являются систематические переловы. В биологическом смысле они приводят к такому состоянию рыбного стада, когда воспроизводительная способность популяции не может компенсировать убыль в результате вылова. Перелов в экономическом смысле — это сокращение поголовья рыбного стада настолько, что промысел становится нерентабельным.

Решение задачи оптимизации систематического лова рыбы восходит к работам Баранова (1918). Представив коэффициенты общей смертности в виде суммы коэффициентов естественной и промысловой гибели в формуле численности рыбного стада, Баранов оценил величину улова и смог подойти к постановке задачи оптимального вылова. Значительный шаг в решении этой проблемы сделали Риккер (1958), Бивертон и Холт (1957), связавшие модели с конкретным статистическим материалом рыбоводства и ихтиологии и предложившие методики решения задач управления.

Особенно большой вклад в моделирование рыбных популяций внес В. В. Меншуткин («Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных», Л., 1971), который представил схему взаимодействий в водной экосистеме как контур с обратными связями. Такая система может обладать устойчивым стационарным состоянием, в ней могут возникать колебательные или квазистохастические режимы. Подобные схемы, часто весьма детальные, были положены в основу моделей рыбного стада многих озер и морей.

Научную базу *описания обменных процессов водных экосистем* дали работы основоположника математической экологии Алексея Андреевича Ляпунова, крупнейшего русского ученого,

стоящего у истоков также и других областей математического моделирования, в том числе математической лингвистики. В работах Ляпунова впервые в одной модели были объединены физические (гидродинамические) и биологические (хищничество) процессы. А. А. Ляпунов подчеркивал важность для экосистем как физической (поглощение энергии света), так и биологической (образование биомассы) роли фотосинтеза. Впервые идеология такого моделирования была разработана в модели экосистемы пелагиали тропических вод океана для 44 рейса научно-исследовательского судна Витязь, задача которого состояла в изучении продуктивности этой системы в рамках международной биологической программы (Ляпунов, 1972).

В настоящее время аналогичные модели потоков вещества и энергии используются для анализа процессов океанизации и эвтрофикации окраинных морей и описания распределения планктона в различных районах мирового океана. Последние десятилетия для океанологов и лимнологов стали доступными результаты дистанционного зондирования вод океанов и морей в видимой части спектра. Такие наблюдения дают возможность оценить концентрацию хлорофилла в поверхностном слое и на основе статистических методов оценить пространственную концентрацию фитопланктона. Таким образом, теоретические модели, основу которых заложил А. А. Ляпунов, развиваются и наполняются конкретным содержанием. Так, среднемесячные поля концентрации хлорофилла рассчитаны для периода 1978–1984 гг. (Esaias et. al. 1986 и более поздние работы) на основе измерений, проведенных сканером CZCS, установленным на борту спутника «Нимбус-7» (США). Использование этих данных позволило провести статистический анализ сезонного цикла первичной продукции для северной части Атлантического океана и оценить величины глобальной фотосинтетической первичной продукции. Оптическая активность пигментов, содержащихся в клетках фитопланктона, во многом формирует свойства гидрооптических полей. Это явление служит основой разработки оптических методов исследований распределения и свойств полей фитопланктона с помощью дистанционного зондирования с борта судна, самолетов или спутниковых плат-

форм. Совокупность методов исследования экосистем, в первую очередь водных, с помощью оптических методов принято называть биооптикой. С ней тесно связаны методы анализа влияния биологических объектов на формирование полей освещенности с использованием методов гидрооптики и гидрофизики, с одной стороны, и гидробиологии, биофизики, теории популяций — с другой. На примере этого быстро развивающегося направления науки особенно наглядно проявляется междисциплинарность современного знания о сложных системах, включающих в себя процессы физической, химической и биологической природы (Самовский С. В. *Водные экосистемы. От космических наблюдений к математическому моделированию*. Иркутск, 1999).

Экодинамические модели, аккумулирующие данные, полученные с помощью дистанционных методов наблюдений, обычно содержат подмодели: а) популяционной динамики, включающая в себя алгоритм для вычисления фотосинтетической первичной продукции; б) физическую (гидродинамическую модель переноса и диффузии) и в) модель формирования подводного оптического поля. Для решения гидродинамической задачи в идеале строится специальная трехмерная гидродинамическая модель течений горизонтального и вертикального перемешивания. Для моделирования динамики органического вещества, в частности численности фитопланктона, важным является учет конкуренции и хищничества.

Модели продукционного процесса растений

Одной из наиболее продвинутых областей в математической экологии является моделирование продукционного процесса растений. Это определяется практической значимостью таких моделей для оптимизации агрокультуры и тепличного хозяйства. Здесь математические модели используются для выбора оптимальной стратегии проведения сельскохозяйственных мероприятий: орошения, полива, внесения удобрений, выбора сроков посева или посадки растений с целью получения максимального

урожая. Для полностью контролируемого тепличного хозяйства возможно построение модели, описывающей весь цикл процессов при заданных условиях. Тогда с помощью модели оптимальный «рецепт» управления культурой может быть задан полностью на все время вегетации.

Если же моделируется посев в открытом грунте, на который оказывают влияние непредсказуемые погодные условия, агробиоценоз нуждается в оперативном управлении, для него используются динамические модели, допускающие оперативное изменение параметров, и, возможно, структуры модели в соответствии с изменениями погодных условий.

Всю систему происходящих в агробиоценозе процессов обычно представляют в виде блочной иерархической структуры. Выделяются биотический и абиотический блоки. Среди биотических процессов выделяют в отдельные блоки рост и развитие посева, функционирование почвенной микрофлоры, развитие энтомофауны, развитие болезней сельскохозяйственных культур, взаимодействие посева с сорняками и др.

Абиотические блоки включают в себя модели, описывающие формирование теплового, водного режима почвы и приземных слоев воздуха, концентрации и передвижения биогенных и токсических солей, различных остатков распада пестицидов, ростовых веществ и метаболитов в почве, концентрации углекислого газа в посевах. Пример блок-схемы модели продуктивности агроэкосистемы приведен на рис. 6.

Блочная структура позволяет изучать, изменять и детализировать одни блоки, не меняя других. Как правило, число параметров внутри блоков существенно больше числа параметров, которыми блоки соединяются между собой. На основе блоков синтезируются целостные динамические модели, способные прогнозировать изменение во времени ряда характерных параметров растений, в первую очередь биомассу всего растения и отдельных органов, начиная от всходов (иногда от момента посева) до завершения вегетации (созревания). Первые такие модели были разработаны коллективом американских авторов (SPAM — Soil-Plant-Atmosphere Model, Schawerof et al., 1974) и де Витом и его группой (BESCROP — Basic Crop Simulation, De Wit, 1978).

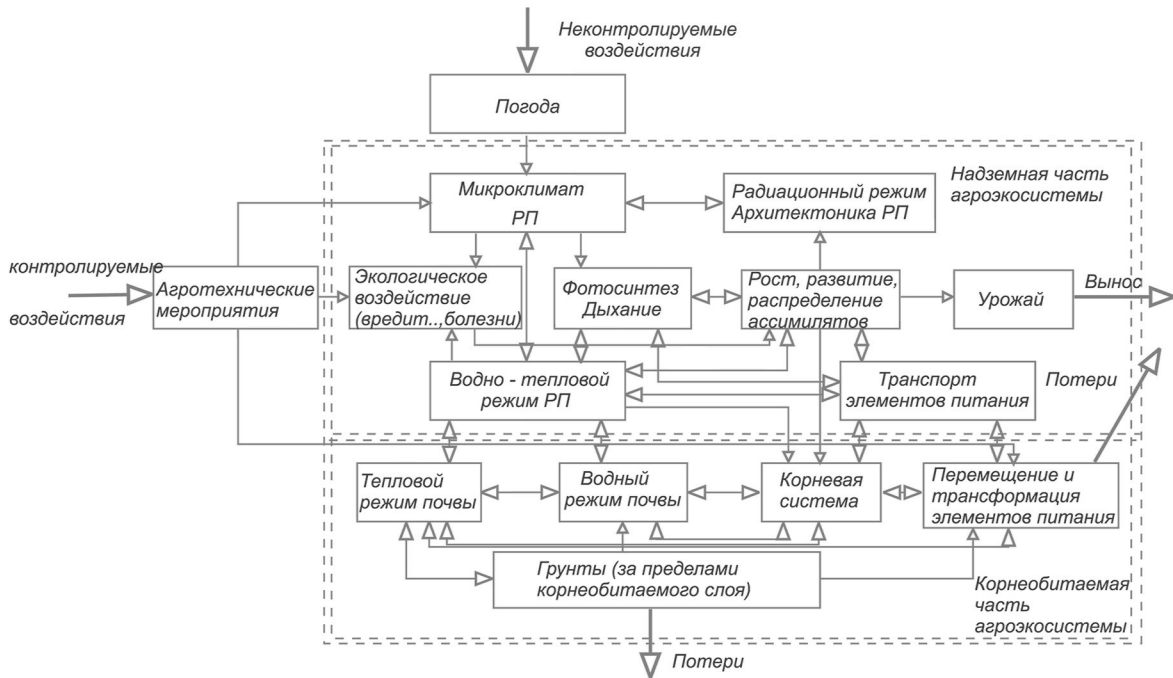


Рис. 6. Схема взаимодействия процессов в агроэкосистеме пшеницы

В настоящее время имеется несколько десятков такого типа моделей формирования урожая, разработанных с разной степенью детализации для сои, пшеницы, трав, кукурузы, хлопчатника и других культур.

Структура и сложность модели продукционного процесса растений, степень ее детализации, форма представления процессов, происходящих в растении, определяются двумя обстоятельствами: предметом и целью моделирования. Модель роста травы, биомассу которой можно считать однородной, предназначенной для корма скота, может быть существенно проще, чем модели культур, урожай которых заключен в репродуктивных органах (злаки, бобовые) или корнеплодах. Для практических целей удобнее простая модель, позволяющая давать прогноз урожая при определенных погодных условиях или рекомендации по оптимальному режиму полива и внесения минеральных удобрений. Изучение физиологических особенностей растений и их реакций на почвенные и погодные условия требует построения сложных моделей с блочной структурой.

На рис. 7 представлена блок-схема модели посева сои, которая представляет имитационное описание роста, развития и урожайности сои и считается наиболее подробной из разработанных к настоящему времени моделей сельскохозяйственных культур. В ней объединены несколько субмоделей и большое количество входных данных. В модели SOYMOD четыре категории сухого вещества: структурные углеводы, доступные углеводы (неустойчивые соединения, которые могут передвигаться по растению), крахмал и белок. Эти вещества распределяются между различными морфологическими частями: пластинками и черешками листьев, плодами и корнями. Предполагается, что необходимые для процессов роста и жизнедеятельности растения материалы — это азот и углерод. Они перемещаются между морфологическими частями растения и реализуются в этих частях для роста, дыхания, образования новых органов, транспортных процессов. Соотношение между углеродом и азотом используют в качестве функций контроля за ростом различных частей растения. В этом смысле модель сои относится к моделям углеродно-азотного типа.

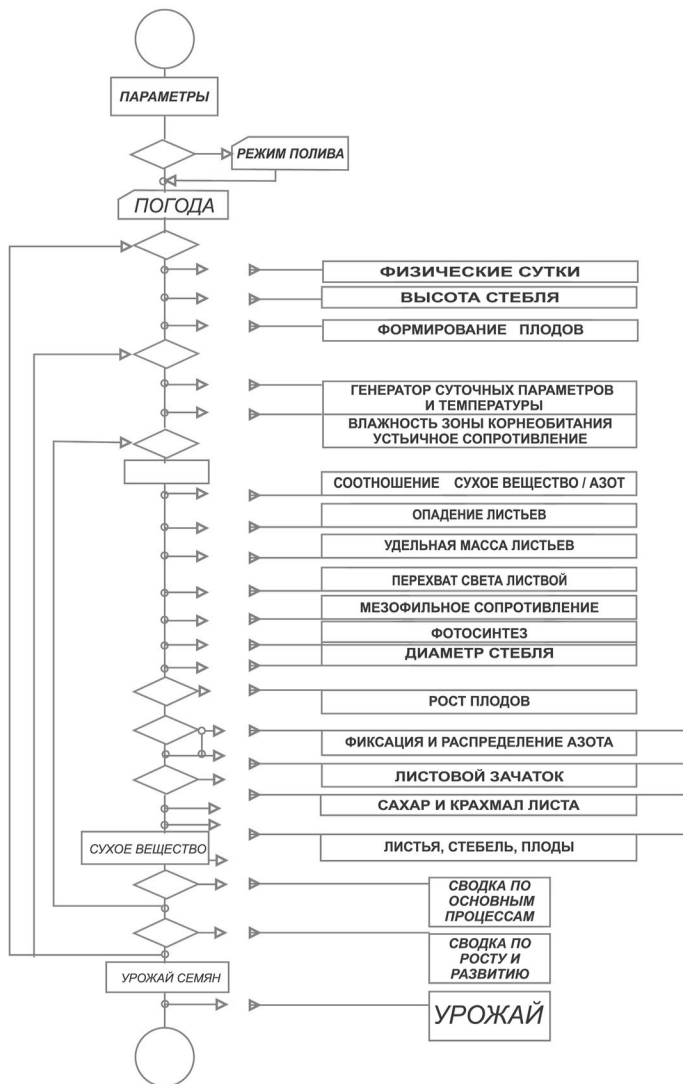


Рис. 7. Блок-схема модели сои

Модель агрофитоценоза пшеницы (система Симона) — наиболее детальная отечественная имитационная модель продукционного процесса сельскохозяйственных растений, разработана под руководством Р. А. Полуэктова в Петербургском агрофизическом институте. С математической точки зрения модель представляет собой систему из нескольких уравнений в частных производных параболического типа и нескольких десятков обыкновенных дифференциальных уравнений. При переходе к численной схеме выбирают шаг интегрирования по координате x и по времени t . Базовый временной шаг модели выбран равным одному часу, это позволяет имитировать суточный ход как абиотических (энергообмен), так и биотических (фотосинтез, метаболизм) процессов. Состояние абиотической части системы характеризуется набором вертикально распределенных переменных: радиации, температуры и влажности воздуха в посевах, температуры и влажности почвы и др. Биологическая часть системы представлена переменными: плотность ассимилирующей поверхности фитоэлементов, поглощающей поверхности корней, плотность отдельных составляющих биомассы (углеводы, аминокислоты, белки) и фитомассы в целом и др.

В модель включено описание процессов трех типов (рис. 6): 1) энерго- и массообмен, происходящий в среде обитания растений (в почве и приземном воздухе) и в самих растениях; 2) совокупность биофизических и физиологических процессов в растительном покрове, определяющих прирост биомассы, рост и развитие отдельных органов растения и формирования урожая; 3) экологическое взаимодействие культурных растений с сорняками, болезнетворными микроорганизмами и вредителями.

В качестве входных переменных выступают контролируемые (агротехника) и неконтролируемые (погода) внешние воздействия. Динамика погодных условий представлена реализациями многомерного случайного процесса. Отдельные блоки модели подробно описаны в монографиях (Бондаренко и др., 1982; Заславский, Полуэктов, 1988). Каждый из блоков представляет собой описание группы однородных физических, биофизических, биохимических или физиологических процессов в отдельных частях системы почва-растение-атмосфера. Каждый из блоков ре-

шает свою математическую задачу и может быть верифицирован (т. е. проведена проверка правильности его работы) на независимых массивах экспериментальных данных. Объединение блоков в целостную систему и возможная последующая редукция (упрощение) этой системы представляют собой также самостоятельную задачу из области теории сложных систем.

Модели типа SOYMOD или СИМОНА слишком сложны для использования в практике. В своем полном объеме такие модели служат исследовательским целям, причем они непрерывно развиваются, их структура и значения параметров уточняются с использованием новейших данных о характеристиках моделируемой системы. Их тщательный анализ открывает путь и для практических применений. Потребитель может вести диалог для решения конкретных практических вопросов сельскохозяйственного производства, например, запрашивать возможные пределы изменения урожая для конкретного поля, задавая величину и сроки выпадения осадков, или решать оптимизационные задачи о сроках и дозах внесения удобрений.

Модели лесных сообществ

По сравнению с агрокультурой, лесное сообщество представляет собой гораздо более сложную экосистему. Если посевы сельскохозяйственных культур можно рассматривать как пространственно однородные сообщества, то для леса такой подход, очевидно, не применим.

Наиболее широко принятой в современной экологии лесных сообществ является *ярусно-мозаичная концепция леса* как сложной системы. «Элементом» здесь является не отдельное дерево, а ассоциация деревьев. Лесной ценоз представляет собой пространственную мозаику, состоящую из элементов, которые развиваются относительно независимо, проходя определенные фазы развития. В цикле возобновления леса можно выделить следующие основные стадии: 1) стадия прогалины (окна), образующейся в результате гибели дерева или группы деревьев; для этой стадии в литературе утвердился английский термин «гар»;

2) стадия прироста, на которой доминирует молодое поколение;
3) стадия зрелости, образованная взрослыми деревьями. Устойчивое существование лесного биогеоценоза обеспечивается оптимальной *ярусно-мозаичной структурой* леса, представленного всеми тремя стадиями. Древесная ассоциация — локус характеризуется видовым составом, густотой, пространственными размерами, которые определяют особенности развития и процессы формирования локусов как ячеек леса в пространстве (подробный анализ этих понятий см.: Попадюк Р. В., Чистякова А. А. и др. «Восточноевропейские широколиственные леса».)

Наибольшее распространение для кратко- и среднесрочного прогнозирования динамики конкретных экосистем на небольших территориях (1–1000 га) получили гэп-модели, основой которых является модель отдельного гэпа, описывающая динамику деревьев на участке фиксированной площади, обычно 10 × 10 м. В каждый момент времени каждое дерево заданной породы характеризуется определенным набором переменных. Уравнение роста зависит от светового режима, температуры и других параметров среды, также учитывается конкуренция растений за ресурсы. Возобновление и гибель деревьев на участке задают обычно каким-либо случайным процессом. Влияние соседних гэпов, как правило, не учитывают. Первая модель такого типа (JABOVA) (Botkin et al. 1972) строилась как большая имитационная модель, начиная с роста отдельного дерева в оптимальных условиях с последующим учетом влияния на рост и численность деревьев уменьшения количества света и питательных веществ вследствие конкуренции. По этой методике были созданы десятки моделей для разного типа лесных сообществ.

Гэп-моделирование оказало существенное влияние на формирование ярусно-мозаичной концепции леса, может рассматриваться как широкомасштабный компьютерный эксперимент по проверке основных положений и следствий этой концепции и является примером прямого воздействия математических методов на формирование естественно-научных представлений в области экологии.

Для описания лесных массивов на больших пространственных и временных масштабах используются структурные модели

метапопуляций (см. *Динамика популяций*), т. е. модели, в которых элемент (индивидуум) является субпопуляцией, состоящей из более простых объектов.

Структурные модели популяции деревьев, в которых индивидуальным объектом является отдельное дерево, неоднократно предлагались. Наиболее сложной частью этих моделей является описание взаимодействия между деревьями, которое может носить сложный нелинейный характер. При переходе к ярусно-мозаичной концепции взаимодействие между деревьями оказывается «внутри» субпопуляции, модель которой при относительной независимости субпопуляций (локусов, гэпов) может рассматриваться автономно. Следующий этап моделирования связан с рассмотрением лесной экосистемы как метапопуляции, состоящей из большого числа гэпов. Для этого необходимо описать интенсивность гибели гэпов как целостных образований. Такие фундаментальные характеристики, как вероятность гибели и продолжительность жизни гэпа и метапопуляции в целом, зависят от начальной численности и других характеристик начального распределения деревьев внутри гэпа. В результате моделирования получается единственное устойчивое состояние «динамического равновесия», представляющего собой мозаику находящихся в различных состояниях и возрастах гэпов, каждый из которых возникает, развивается и гибнет по внутренним законам, однако распределение всей совокупности гэпов является стационарным.

Если исходное состояние растительности было относительно однородным (например, после быстрого заселения территории, освободившейся в результате катастрофического внешнего воздействия — пожаров, нападения насекомых, рубок и др.), то образование мелкоячеистой мозаичной структуры возможно лишь в процессе смены нескольких поколений. Поэтому на территориях, подверженных сильным внешним воздействиям на временах порядка жизни одного поколения, динамику лесной растительности моделируют в более крупных пространственных масштабах (Карев Г. П., 1994). При этом получают оценки времени и видовые характеристики сукцессионного ряда (процесса смены

видов после начала заселения территории) и пространственно-временную структуру климаксного (стационарного) сообщества.

Оценка загрязнения атмосферы и поверхности земли

Важную практическую задачу математической экологии представляют расчет распространения загрязнений от уже существующих предприятий и планирование возможного размещения промышленных предприятий с соблюдением санитарных норм.

Процесс распространения промышленных выбросов происходит за счет их переноса воздушными массами и диффузии, обусловленной турбулентными пульсациями воздуха. Если наблюдать за дымовым факелом из заводской трубы, то можно заметить увлечение этого факела потоком воздуха и постепенное его разбухание по мере удаления от источника вследствие мелкомасштабной турбулентности. Факел имеет форму конуса, вытянутого в сторону движения воздушных масс. Затем факел распадается на изолированные вихревые образования, увлекаемые на большие расстояния от источника.

Почти все примеси, в конечном счете, рано или поздно осаждаются на поверхности Земли, тяжелые — под действием гравитационного поля, легкие — в результате диффузионного процесса. Примеси, состоящие из крупных частиц, под действием силы тяжести вскоре начинают опускаться в соответствии с законом Стокса. Примеси газообразного вида типа окислов представляют легкую фракцию и особенно опасны для окружающей среды.

Большое значение в теории распространения загрязнения имеют флуктуации в направлении ветра за большой период времени — около года. За такой период воздушные массы, увлекающие примеси от источника, многократно меняют направление и скорость. Статистически такие многолетние изменения описываются специальной диаграммой, называемой розой ветров, в которой величина вектора пропорциональна числу повторяющихся событий, связанных с движениями воздуш-

ных масс в данном направлении. Максимумы диаграммы розы ветров соответствуют господствующим в данном районе ветрам. Эта информация является исходной при планировании новых индустриальных объектов. При оценке допустимых загрязнений предприятий, расположенных среди большого числа экологически значимых зон (населенных пунктов, зон отдыха, сельскохозяйственных, лесных угодий и т.д.), следует учитывать также загрязнения от уже существующих предприятий региона.

Оценка загрязнения атмосферы и подстилающей поверхности пассивными и активными примесями осуществляется с помощью математических моделей, построенных на основе уравнений аэродинамики в частных производных, и также их конечно-разностных аппроксимаций. В России большой вклад в это направление внесли работы школы академика Г. И. Марчука. Модели такого типа широко используются в Европе и США при разрешении судебных исков, предъявляемых населением или местными властями промышленным предприятиям в связи с нанесением определенного ущерба. Для оценки нанесенного ущерба с использованием математического моделирования производится экспертиза, в результате которой количественно оценивается сумма штрафа, которую загрязняющее среду предприятие обязано выплатить государственным или местным органам. Такие меры оказались весьма действенными и привели в развитых странах практически к повсеместному внедрению очистительных технологий.

Модели переноса загрязняющих веществ в такого типа моделях сопрягаются с процедурой вычисления основного функционала задачи, который может представлять собой полное число выпавших примесей, санитарную опасность примесей, включать в себя ущерб, наносимый здоровью населения, сельскохозяйственным угодьям, лесным массивам, почве, затраты на восстановление окружающей среды и другие показатели. В упрощенных вариантах широко используется метод функций отклика (см. выше).

Глобальные модели

Особый статус имеют математические модели, в которых рассматриваются глобальные изменения биоты в результате тех или иных антропогенных воздействий или изменений климата в результате космических или геофизических причин. Классической является модель ядерной зимы, предсказавшая глобальное изменение климата на срок в несколько десятилетий в сторону понижения температур ниже нуля по Цельсию и гибель биосферы в случае широкомасштабной ядерной войны. Эта модель и ее последующее обсуждение имели несомненное политическое значение и в большой мере послужили причиной приостановки гонки ядерных вооружений.

При моделировании глобальных экологических процессов необходимо учитывать огромное число факторов, пространственную неоднородность Земли, физические и химические процессы, антропогенные воздействия, связанные с развитием промышленности и ростом народонаселения. Сложность задачи требует применения системного подхода, впервые введенного в практику математического моделирования Дж. Форрестером (*Principles of systems*. 1968, *World Dynamics*, 1971). Результатом работ, выполненных по заказу Римского клуба — международной группы выдающихся бизнесменов, государственных деятелей и ученых стала построенная на основе идей Дж. Форрестера компьютерная модель «World 1». В 1972 г. результаты этой работы были суммированы в книге D. Meadows et al. «*The limits to Growth*», которая вызвала сенсацию. В модели Земля была рассмотрена как единая система, в которой происходят процессы, связанные с ростом населения, промышленного капитала, производства продуктов питания, потребления ресурсов и загрязнения окружающей среды. Результаты моделирования взаимодействия этих процессов привели к неутешительному выводу о том, что если существующие тенденции роста численности населения мира, индустриализации, загрязнения окружающей среды, производства продуктов питания и истощения ресурсов останутся неизменными, пределы роста на нашей планете будут достигнуты в течение ближайших десятилетий.

В последующие годы работа над моделью была продолжена. Блоки, характеризующие каждый из процессов, были разработаны гораздо более подробно, в модель включены данные, полученные за прошедшие годы специалистами разных областей. Результаты достаточно популярно изложены в книге Donella Meadows, Dennis Meadows, Jorgen Randers «Beyond the Limits» (1994). Возможные пути достижения предельно допустимого уровня численности человечества схематически приведены на рис. 8.

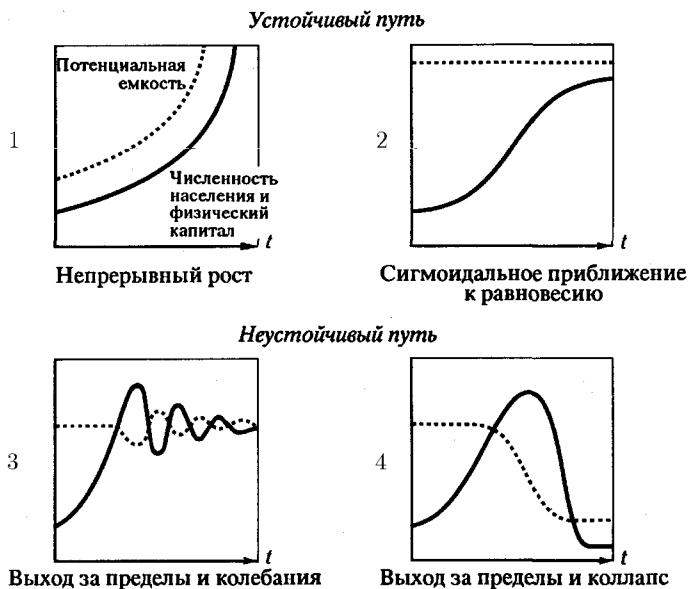


Рис. 8. Возможные пути достижения предельно допустимого уровня численности населения (Д. Медоуз и др., 1994)

Прогноз развития системы в случае сохранения существующих в настоящее время тенденций представлен на рис. 9. Как видно из этого рисунка, он соответствует четвертому сценарию «выхода за пределы» и коллапса (рис. 8). Для того чтобы осуществился сценарий монотонного приближения к устойчивому равновесию (2 на рис. 8), необходимо принятие программ стабили-

зации численности населения и объема промышленного производства, внедрения технологий, уменьшающих выбросы загрязняющих веществ, эрозию почв и повышающих эффективность использования природных ресурсов (рис. 10). Существует точка зрения, что стабилизация численности населения произойдет в силу системного развития человечества в процессе так называемого демографического перехода (см. *Динамика популяций*). Прогнозы такого типа моделей дают также критическую дату падения (или стабилизации) численности человечества около 2030 года. Возможно, численность будет еще продолжать расти примерно до конца следующего века и остановится на цифре 12–14 млрд. человек. Так или иначе, работа над внедрением энергосберегающих технологий, борьба против хищнического расходования природных ресурсов и за охрану окружающей среды остается необходимым условием выживания человечества.

В настоящее время интенсивно разрабатываются глобальные модели для прогнозирования климатических изменений, связанных с парниковым эффектом (Edmonds J., Reilly J. 1985; «Global Energy: Assessing the Future»), (Alkamo J. (ed), 1994: «IMAGE 2.0: Integrating Modeling of Global Climate Change»).

Такого типа интегральные модели включают в себя огромные массивы сведений о включенных в них подсистемах. Например, разработанная в рамках международной программы «Climate Change 1995. Impacts, adaptations and mitigation of Climate Change; Scientific-Technical Analysis» модель IMAGE (Integrated Model to Assess the Greenhouse Effect) включает в себя несколько взаимосвязанных блоков с разной степенью пространственной детализации. Субмодель «Промышленная энергетическая система» рассматривает 13 промышленных регионов, в каждом из них подсчитывается расходование энергии и промышленная продукция. Субмодель «Экосистема суши» в этой модели разработана наиболее детально: изменения моделируются на сетке со стороной ячейки в 0,5 градуса. Каждая ячейка характеризуется своим климатом, топографией, почвой и растительным покровом с учетом взаимодействий растительность–климат–почва и изменений, которые вносятся в эту систему при эксплуатации человеком земель для сельскохозяйственных

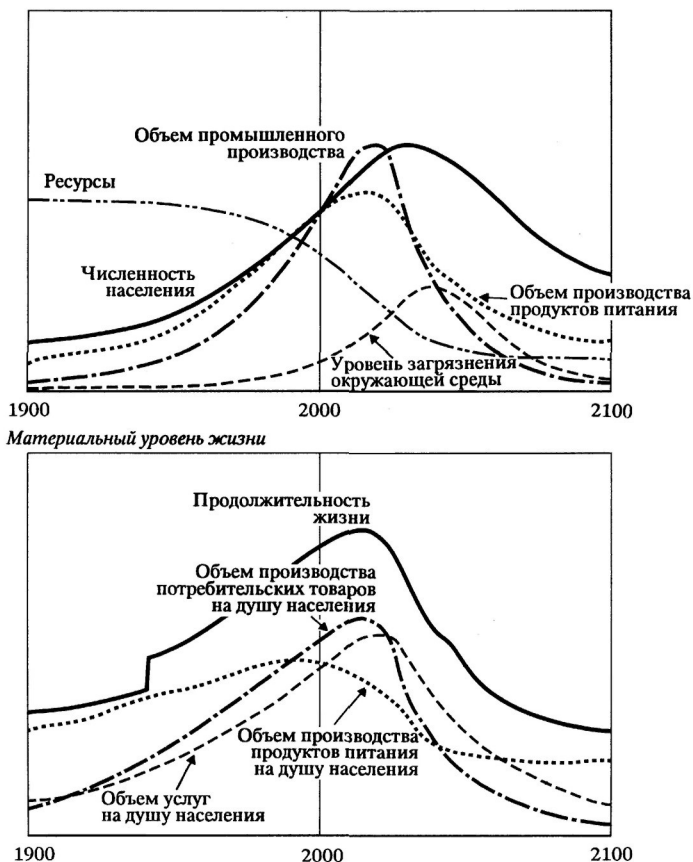


Рис. 9. Результаты моделирования развития глобальных показателей при сохранении существующих тенденций развития (Д. Медоуз и др., 1994)

и промышленных нужд. Изменения растительного покрова рассчитываются в специальной подмодели «BIOME» (Prentice, 1992). Рассчитывают потенциальную продуктивность агрокультур и естественного растительного покрова, а также потребности населения данной территории в пище, корме для животных, древесине, топливе с учетом предпочтений населением того или иного

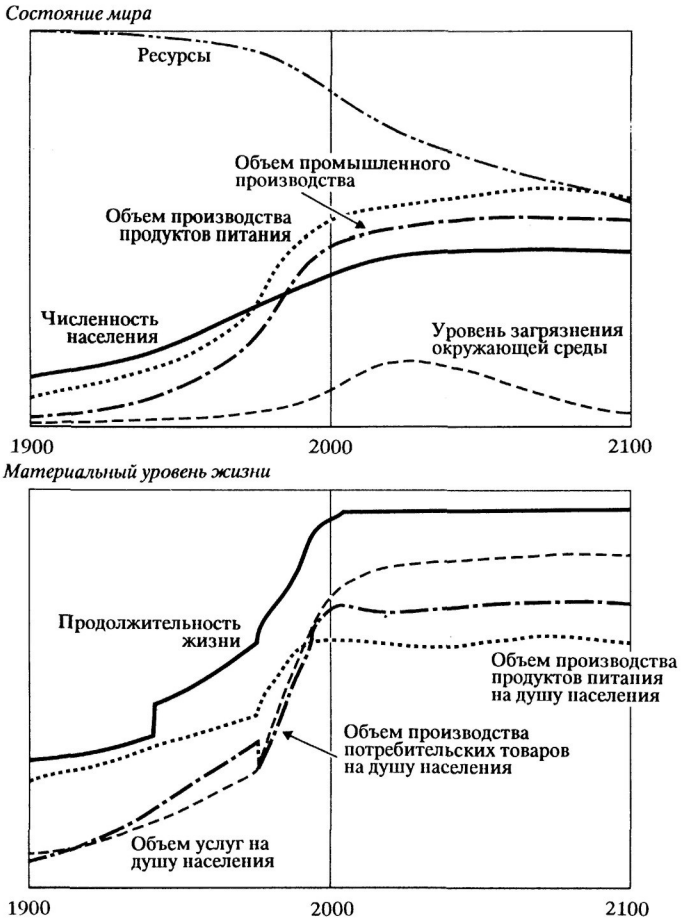


Рис. 10. Развитие глобальных показателей в случае принятия программы стабилизации численности населения и объема промышленного производства, внедрения технологий, уменьшающих выбросы загрязняющих веществ, эрозии почв, и повышающих эффективность использования природных ресурсов (Д. Медоуз и др., 1994)

вида пищи и социально-экономических факторов. Учитываются также потоки продовольственных и промышленных товаров из одних

районов Земли в другие, интенсивность автотранспорта в данной местности, инфраструктура, численность населения. Таким образом устанавливаются локальные модели углеродного обмена для каждой местности и баланс газов, определяющих парниковый эффект, содержание которых в атмосфере включается в подмодель «Система атмосферы и океанов». Модель дает прогноз таяния полярных льдов, поднятия уровня мирового океана, значительного потепления климата в северном полушарии, в том числе на территории России, и связанного с этим смещения границ растительности, в том числе широколиственных и хвойных лесов к северу в область тундры.

Смысл таких глобальных моделей заключается в том, что они позволяют оценить вклад отдельных процессов и регионов в общий баланс вещества и энергии на Земле и решать обратную задачу о влиянии на локальные процессы этих глобальных показателей. Такой всесторонний учет множества факторов и связей возможен только в рамках моделей, интегрирующих знания о тысячах взаимосвязей и десятках и сотнях тысяч параметров пространственно неоднородной системы с использованием современной вычислительной техники и геоинформационных технологий.

Заключение

Современная математическая экология представляет собой междисциплинарную область, включающую всевозможные методы математического и компьютерного описания экологических систем. Теоретической базой для описания взаимодействий между видами в экосистемах служит динамика популяций, которая описывает базовые взаимодействия и дает качественную картину возможных паттернов поведения переменных в системе. Для анализа реальных экосистем применяется системный анализ, при этом степень интегрированности модели зависит как от объекта, так и от целей моделирования. Моделирование многих водных экосистем, лесных ценозов, агроэкосистем является действенным средством разработки методом оптимального управле-

ния этими системами. Построение глобальных моделей позволяет оценить глобальные и локальные изменения климата, температуры, типа растительного покрова при разных сценариях развития человечества.

Литература

1. Бигон М., Харпер М., Таунсенд К. *Экология. Особи, популяци и сообщества*, Том 1, 2. М., Мир. 1989.
2. Левич А. П., Максимов В. Н., Булгаков Н. Г. *Теоретическая и экспериментальная экология планктоновых водорослей*. М., 1997.
3. Медоуз Д. Х., Медоуз Д. Л., Рандерс Й. *За пределами роста*. М., 1994.
4. Одум Ю. *Экология*. М., 1986.
5. Ризниченко Г. Ю., Рубин А. Б. *Математические модели биологических продукционных процессов*. М., 1993.
6. Свирежев Ю. М., Логофет О. Д. *Устойчивость биологических сообществ*. М., Наука, 1978, 352 с.
7. Федоров В. Д., Гильманов Т. Г. *Экология*, М., 1980.

Нелинейное естественно-научное мышление и экологическое сознание



Вторая половина XX века характеризуется двумя величайшими сдвигами в человеческом сознании. Один из них — осознание ограниченности земных ресурсов, угрозы экологического кризиса и необходимости изменения моральных и ценностных установок в сторону экологического сознания.

Второй — открытие временных и пространственных периодических и квазистохастических режимов в детерминированных системах и представление о таких типах нелинейного поведения как о естественном состоянии большинства природных систем. Первый сдвиг в сознании, у истоков которого стоят работы Римского клуба по моделированию «Мировой динамики», послужил движущей силой многомиллионных движений зеленых и природоохранных законодательных актов во многих странах мира, широко освещается в средствах массовой информации. Второй обсуждается в основном в специальных научных аудиториях в связи с решением конкретных проблем естествознания.

Между этими двумя сдвигами в человеческом сознании существует глубокая связь. Преодоление угрозы экологического кризиса требует коренных изменений в общественном сознании в сторону «экологического сознания», построенного на иных ценностных представлениях. Каковы будут эти ценностные представления, сейчас мы не можем точно сказать. Однако уже сейчас ясно, что только если нелинейному мышлению удастся достаточно быстро вытеснить господствующие со времен Возрождения детерминистические однозначные представления, человечеству удастся обрести истинно экологическое сознание и сойти с линейных рельсов безудержного и пагубного прогресса, ведущих нас напрямик в глобальный экономический кризис.

Многие специалисты-естественники, а тем более гуманитарии, и в еще большей степени далекие от науки люди полагают, что их жизнь никак не связана с абстрактными математиче-

скими теориями и фундаментальными физическими законами, и если математика и нужна, то только, чтобы считать деньги. Или если речь идет о естественниках — то в форме утилитарной статистики. Это глубокое заблуждение. В действительности фундаментальные математические и физические идеи, господствующие физико-математические парадигмы накладывают свой отпечаток не только на стиль мышления ученых — представителей как естественных, так и гуманитарных наук, но и на обыденное мышление всех без исключения людей. Они проникают в язык в качестве речевых оборотов, в логику, в психологию и политику, в нравственные представления и ценностные установки, в этику и эстетику.

Человек стремится жить и действовать соответственно своей природе (или указаниям Господа), так было во все времена. А под Природой (или под Божиим промыслом) мы понимаем, естественно, то, что знаем о ней и можем выразить в терминах и символах, которые нам предлагает современная наука.

В основе современной науки и техники лежит математическое описание процессов с помощью дифференциальных уравнений, основы которого заложили великие математики и естествоиспытатели Ньютон и Лейбниц. Для систем линейных дифференциальных уравнений разработана общая математическая теория и способы практических решений, которые позволяют решать для этих систем так называемые прямую и обратную кинетические задачи. Прямая задача — нахождение решений по заданным правым частям и начальным условиям и граничным условиям (задача Коши), имеет в огромном большинстве случаев единственное решение. Обратная задача — восстановление правых частей системы по экспериментальным данным — математически соответствует общей задаче науки — поиску закономерностей, лежащих в основе природных явлений.

Последние 2–3 века наука развивалась в соответствии с двумя основными установками.

Первая из них — представление об однозначности причинно-следственных связей (однозначности решений систем дифференциальных уравнений). Этот принцип широко подтверждается на практике, именно с ним связаны огромные успехи теории

дифференциальных уравнений в описании физических процессов, в решении задач теоретической механики (основы техники, строительного дела, машиностроения), теории колебаний и теоретической радиотехники (технической основы средств массовой информации). Фактически, применение этого принципа сделало возможным всю современную техническую цивилизацию.

При решении систем дифференциальных уравнений обычно делаются два допущения. Существуют математические методы проверки правильности этих допущений, но, как правило, они предполагаются сами собой разумеющимися.

1. Допущение об устойчивости решения к малым отклонениям параметров системы и начальных значений переменных.

2. Допущение о правомерности линейной аппроксимации. Как правило, такое допущение делается для некоторой малой окрестности стационарного состояния, а потом распространяется, осознанно или неосознанно, на все фазовое пространство (пространство изменения переменных, характеризующих систему). Иногда речь идет о разбиении фазового пространства на конуса, в каждом из которых решение полагают линейным, тогда можно описать значительное разнообразие поведений системы. Но смысл остается один — в линейной системе можно говорить о единственности стационарных решений.

Кроме того, для линейных систем с полностью наблюдаемым вектором состояний можно доказать выполнение условий наблюдаемости и идентифицируемости и решать задачу идентификации параметров. Это делает возможным решение обратной кинетической задачи — восстановление механизмов процесса путем сопоставления вектора наблюдений с вектором переменных в математической модели наблюдаемого процесса.

По сути дела, развитие вычислительной техники не внесло ничего существенно нового в эти представления. Хотя специалисты знают, что это далеко не так, большинство людей свято верят, что полученный на компьютере результат — единственно правильный.

Итак — ЕДИНСТВЕННОСТЬ и УСТОЙЧИВОСТЬ РЕШЕНИЙ обеспечивают ОДНОЗНАЧНОСТЬ ПРИЧИННО-СЛЕДСТВЕННЫХ СВЯЗЕЙ. Именно это математическое утверждение про-

низывает все наше мироощущение и придает нам уверенность в нашей повседневной деятельности.

Вторая важнейшая установка современной науки основана на ЭКСПЕРИМЕНТЕ. Более того, общепринято, что предметом научного исследования могут быть лишь те явления, которые могут быть воспроизведены различными учеными в разных лабораториях. Только тогда мы можем говорить о том, что наблюдаемая закономерность объективно существует.

При наблюдении любого процесса в природе или в лаборатории имеется большое число случайных влияний, которые практически нельзя исключить полностью. Поэтому экспериментальная воспроизводимость как раз и означает, что к процессам, подлежащим научному изучению, относятся только те процессы, для которых адекватная математическая модель имеет однозначное устойчивое решение.

Процессы и явления, которые нельзя воспроизвести, получают некий двусмысленный статус — с научной точки зрения они как бы не существуют, во всяком случае их описание не относится к области рационального. И представители естественных наук, и экономисты неоднократно высказывали мысль о том, что «область знания становится наукой, когда выражает свои законы в виде математических соотношений». Другими словами — математических моделей, описывающих воспроизводимые результаты.

В то же время каждый из нас ежедневно сталкивается с однократными и невозпроизводимыми явлениями. Для биологов и психологов возможность воспроизведения — скорее желанное исключение, чем правило, а для социологов, политологов, историков, искусствоведов предметом изучения являются невозпроизводимые процессы. Таким образом, линейное мышление устанавливает непреодолимый барьер между событиями в реальной жизни, явлениями сознания, искусства и естественными науками (science).

Однозначность лежит в основе очень важного принципа человеческого мышления — представления о единственно верном решении, типе поведения, о единственно истинной религиозной догме, за которую следует бороться, не щадя жизни. Поскольку

эти решения, типы поведения, религиозные догмы различны у разных социальных, национальных и др. общностей, то в отношениях между группами людей и отдельными людьми неизбежно возникает антагонизм, связанный с вполне оправданной, с точки зрения однозначности правильного решения, готовностью отстаивать свой образ жизни, свои принципы, свою религию. Героями становятся люди, свято верящие в свою правоту и борющиеся за нее. И это соответствует научным представлениям об однозначном линейном устойчивом мире. Терпимость и, тем более, амбивалентность становятся сомнительным моральным качеством, потому что в линейном мире при заданных начальных условиях существует единственно правильная траектория движения к единственному устойчивому стационарному состоянию. «Что сверх того — то от лукавого».

Лапласовский детерминизм, линейные уравнения, однозначность решений задачи Коши и соответствующая им протестантская этика надолго определили ход развития не только науки, но и техники, неумный рост человеческих потребностей, непримиримость позиций отдельных людей и социальных групп, уверенных в однозначности исторических закономерностей и в своей правоте. Перечислим основные постулаты линейного мышления, которые следуют из детерминистических представлений о физическом мире и математическом способе его описания преимущественно с помощью систем линейных дифференциальных уравнений.

1. Большинство процессов можно описать с большой степенью точности с помощью линейных уравнений или их комбинаций. Нелинейные члены представляют собой лишь небольшие добавки, не вносящие существенных качественных изменений в общую картину. Простейшие законы роста, построенные на допущении о пропорциональности скорости роста численности популяции, описывают неограниченный рост — это геометрическая прогрессия и ее непрерывный аналог — закон экспоненциального роста. Уже Мальтус в работе «О росте народонаселения» (1798?) предостерегал об опасности такого рода неограниченно нарастающих процессов. Ч. Дарвин, будучи под впечатлением доводов Мальтуса и размышляя над возможными причина-

ми ограниченности численности природных популяций, назвал в качестве одной из причин конкуренцию между видами в условиях ограниченности жизненно необходимых ресурсов. Западная цивилизация пошла по пути преодоления любых ограничений линейного роста. Сложилось представление о неограниченном техническом прогрессе, о безграничном росте потребностей и потребления и о безграничной экспансии человечества. В свою очередь, такой рост безоговорочно подразумевает использование всех возможных природных ресурсов на нужды человечества. Если же их не хватит, человек вырвется в Космос и найдет там ресурсы для своего безграничного роста.

2. Однозначность стационарного решения в системе линейных уравнений. Это означает, что практически при любых условиях (параметрах системы) существует единственное стационарное решение (или не существует вовсе, но этот случай крайне маловероятен). Это единственно возможное стационарное состояние рано или поздно достигается независимо от начальных условий. Этому соответствует однозначное целеполагание, представление о единственно верной цели, к которой следует стремиться любыми способами (цель оправдывает средства).

3. Устойчивость решения по отношению к виду уравнений и начальным условиям. Малые отклонения мало влияют на решения. Это соответствует представлениям об объективной закономерности, на которую фактически не могут повлиять личности и обстоятельства. В развитии личности все определяется начальными условиями. Эти воззрения, несомненно, отвечают представлениям о «справедливости сословных привилегий». В области психологии именно эти представления соответствуют учению Фрейда об определяющей роли детских сексуальных переживаний и еще в большей степени — теории Хаббарда, утверждающей причину всех психосоматических заболеваний в инграммах, получаемых человеком преимущественно в преднатальном периоде.

4. Возможность однозначной идентификации параметров в системе в случае полностью наблюдаемого вектора состояний (по совокупности экспериментальных данных). Это означает, что по следствиям можно однозначно определить причину. В частности, определить, кто виноват, и примерно наказать виновных.

5. К линейно-детерминистическому подходу следует отнести и представление о возможности выделения определяющего, лимитирующего фактора в любом процессе, о существовании ниточки, за которую только потяни — и процесс пойдет. Надо только эту ниточку правильно найти. Например, в истории нашей страны: электрификация, химизация, монетарная система и т. д.

Как уже говорилось, эти и другие особенности линейного представления о мире в качестве упрощенных допущений чрезвычайно удобны при научном исследовании и техническом воплощении научных идей. Кроме того, если считать эти допущения истинными (соответствующими действительности), очень легко поверить во всемогущество науки, человека и человечества. Несмотря на то, что ограниченность таких представлений подтверждается ежедневно и ежечасно наблюдениями над реальной жизнью, эти представления явились не менее жизнестойкими, чем любые религиозные представления или, к примеру, геоцентрическая картина мира, которая существовала многие тысячелетия. Первую брешь пробили в начале нашего века теория относительности и квантовая механика своим принципом неопределенности и вероятностными представлениями. Оставалась еще надежда, что неопределенность и относительность касаются лишь околосветовых скоростей и явлений микромира, а в реальных человеческих масштабах все линейно-детерминистические понятия справедливы. Однако развитие нелинейной динамики показало, что неопределенность и относительность существуют не только на сверхмалых и сверхбольших пространственных и временных масштабах, но и в человеческих измерениях. Во всех сколько-нибудь сложных системах присутствуют свойства, которые могут быть описаны с помощью нелинейных моделей, и для них естественны ограниченность решений, колебательные и мультистационарные режимы, квазистохастическое пространственное и временное поведение. С особенной готовностью представление о нелинейном мире восприняла биология, которая по-настоящему никогда и не воспринимала линейную парадигму. Слишком очевидной является индивидуальность и разнообразие живых систем, невозпроизводимость результатов биологических экспериментов.

Линейным и однозначным представлениям о природных процессах нелинейная наука противопоставляет гораздо более сложные и неоднозначные представления, требующие в каждом конкретном случае тщательного исследования, сомнений и размышлений. При всей относительности любых общих суждений приходится смириться с тем очевидным фактом, что Мир скорее сложен, чем прост. Простым и ясным перечисленным выше постулатам линейного мышления противопоставляются следующие «нелинейные» возражения.

1. Все процессы в живой природе и большинство процессов в неживой природе описываются нелинейными уравнениями. Это связано с тем, что живые системы являются открытыми по веществу и энергии и удалены от термодинамического равновесия (только вблизи термодинамического равновесия соотношение потоков и сил приближенно может быть описано линейными соотношениями Онзагера).

Так, процессы роста популяции, в зависимости от условий, могут приводить к стабилизации численности (климаксные растительные сообщества), к регулярным колебаниям или даже квазистохастическим всплескам численности (у насекомых), к пространственно-временным распределениям (пятна планктона в океане). Что же касается человечества, как вида, то анализ демографических данных показывает, что здесь развитие идет по такому нелинейному закону, когда рост идет даже быстрее чем экспоненциально. Такого типа нелинейности характеризуются режимом с обострением — взрывоподобной ситуацией, которая приводит к коллапсу, последствия которого зависят от многих обстоятельств и не могут быть предсказаны заранее.

2. Характер стационарного режима в нелинейной системе зависит от типа нелинейности, от параметров системы и ее окружения, наконец, от начальных условий. Например, в мультистационарной системе финальное состояние зависит от ее начального состояния. К желаемому результату Вы не можете прийти из любых начальных условий. Возможно, Вам следует сначала поменять некоторые внешние и внутренние параметры, например, получить соответствующее образование и переехать в другой город.

В системе с автоколебательными свойствами аттрактором может быть режим периодического изменения, причем в некоторых областях параметров амплитуда и период колебаний очень сильно чувствительны к внешним условиям. Возможны системы с квазистохастическими аттракторами, для которых, начиная с некоторого момента времени, движение становится непредсказуемым. Простейшим механическим примером является бильярд с выпуклыми вовнутрь стенками (бильярд Синая). Причина нерегулярности определяется свойством таких нелинейных систем экспоненциально быстро разводить первоначально близкие траектории в ограниченном объеме фазового пространства, движение в котором (некоторый класс таких областей называют «странными аттракторами») и является «стационарным режимом» системы. В результате этого становится практически невозможно предсказать длительное поведение таких систем, поскольку реальные начальные условия можно задать лишь с некоторой точностью, а ошибка экспоненциально нарастает. Лоренц назвал эту чувствительность к начальным условиям эффектом бабочки.

Из всего этого следует, что осмысленно жить в столь многообразном мире можно лишь давая себе отчет в ограниченности рациональных расчетов и планов в соответствии с народной мудростью: «Человек предполагает, а Бог располагает».

В то же время многообразие возможностей снимает фатализм однозначной парадигмы развития и дает простор для выбора той области параметрического и фазового пространства, которая обладает предпочтительным (для Вас) аттрактором. «На Бога надейся, а сам не плошай». Наконец, различные индивиды, социальные и религиозные группы, нации, вследствие различия своих внутренних и внешних параметров, имеют совершенно разные пути развития. Не «плохие» и «хорошие». Ценностные оценки здесь неприменимы. Просто разные. Таков объективный закон нелинейного мира. И попытки слепого подражания, повторения чужого пути развития заранее обречены на неудачу.

3. Устойчивость системы к малым отклонениям не является общим свойством. Мы уже говорили о специальных областях фазового пространства — «странных аттракторах», при движении в которых состояние системы становится непредсказуемым. Но

и в других нелинейных системах и в параметрическом и в фазовом пространстве есть области, где система становится чрезвычайно чувствительной к флуктуациям и малым внешним воздействиям. В параметрическом пространстве это — бифуркационные границы, по разные стороны которых система имеет качественно различный характер поведения (например, устойчивое стационарное состояние и колебательный или квазистохастический стационарный режим). В фазовом пространстве это — сепаратрисы, границы, отделяющие области влияния тех или иных аттракторов. Если малая флуктуация «перебрасывает» систему через сепаратрису, она оказывается в области влияния другого аттрактора и зачастую кардинальным образом меняет характер своего поведения.

Кстати, движение вблизи границ обеих типов, и бифуркационного, и сепаратрисного типа, крайне замедленно. Кажется, система «зависла» в состоянии неопределенности. Именно в этих областях особенно существенными могут быть малые воздействия, способные «сдвинуть» ситуацию в ту или иную сторону. В исторических бифуркационных ситуациях особенно важной становится роль отдельных личностей. Эту закономерность еще в начале века отметил Плеханов.

В отличие от математических моделей, в реальной жизни невозможно различить эти два типа качественного изменения поведения. Но, так или иначе, не следует приходить в замешательство из-за резкого изменения стереотипа поведения человека, социальной группы, нации. Они «перевалили» через сепаратрису или через бифуркационную границу, изменили свой «паттерн» поведения, и обратный переход практически невозможен. Ведь «граница» представляет собой множество меньшей мощности, чем множество траекторий, и вероятность перейти через нее обратно крайне мала. Поэтому разговоры об опасности «возврата в прошлое» имеют чисто демагогический характер.

4. В нелинейных системах однозначная идентификация параметров, как правило, невозможна. Это обстоятельство весьма ограничивает возможности науки, классическое содержание которой представляет собой установление природных закономерностей (т. е. математического вида закона и входящих в него па-

раметров) по наблюдаемым экспериментальным данным. Можно лишь предложить один из возможных вариантов закономерностей, которые могли бы определить совокупность наблюдаемых следствий. По следствиям нельзя однозначно указать причину. Вместо того чтобы искать виновников нашего бедственного состояния, следует сосредоточить усилия на конструктивных поисках выхода из сложившегося положения и перехода в область влияния другого «благоприятного» аттрактора.

5. В нелинейных системах принцип «узкого места», «нити Ариадны», к сожалению, не всегда справедлив. В теории метаболического контроля, изучающей принципы регуляции биохимических и ферментативных процессов, известны примеры, когда воздействие вовсе не на самую медленную, лимитирующую, а, наоборот, на самую быструю стадию, наиболее эффективно при управлении результатом процесса. Общие принципы управления нелинейными системами, в отличие от линейных, пока не найдены. Волшебной палочки и царевны-лягушки, которая будет все за нас делать, может быть, не существует и вовсе.

Современное естествознание приходит к выводу о неоднозначности и неустойчивости по отношению к начальным условиям как о естественном состоянии природных систем. Один из главных вопросов нелинейной динамики, или синергетики, как раз и состоит в том, чтобы разработать методы изучения таких систем, критерии их упорядоченности. Разработка таких критериев означает, что невозпроизводимые явления также могут быть объектом научного исследования.

Линейные физико-математические представления сыграли злую шутку с человечеством, культивируя представления о всемогуществе человеческого духа в познании и эксплуатации природы. Теперь физико-математические основы синергетики и нелинейной динамики открывают плоский занавес, на котором изображены линейные законы, и за ними оказывается объемный и многообразный нелинейный мир. Надо вовремя понять, что миф о всемогуществе только шутка, и успеть затормозить линейный рост, в котором мы все еще по инерции участвуем, не осознавая опасности.

Нелинейное мышление в качестве своего естественного следствия приводит к отказу от атропоцентрической картины мира, подобно тому, как исследования Кеплера и Галилея привели к отказу от геоцентрической картины мира. У нас вовсе нет оснований считать, следуя Гегелю, что самопознание природы (или абсолютного духа) в человеке есть единственная цель развития материи. Вызывает сомнение также представление об абсолютной ценности «Биоса». Возможно, представление об абсолютной ценности биоса столь же наивно, как гелиоцентрическая картина мира.

Мир в целом движется по одной из возможных траекторий, выбор которой в большой мере случаен. Каждая из его подсистем, больших и малых, развивается в своем пространственно-временном измерении, в своем «темпомире», которые в некотором смысле не только автономны, но и взаимосвязаны, при этом переменные одной системы являются параметрами для других, входящих в их состав или параллельно развивающихся систем.

В своей научной и практической деятельности, понимая объективную ограниченность знаний, всегда следует осознавать возможную опасность своих действий. Наша задача — предлагая объяснения происходящему и действуя в соответствии с представлениями о целесообразности — давать себе отчет в невозможности найти истину в последней инстанции и, по возможности, «не навредить» тому, что существует вокруг нас, будь то живая или неживая природа, люди, социумы.

Художники, писатели, философы, ученые да и просто люди, далекие от науки, всегда чувствовали и осознавали нелинейность, неоднозначность, непредсказуемость мира. Все мировое искусство полно этим ощущением. Достаточно вспомнить слова одного из крупнейших американских писателей XX века Ф. С. Фитцджеральда: «Подлинная культура духа проверяется способностью одновременно удерживать в сознании две прямо противоположные идеи и при этом не терять другой способности — действовать».

Включение этих понятий в сферу научного мышления исключительно важно потому, что оно разрушает воздвигнутый нами самими непроницаемый барьер между «Двумя культурами»

ми», между логическим и образным мышлением, между прагматизмом неограниченных возможностей науки и технологии и моральными принципами, основанными на ограничениях.

Наши представления о нелинейном мире находятся в процессе становления, поэтому сейчас еще невозможно построить полную картину следствий, вытекающих из нелинейного мышления. Однако уже сейчас можно сделать некоторые общечеловеческие выводы.

1. Следует расстаться с мифом о всеилии знания и возможности однозначного предсказания в случае полностью известной структуры системы, законов взаимодействия ее компонентов и начальных условий. Найти единственно верное решение невозможно.

2. Решения, которые нашла природа за миллионы лет, по видимому, оптимальны. Попытки перекраивания природы в угоду человеку приводят к системам, энергетическая эффективность которых в конечном счете ниже природной.

3. Невежество (или псевдознание) линейно-детерминистического мышления в конце XX века ведет к глобальному экологическому кризису.

4. Нелинейная парадигма обнадеживает в тех ситуациях, которые кажутся безнадежными. Существенность малых усилий в критических ситуациях может вывести систему на иную, благоприятную возможность из того спектра возможностей, которым обладает сложная система.

В практическом смысле нелинейная наука решает задачу поиска способов изучения и управления стохастическими и невоспроизводимыми системами и процессами. В мировоззренческом смысле — нелинейное мышление снимает антагонизмы любой природы — в этом его общечеловеческое значение.

Литература

1. Каган М. С. *Философия культуры*. С.-П., Петрополис, 1996.
2. Капица С. П., Курдюмов С. П., Малинецкий Г. Г. *Синергетика и прогнозы будущего*. М., Наука. 1997.

3. Князева Е. Н., Курдюмов С. П. *Основания синергетики*. С.-П., 2002, изд. «Алетейя», 414 с.
4. Пригожин И., Стенгерс И. *Порядок из хаоса*. М., Прогресс, 1986.
5. Ризниченко Г. Ю., Рубин А. Б. *Математические модели биологических продукционных процессов*. М., изд. МГУ, 1993.
6. Baird Callicott J. *The Conceptual Foundations of the Land Ethic*. In: *Defense of the Land Ethics*, Albany: SUNY Press, 1989.
7. Fritjof Capra. *The Turning Point*. London, 1982.
8. Orr David W. *Earth in Mind*, Island Press, 1994.
9. Partridge Ernest. *Nature as a moral resource*. *Environmental Ethics*, 6:2, Summer, 1984.
10. Partridge Ernest. *Are we ready for Ecological Morality*. *Environmental Ethics*, 4, 1982.
11. Stewart Ian. *Does God Play Dice?* Blackwell. 1989.
12. Wilson Edward O. *Biophilia*, Cambridge, 1984.

Интересующие Вас книги нашего издательства можно заказать по-
почтой или электронной почтой:

subscribe@rcd.ru

Внимание: дешевле и быстрее всего книги можно приобрести через
наш Интернет-магазин:

http://shop.rcd.ru

Книги также можно приобрести:

1. Москва, ФТИАН, Нахимовский проспект, д. 36/1, к. 307,
тел.: 332-48-92 (почтовый адрес: Нахимовский проспект, д. 34).
2. Москва, ИМАШ, ул. Бардина, д. 4, корп. 3, к. 414, тел. 135-54-37.
3. МГУ им. Ломоносова (ГЗ, 1 этаж).
4. Магазины:

Москва: «Дом научно-технической книги» (Ленинский пр., 40)
«Московский дом книги» (ул. Новый Арбат, 8)
«Библиоглобус» (м. Лубянка, ул. Мясницкая, 6)
С.-Пб.: «С.-Пб. дом книги» (Невский пр., 28)

Ризниченко Галина Юрьевна

МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ В БИОФИЗИКЕ И ЭКОЛОГИИ

*Художественное оформление обложки
и шмуцтитлов А. Б. Орешина*

В оформлении использованы рисунки В. А. Сочивко

Технический редактор А. В. Ширококов

Корректор М. А. Ложкина

Подписано в печать 25.03.03. Формат 60 × 84¹/₁₆.

Усл. печ. л. 10,70. Уч. изд. л. 10,32.

Гарнитура Балтика. Бумага офсетная №1.

Печать офсетная. Заказ №113.

АНО «Институт компьютерных исследований»

426034, г. Ижевск, ул. Университетская, 1.

Лицензия на издательскую деятельность ЛУ №084 от 03.04.00.

http://rcd.ru E-mail: borisov@rcd.ru
