

# ДИСКРЕТНЫЕ ОТОБРАЖЕНИЯ И ИХ ПРИМЕНЕНИЕ В ОДНОЙ ЗАДАЧЕ КОЛИЧЕСТВЕННОЙ ЭКОЛОГИИ

Саранча Д. А.

(Россия, Москва)

*Рассматриваются унимодальные дискретные отображения. Предложен сценарий изменения параметров, при котором реализуется изменение периода циклов в порядке натурального ряда. Дискретные уравнения, указанного выше типа, были использованы для анализа динамических режимов, в имитационной модели сообщества «растительность-лемминги-песцы». Работа поддержана РФФИ, проект 04-01-00309.*

**Введение.** Одномерное унимодальное отображение (ОУО) — один из популярных объектов, иллюстрирующих богатство динамических режимов в простых системах. Существует иллюзия некоторой завершенности исследования этого объекта. Доказан могучий результат о последовательности смены динамических режимов — «порядок Шарковского» [1]: в классе непрерывных функций при соответствующем изменении параметров системы происходит удвоение периодов циклов, которое сменяется более сложными режимами; наличие цикла периода 3 гарантирует существование циклов любой длины. Иллюстрация свойств дискретных отображений была проведена на так называемом логистическом уравнении [2]. Специфика этого отображения привела к тому, что «первые бифуркации» — каскад удвоения привели к устойчивым циклам, что не гарантирует сама теорема Шарковского [1]. Широкая известность этого частного примера придала этому результату почти статус закона природы (аналогичный законам Фейгейбаума), хотя это просто следствие свойств логистического уравнения. В данной работе вид базового дискретного

уравнения определялся не исходя из формального перевода дифференциального уравнения Ферхьюльста в дискретный вид логического уравнения, а в результате анализа конкретной экологической задачи. Цель данной статьи — показать, что для ОУО более естественным является смена периодов циклов в последовательности натурального ряда 1, 2, 3, 4...

**Происхождение задачи.** Задача об изучении свойств дискретных отображений (функций последования) возникла при описании динамики численности тундровых животных в рамках математических моделей тундровых популяций и сообществ [3–5]. В результате проведенных исследований удалось построить набор взаимосвязанных моделей. Основа набора – подробные имитационные модели, построенные во взаимодействии с биологами. Анализ результатов вычислительных экспериментов с взаимодополняющими моделями сообщества «растительность-леммингипесцы» (РЛП) и популяции леммингов привел к обоснованию упрощенных моделей в виде дискретных уравнений. С помощью дискретных уравнений  $X^{t+1} = F(X^t)$ , связывающих численности леммингов  $X^t$  в двух соседних годах, удается воспроизвести временную динамику, качественно близкую к динамике численностей реальных популяций леммингов [3–5]. Необходимость исследования их свойств привела к ряду результатов, которые, по видимому, представляют общесистемный (математический) интерес. Особую остроту исследованиям придавал тот факт, что для популяции леммингов Западного Таймыра типичным является чередование максимумов численности через три года. В то же время цикл периода три в порядке Шарковского, число три имеет некий мистический налет: если «появляется тройка» (цикл с периодом три), то в системе может реализоваться «все, что угодно», точнее, циклы любой длины. Хотелось придать этому числу «рациональный смысл» и вернуть ему равенство в семье натуральных чисел. В некотором смысле это удалось сделать в данной работе.

**Основной результат.** Будем рассматривать унимодальные отображения  $X^{t+1} = F(X^t)$ , отображающие отрезок  $[0, 1]$  на себя, с положением равновесия в точке  $A$ . Функция монотонно возрастает на отрезке  $[0, D]$ , при этом  $F(X^t) > X^t$ , достигает максимального значения  $F(D) = 1$  и затем монотонно убывает. Примером такой функции может служить «треугольное отображение»

$$X^{t+1} = F_0(X^t) = (r(1 - 2|0.5 - X^t|), \quad r = 1.$$

Положение равновесия  $A$  разбивает отрезок  $[0, 1]$  на две области:  $[0, A]$  и  $[A, 1]$ . Эти части неравноправны. В правой части траектория не может находиться два такта подряд; она служит своего рода «отражателем», фактически задавая начальные значения для движения траектории по левой части функции, а в левой части траектория может находиться произвольное число тактов.

Для описания области  $[0, A]$  определим множество  $\{A_n\}$  ( $n=1, 2, 3, \dots$ ).

*Определение.* Множество  $\{A_n\}$  состоит из таких точек, что  $F^i(A_i) = A$ , где  $F^i(.) = F(F\dots(F))\dots$  -  $i$ -кратное отображение.

Именно это множество отражает специфику ОУО – показывает какое количество тактов будет находить траектория в области  $[0, A]$ , определяет расстояния между максимумами внутри траектории. Оно обладает очевидным свойством: для любого натурального числа существует окрестность нуля такая, что при  $X^0 < A_n$  имеет ( $X^t < A$ ) ровно  $n$  тактов и затем перейдет в правую область ( $X^t > A$ ). Существует широкий класс функций, для которых может быть выбран сценарий, приводящий к тому, что в большинстве случаев множество  $\{A_n\}$  определяет характер траекторий, в том числе длину цикла.

В ряде случаев для практических задач исследования возможных динамических режимов в дискретном отображении оказывается достаточным использование множества  $\{A_n\}$ . В част-

ности в случае, когда степень достоверности (биологической) информации позволяет анализировать лишь временные интервалы между максимумами численности [3–5].

Рассмотрим функцию  $F_1$ , которая состоит из трех прямых: исходящей из нулевой точки с наклоном больше  $45^\circ$  и достигающей максимальное значение, вертикальной и горизонтальной.

**Основное утверждение.**

Для функции  $F_1(X^t)$ , уравнение которой имеет вид

$$X^{t+1} = (r(1 - 2|0.5 - X^t|), r = 1, \text{ если } X^t < 0.5,$$

$$X^{t+1} = d, \text{ если } X^t > 0.5 \text{ (} 0 < d < 1),$$

при изменении величины  $d$  от значения 1 до 0 последовательно появляются устойчивые циклы периода  $n$ . При указанном характере изменения  $d$  величина  $n$  изменяется в последовательности натурального ряда  $n = 1, 2, 3, 4, \dots$

*Доказательство* очевидно.

При любых начальных данных траектория, заданная уравнением  $X^{t+1} = F_1(X^t)$ , через некоторое время попадает в область  $X^t > 0.5$ . Затем траектория формируется периодически повторяющимися участками: «стартуя» со значения  $X^t = d$ , траектория некоторое количество тактов проводит в области  $X^t < 0.5$  и затем снова принимает значения  $X^t = d$ .

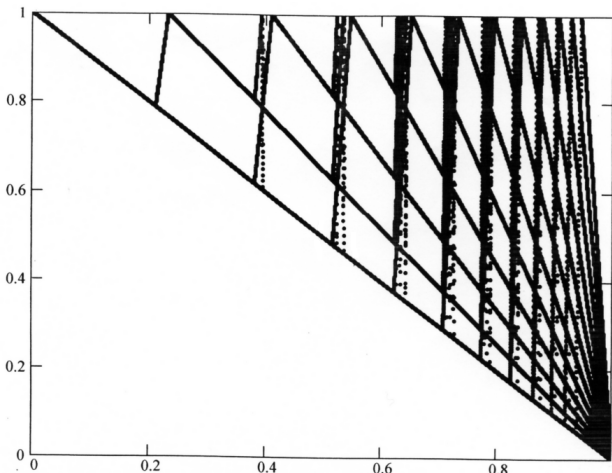
Использование введенного множества  $\{A_n\}$  позволяет переформулировать основное утверждение.

Утверждение 1. Если для функции  $F_1$  выполнено условие  $A_n < d < A_{n-1}$ , то в соответствующей ей динамике реализуется цикл периода  $n$ .

*Замечание 1.*

Доказательство без изменений переносится на более общий случай. При естественных условиях гладкости на функцию  $X^{t+1} = F(X^t)$  накладываются следующие содержательные

ограничения. Функция монотонно возрастает при  $X^t < q$  (где  $0 < q < 1$ ), от нулевого значения до максимального (равного единице), затем при  $X^t = q$  имеет разрыв, а при  $X^t > q$  равняется константе  $d$ .



**Рис 1.** Зависимость траекторий «расчетной модели» от параметра  $d$ . Результаты вычислительных экспериментов

*Замечание 2.* Выше рассмотрен случай разрывной функции  $X^{t+1} = F_1(X^t)$ . Устраним разрыв. В месте разрыва проведем монотонно убывающую кривую, близкую к вертикальной. В этом случае возникают дополнительные режимы. Устойчивых режимов они не формируют. Отклонения, сложные режимы возникают при попадании траекторий в малую окрестность равновесной точки  $A$  и соответственно точек  $\{A_n\}$ . Область значений  $X^t$ , при которых возникают дополнительные режимы, может быть выбрана как угодно малой при приближении вновь построенной кривой к вертикальной прямой...

Эти положения иллюстрирует расчет на ЭВМ «расчетной модели» (рис. 1):

$$X^{t+1} = 2X^t, \quad \text{если } X^t < 0.5,$$

$$X^{t+1} = 1 - r(X^t - 0.5), \quad \text{если } 0.5 < X^t < 0.5 + (1/r)d,$$

$$X^{t+1} = d, \quad \text{если } X^t > 0.5 + (1/r)d,$$

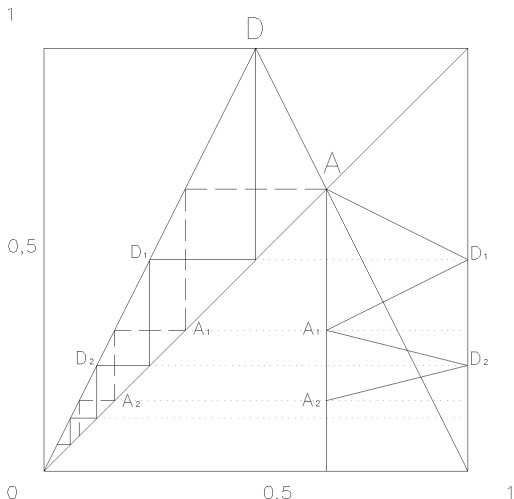
при изменении  $d$  от 1 до 0 ( $r = 0.01$ ). Период траекторий менялся в порядке натурального ряда, зоны стабильности, в соответствии со сказанным выше, были отделены зонами со сложными режимами.

Уравнения, приведенного выше типа, были получены при анализе колебаний численности тундровых животных. Более детальное их исследование, проведенное в работах [3–4], показало, что в данном классе дискретных уравнений существуют «опасные зоны», где малые отклонения в параметрах функций последования могут привести к существенно различным динамическим режимам интервалов между максимумами. В то же время более типичны «зоны стабильности», при попадании в которые значительные отклонения в параметрах функций последования не влияют на динамику интервалов между максимумами. Как показали проведенные исследования [3–4] и рис.1 данной работы, цикл периода три занимает место равного в последовательности периодических траекторий.

**Дополнительные результаты.** Перейдем теперь к более детальному обсуждению свойств рассматриваемых отображений. Для характеристики транзитной области  $[A, 1]$ , в которой траектория не может находиться два такта подряд и для описания ее взаимодействия с областью длительного пребывания  $[0, A]$  введем две конструктивные конструкции. Будем использовать отображение области  $(X^t > A)$  на себя — *отображение за «положение равновесия»* — отображение (ПР), а также метод построения линии «минимальных циклов» (МЦ).

Определение. Отображение ПР определяется как отображение отрезка  $[A, 1]$  на себя, при котором каждому значению  $X$  из этого отрезка ставится в соответствие значение  $Y$ , равное значе-

нию  $X^{T+1}$  ( $X^0 = X$ ) при первом возвращении траектории за положение равновесия, т.е. все  $X^t < A$  при  $t < T$  и  $X^{T+1} > A$ .



**Рис. 2.** «Треугольное отображение» и линия минимальных циклов для этого отображения ( $AD_1A_1D_2A_2\dots$ )

Новое отображение можно исследовать обычными методами (поиск стационарных точек,  $n$ -кратное отображение и т.д.). Соответствующим линейным преобразованием отрезок  $[A, 1]$  можно привести к отрезку  $[0, 1]$ .

*Определение.* Линией МЦ для отображения  $F$  называется кривая  $F^c$ , определенная в области  $N_t > A$ , обладающая следующим свойством: если начальное значение  $N_o$  лежит на кривой  $F^c$ , то траектория, из него исходящая, при возврате в область  $N_t > A$  проходит через ту же точку  $N_o$ .

Для конструктивного определения линии МЦ проведем следующее построение. Каждая горизонтальная линия в правой части функции порождает некоторую траекторию, которая после пребывания определенного количества тактов попадает снова в правую часть и пересекает исходную горизонтальную линию.

Множество таких точек пересечения при изменении «высоты линии» от  $A$  до 1 и образует линию МЦ. Тем самым для построения линии МЦ необходима только левая часть функции  $F$ , т.е. функция, определенная в области  $[0, A]$  по указанному выше алгоритму (см. рис. 2–4). При исследовании периодических траекторий функции  $F$  рассматриваются точки ее пересечения с линией МЦ. Имеет место

*Утверждение 2.* Минимальный цикл устойчив, если в точке пересечения отображения  $F$  с кривой  $F^c$  производная отображения  $F$  меньше по модулю производной кривой  $F^c$ .

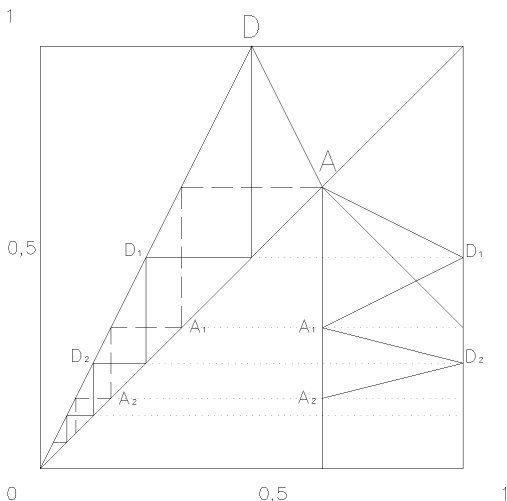
Доказательство проводится методом сжатых отображений на линии МЦ [4].

Наличие линии точных циклов позволяет конструктивно и просто построить отображение за положение равновесия. Для любого  $(X^t > A)$  значение  $X^{t+1}$  «первого возвращения за положение равновесия»  $(X^{t+1} > A)$  определяется как  $X^{t+1} = F^c(X^t)$ . Т.е. находится значение  $X^{t+1}$  функции точных циклов  $(F^c)$  при выбранном значении  $X^t$ .

Проиллюстрируем предложенные методы на введенном выше примере функции  $X^{t+1} = F_0(X^t) = (r(1 - 2|0.5 - X^t|), r = 1)$ . Кроме точек  $A_i$  определим точки  $D_i$ : прообразы точки  $D$  – при которых функция достигает максимального значения. Как и при определении точек  $A_i$  точки  $D_i$  являются  $i$ -кратным отображением в данном случае точки  $D$ , но располагаются на вертикальной линии  $X^t = 1$ . В этом случае линия МЦ строится следующим образом. От положения равновесия (точки  $A$ ) проводится вертикальная линия до пересечения с осью абсцисс. Линию МЦ образуют отрезки прямых, соединяющих последовательно точку  $A$  с точкой  $D_1$ , эту точку с проекцией точки  $A_1$  на линию  $AB$ . Затем эта точка соединяется с  $D_2$  и т.д. (см. рис. 2). Теперь определим график отображения ПР. Он формируется точками  $D_i, A_i$ . Точки  $D_i$  переходят в 1, а точки  $A_i$  в нуль. Пересечение отображения ПР с биссектрисой определяют положения равновесия, которые

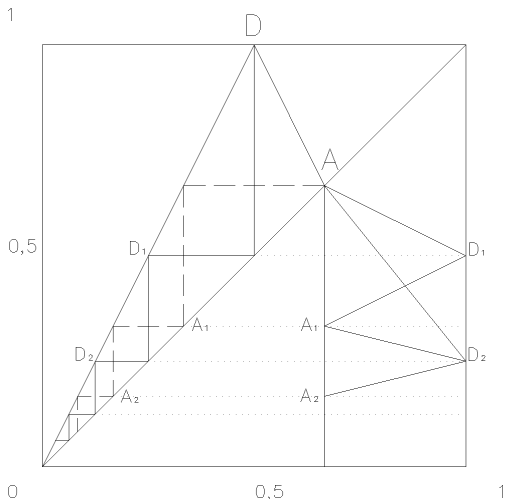


определяют свой цикл периода  $n+1$ . В рассматриваемом случае имеется множество  $\{A_n\}$  ( $n=1, 2, 3, \dots$ ). Тем самым построение линии МЦ позволило показать, что в рассматриваемом отображении существуют циклы всевозможной длины.



**Рис 3.** Исходное отображение для второго примера и линия минимальных циклов для этого отображения ( $AD_1A_1D_2A_2\dots$ )

Рассмотрим второй пример. Оставим от первого примера часть кривой до точки  $A$ , т.е. сохраним ту же линию точных циклов. Далее от точки  $A$  проведем прямую до точки пересечения точки  $A_1$  с вертикальной прямой, ограничивающую правую границу рассматриваемого единичного квадрата. Построим отображение ПР. При этом учтем, что первая точка исходного отображения отображается в точку  $A$ , а последняя в точку  $A_1$ , между ними находится точка, отображающаяся в точку  $D_1$ . Тем самым график отображения ПР будет «треугольным» и повторять исходную функцию  $X^{t+1} = F_0(X^t) = (r(1 - 2|0.5 - X^t|), r=1$  (рис.2). Это означает, что в данном случае реализуются все циклы вида  $2^*n$ .

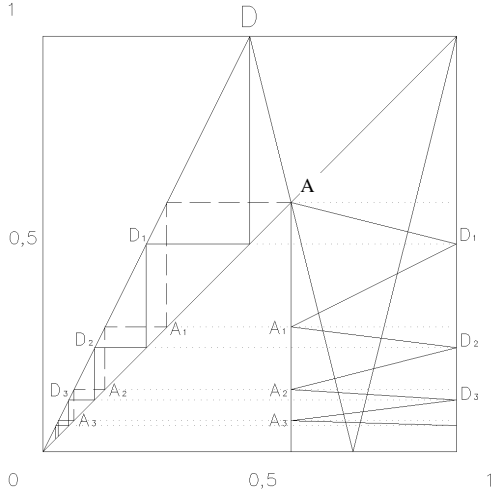


**Рис 4.** Исходное отображение для третьего примера и линия минимальных циклов для этого отображения ( $AD_1A_1D_2A_2\dots$ )

Теперь проиллюстрируем утверждение А.Н. Шарковского. Поменяем вид функции. От точки  $A$  проведем прямую до точки  $D_2$  (рис. 4). Построим график отображения ПР. Вспомним, что точки  $D_i$  переходят в единичные точки, а точки  $A_i$  в нулевые. Соединим эти точки. Первая будет нулевым значением в нулевой точке. Затем достигнет единичного значения при  $D_1$ . Далее будет отрезок прямой от этой точки до нулевого значения в точке  $A_1$ . Затем от этой точки до точки  $(1, 1)$  – прообраз точки  $D_2$  (рис. 5). Разберем, что получилось. Проведем линию МЦ. Она пересекает наше новое отображение в области возврата траекторий в правую часть графика через 2 и 3 такта. Разберем, что это означает.

Пересечение на вторичном отображении, на графике отображения ПР этого графика с его линией МЦ означает следующее: пересечение в области возврата 2 последовательно означает циклы  $2^*n$ . Но что означает такое пересечение в области возврата 3? Оно означает, что на отображении ПР формируется траекто-

рия, у которой одна точка находится в области возврата 3 и  $n$  точек в области возврата 2. По построению это означает, что на первичном графике возникнет цикл периода  $3 + 2 \cdot n$ . Тем самым формируются циклы периодов 5, 7, 9 и т.д.



**Рис 5.** Отображение за положение равновесия для третьего примера и линия минимальных циклов для этого отображения ( $AD_1A_1D_2A_2\dots$ )

Итак, у нас есть циклы любой длины, кроме трех. Но цикл периода 3 возникает в «последней точке», в точке прообраза  $D_2$ . Тем самым показано, что в так подобранном примере существуют циклы любой длины.

Далее, если бы мы при построении исходной правой части прямую из точки  $A$  не довели бы до точки  $D_2$ , а оказались бы чуть ее выше, то у нас бы не было пересечения с линией точных циклов на первичном графике и тем самым не было бы цикла периода 3. Но все остальные циклы сохранились бы.

Теперь, чтобы подорвать иллюзию могущества 3, рассмотрим снова разрывный случай. Сделаем его в области возврата 2, т.е. разрыв от точки  $A$  до точки  $A_1$ . В этом случае не будет циклов

периода 2, а последовательность бифуркаций начинается с цикла периода 3. График отображения ПР аналогичен описанному выше, имеет все характерные для него качественные особенности. Соответственно интерпретация полностью повторяется, с заменой 2 на 3 и 3 на 4. Можно аналогично проводить анализ при разрыве от  $A$  до  $A_n$ . В этом случае не реализуются циклы от 2 до  $(n-1)$  и ряд других циклов меньших  $n^2$ .

**Дискретные отображения и имитационное моделирование.** Данное исследование проходило в рамках достаточно общей темы – адаптация и развитие способов использования точных методов в описательных науках на примере эколого-биологической области. Специфика современного этапа моделирования – активное использование ЭВМ. Имитационное моделирование – это компьютерная технология, которая позволяет создавать модели в результате конструктивного диалога между модельером – специалистом по имитационному моделированию, и экспертами, специалистами в изучаемой области знаний, позволяет «с ходу», опираясь на знания экспертов, приступать к моделированию. В настоящее время одним из важных моментов внедрения точных методов является разработка эффективных способов использования ЭВМ. При этом возникает классическая постановка о распределении средств между вычислительными (имитационными) и аналитическими подходами.

При внедрении точных методов в описательные науки первый и, по-видимому, главный аспект – это соответствие математических моделей описываемому объекту, в данном контексте эколого-биологическому. Возникает вопрос – а что такое соответствие (адекватность) модели в области знаний с неустановившимися традициями применения точных методов, в ситуации, когда модельные исследования опережают экспериментальные, когда само понятие — *сопоставление с экспериментальными данными — теряет смысл.*

В этом случае цель одна — стремиться заинтересовать экспертов-прикладников (биологов) во всесторонней эксперимен-

тальной проверке предложенных математических моделей. Для создания атмосферы доверия особое значение приобретают требования к процедуре создания математических моделей. В эту процедуру должны быть заложены принципы, обеспечивающие *оптимальные условия для междисциплинарного диалога*.

Новые компьютерные технологии создают уникальные возможности для *междисциплинарного диалога*, значительно превосходящие возможности предшествующего «аналитического» периода. Имитационные модели позволяют более детально учесть разнообразные свойства исследуемых процессов. Это, конечно, приближает модели к реальным объектам, но при этом теряется простота («прозрачность») аналитических моделей. Сила компьютерных технологий, их возможность подробно описывать изучаемые процессы ограничена опасностью создания «необозримых моделей». В связи с этим использование ЭВМ накладывает требования на процедуру моделирования значительно более жесткие требования, чем в предшествующий аналитический период. Детальная имитационная модель не может быть самодостаточной, для ее эффективного использования она должна быть компонентом набора взаимосвязанных моделей, состоящих из детальных имитационных моделей и сопряженных с ними упрощенных моделей, которые имеют небольшое количество переменных и позволяют провести подробное портретное исследование.

Такой набор моделей, *имитационная система*, позволяет наилучшим образом использовать сильные стороны имитационных и аналитических моделей, создать благоприятные условия для сотрудничества математиков и биологов, максимально приблизить модель к реальному объекту. Приблизить, используя все доступные математические средства – достижения имитационных и аналитических методов. Основа набора – подробные имитационные модели, построенные во взаимодействии с биологами. Эти модели позволяют учитывать различные наборы экосистемных показателей, проигрывать сценарии возможных изменений внешней среды, позволяют рассматривать различные варианты исходных предположений и тем самым устранить типичные претензии

биологов к математическим моделям о их недостаточной обоснованности. В результате анализа детальных имитационных моделей происходит обоснование упрощенных моделей, которые хорошо аппроксимируют исходные модели и в то же время имеют небольшое количество переменных, что позволяют провести подробное портретное исследование. Обоснование упрощенных моделей осуществляется на основании совместного анализа результатов вычислительных экспериментов с базовой моделью и дополнительной информации (в данном случае эколого-биологической) об объекте.

Имитационная система – единственный метод, сочетающий максимальную приближенность к биологам и сохраняющий преемственность с предыдущими этапами развития математического моделирования экологических объектов. В имитационных системах важен весь набор взаимосвязанных моделей, с прослеженными связями от исходных, базовых – имитационных моделей до упрощенных – аналитических. Первые позволяют приблизить процесс создания модели к биологам, удобны для учета дополнительной информации, а вторые – дают возможность оценить свойства модели в целом, подойти к анализу ведущих механизмов, к оценке допустимости тех или иных предположений в исходной, базовой модели.

**Дискретные отображения в проблеме моделирования колебания численности тундровых животных.** Анализ структуры пастбищной (наземной) части тундрового биоценоза показал возможность автономного рассмотрения сообщества «растительность - лемминги – песцы». Модель сообщества была выбрана в виде системы из трех обыкновенных дифференциальных уравнений, описывающих динамику песцов ( $F$ ), леммингов ( $L$ ) и их корма ( $V$ ) :

$$dV / dt = f_V(V, L, T);$$

$$dL / dt = f_L(V, L, F, T);$$

$$dF / dt = f_F(L, F, T).$$

Здесь  $dA / dt$  – производная по времени для каждой переменной ( $A$ ),  $f_A = R_A - M_A - D_A$ ,  $R_A$  – прирост,  $D_A$  – отчуждение,  $M_A$  – естественное отмирание,  $T$  – время года, которое делится на сезоны: зима, весна и лето. Каждая из компонент уравнений декомпозировалась на ряд сомножителей, констант и безразмерных функций, которые оценивались в результате диалога со специалистами из соответствующей области. Например, прирост биомассы леммингов был выбран пропорциональным произведению трех величин: количеству отчужденной растительности и двум функциям, характеризующим зависимость прироста биомассы от плотности леммингов и от обеспеченности кормами. Первая функция формализует представления о наличии у леммингов оптимальной плотности, вторая – снижение ценности кормов при их дефиците. Прирост биомассы леммингов равен произведению этих величин на коэффициенты, которые характеризуют сезонные изменения перехода биомассы растительности в биомассу леммингов.

Степень изученности, многообразие предположений о ведущих механизмах, определяющих колебания численности тундровых животных, позволяли широко варьировать постулатами, положенными в основу моделей. Было создано достаточно много вариантов модели, использующих те или иные зависимости, те или иные гипотезы о свойствах изучаемых объектов. Модификации моделей состояли в изменении констант, функций или в выборе нового набора функциональных зависимостей.

В результате вычислительных экспериментов были получены характерные для тундры трех-, четырехлетние циклы колебаний численности леммингов и песцов.

После решения первой задачи – воспроизведения соответствующих колебаний численности животных в рамках модели тундрового сообщества «растительность-лемминги-песцы» появилась следующая гипотеза, а нельзя ли эти колебания получить за счет внутривидовых механизмов. В связи с этим была построена и проанализирована модель популяции леммингов

с учетом возрастной структуры. В соответствии с традициями полевых исследований популяция разбита на генерации, в которые собраны особи, близкие по времени рождения. Кроме того, предполагалось, что в любой генерации численность самцов и самок одинакова. Динамика численности каждой генерации описывается уравнением

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

Здесь  $X_i$  – численность  $i$ -ой возрастной группы в момент времени  $t$ ;  $d_i(t)$ ,  $b_i(t)$  – вероятность выживания особей и число родившихся особей  $i$ -ой группы в интервале времени  $(t, t + \Delta t)$ . Величина  $d_i(t)$  в период размножения определяется по формуле

$$d_i(t) = \exp(-m_i(t, L) \cdot \Delta t) \cdot (1 - Z_i(t)),$$

где  $m_i$  и  $Z_i$  – коэффициент смертности и доля самок, достигших критического состояния. Коэффициент смертности зависит от фазы сезона и от плотности популяции:

$$m_j(t, L) = m_j^*(t) \cdot m^{**}(t - t_j, L),$$

где  $m_j^*(t)$  характеризует сезонную составляющую смертности,  $m^{**}(t - t_j, L)$  – зависимость смертности от возраста генерации (здесь  $t_j$  – время (усредненное) рождения зверьков данной генерации) и суммарной плотности популяции.

Величина  $d_i(t)$  в период отсутствия размножения определяется по формуле

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

где  $W$  – выживаемость при низкой (оптимальной) плотности,  $C$  – константа.



Величина  $b_i(t) \neq 0$  только в период формирования данной возрастной группы. Число родившихся определяется величиной помета, вероятностью принести потомство и количеством самок, способных к размножению.

Перейдем теперь к расчету числа родившихся. Это просто сумма по всем самкам, способным к размножению:

$$b_i(t) = a_{jk}(t, L) \cdot r_{jk}(t, L) \cdot X_j(t).$$

Здесь суммирование производится по всем генерациям  $1 \leq j \leq n$  и по всем когортам, имеющим разное число принесенных пометов,  $1 \leq k \leq K$ ;  $a_{jk}(t, L)$  и  $r_{jk}(t, L)$  — число новорожденных (самок) в помете и доля самок  $j$ -й генерации, принесших  $k$ -й помет в момент  $t$ . В общем случае эти параметры зависят от времени  $t$  (точнее, от сезона) и от суммарной плотности популяции  $L$ .

Доля самок, участвующих в размножении, определяется произведением

$$r_{jk}(t + \Delta t, L) = f_{jk}(t, L) \cdot P_{jk}(t, L)$$

доли  $f_{jk}$  самок, способных к размножению в момент  $t$ , на вероятность  $P_{jk}$  принести потомство в интервале времени  $(t, \Delta t + t)$ .

В свою очередь, величина  $f_{jk}$  определяется по формуле

$$f_{jk}(t + \Delta t) = f_{jk}(t) \cdot [1 - P_{jk}(t, L)] + r_{jk-1}[t - D_j(t, L)].$$

Здесь  $D_j(t, L)$  — интервал между пометами.

Обоснование модели состояло из двух этапов: первый включал в себя выбор структуры модели из общебиологических соображений, фактически — на различных балансовых соотношениях, второй состоял в обосновании количественных оценок параметров, их связи с экспериментальными данными, представлениями биологов.

В набор параметров для описания популяции входят следующие показатели:

1) величина помета  $a_{jk}(t, L)$ ; 2) вероятность принести потомство  $P_{jk}(t, L)$ ; 3) время полового созревания  $T_j(L)$ ; 4) продолжительность паузы между пометами  $D_j(t, L)$ ; 5) коэффициент смертности  $m_j(t, L)$ .

Первые три параметра измеримы в биологических условиях. Четвертый можно оценить по косвенным данным. Основные сложности с пятым параметром, с оценкой интенсивности отмирания. Во многом это была чисто экспертная оценка. Все параметры должны быть даны для каждой из генераций и приведены их зависимости от суммарной плотности и от сезона, а первые два — и от предыстории размножения (числа пометов). Кроме того, для использования модели необходимо календарный год разбить на сезоны с разной стратегией поведения особей (для леммингов это зимовка, подснежное размножение, период интенсивного таяния снега, летнее размножение), задать условия, определяющие критическое состояние особей (детерминированная составляющая смертности).

При оценке параметров модели использовали, где это возможно, данные полевых исследований В.А.Орлова. В их отсутствие использовали данные для близкородственных видов (полевок — для оценок плотностной зависимости от смертности), для мало изученной фазы (депрессии), на основании соответствующих гипотез, принимали значение из соответствующей хорошо изученной фазы, для восполнения недостающей информации (сезонные составляющие смертности, интенсивность размножения в период таяния снега) привлекались экспертные оценки.

Итак, для исследования колебаний численности животных, в рамках соответствующих моделей тундровых популяций и сообществ была построена имитационная система, которая включала в себя модель тундрового сообщества «растительность-лемминги-песцы» и модель популяции леммингов с учетом воз-

растной структуры. С помощью этих моделей удалось воспроизвести колебания численности, близкие к реальным. В модели отдельной популяции, в модели «меньшей размерности» удалось получить качественно тот же вид динамики численности. В данном случае модель описывала шесть возрастных групп, рассматривались три сезона. Анализ вычислительных экспериментов с этой моделью, а затем и с моделью тундрового сообщества показал, что *суммарная численность популяции леммингов довольно устойчиво воспроизводит колебания численностей, близкие к реальным*. Данное обстоятельство позволило включить в набор моделей (имитационную систему) и упрощенную модель в виде функций последования (дискретного отображения), связывающих численности леммингов в двух соседних годах. Тем самым получилось еще большее сужение «пространства возможностей». Вот это максимальное сжатие пространства возможностей и служило главным аргументом в правильности модели, точнее, того, что удалось «зацепить» главный механизм формирования колебаний численностей.

Понимание этого главного механизма позволило провести еще *один этап обоснования упрощенных уравнений*. Первоначально они *были получены как удачная аппроксимация исходных имитационных моделей*. Понимание механизмов взаимосвязи эколого-биологической информации и свойств модели позволило на основании совместного анализа этой информации и результатов вычислительных экспериментов *сформулировать и решить «обратную имитационную задачу»* — выбрать такие постулаты исходной имитационной модели, которые позволили бы *получить*, на основе исходной модели (точно, а не приближенно) указанные выше функции последования (*дискретные отображения*). Это удалось осуществить благодаря тому, что исходная трехуровневая, нелинейная, неавтономная модель тундрового сообщества «растительность-лемминги-песцы» была сведена к набору систем из двух обыкновенных автономных дифференциальных линейных уравнений с постоянными коэффициентами для каждого из сезонов. Такой переход оказался возможным благодаря ана-

лизу вычислительных экспериментов, который показал, что в каждом конкретном временном интервале – в рассматриваемом конкретном сезоне, в конкретной фазе изменения численностей (для леммингов – это были фазы депрессии, нарастания и пика численностей) используемые (экспертно оцененные) функциональные зависимости изменяются либо мало, либо близки к линейным. Проведенный анализ показал также допустимость исключения уравнений, описывающих динамику численности песцов (что согласуется и с биологическими данными). Указанные выше упрощения позволили получить достаточно простой набор линейных систем, рассчитывать время нахождения фазовой траектории внутри каждой области линеаризации и на основании этого рассчитать функцию последования и определить ее зависимость от параметров двухуровневой модели. Анализ процедуры упрощения позволил определить и связи полученного дискретного отображения с исходной моделью сообщества «растительность-лемминги-песцы».

Наличие в наборе упрощенных (аналитических) моделей, в виде функций последования, позволяющих проводить параметрические исследования, качественно изменило технологию и возможности моделирования. Параметрические исследования соответствующих разностных уравнений позволили определить в исходных имитационных моделях допустимые области изменения параметров, при которых сохраняется качественная структура динамики колебаний численности. Кроме того, удалось найти области параметров, обеспечивающие динамические режимы, близкие к наблюдаемым в природе, сформулировать критерии совместности исходных (базовых) моделей с зарегистрированными временными рядами динамики численности. Это дало возможность оценивать допустимость тех или иных предположений в исходной имитационной модели. Наличие таких критериев позволило устранить требования к необходимости нелинейности во взаимодействии видов, в «жесткой» внутриволюционной регуляции и показало возможность возникновения периодичности за счет особенностей сезонного поведения модели.

Анализ функций последования (дискретных отображений) а создал возможность выделения трех главных показателей, которые формируют динамические режимы колебаний численности леммингов: 1) скорости прироста биомассы в благоприятный год; 2) максимальной численности; 3) выживаемости в наиболее неблагоприятных условиях (или двух безразмерных – относительной скорости прироста популяции и доли гарантированно выживших зверьков). Первый показатель характеризует баланс между процессами рождаемости и смертности во всех фазах развития, когда нет «давления среда»; второй характеризует экосистему в целом и выступает в основном показателем коэволюции леммингов и кормовой базы; третий характеризует адаптационные свойства леммингов в экстремальных условиях и во многом определяется локальными характеристиками, в частности рельефом местности в местах перезимовки.

Полученные функции последования представляют собой интегральные характеристики и в формализованном виде отражающие тот факт, что для возникновения существующих в природе колебаний численности важен не какой-то отдельно взятый параметр или фактор, а влияние их комплекса со всеми сложностями их взаимодействия (например, репродукция может компенсировать смертность и т.п.).

**Заключение.** С помощью полученных дискретных уравнений, как и во многих работах по прикладной математике, решается вопрос о степени вклада «игры чисел» и физики процесса, какой вклад вносят чисто количественные аспекты (законы сохранения, балансы, симметрии и т.д.) и какова роль процессов, определяемых внутренними (глубинными) механизмами. В контексте моделирования популяции леммингов факт существования на грани выживаемости приводит к стремлению максимизировать плодовитость, несмотря на ограничения среды, и в динамике численности этот аспект реализуется через игру чисел, через дискретные отображения (функции последования) конкретного вида.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Шарковский А.М. Существование циклов непрерывного преобразования прямой в себя // Укр.мат.журн. — 1964. — Т.16, N1. — С. 61–65.
2. Шарковский А.Н. Разностные уравнения и динамика численности популяций. — Киев: Ин-т математики АН УССР, 1982. — 22 с.
3. Белотелов Н.В., Дмитриева И.В., Саранча Д.А. Использование дискретных отображений при моделировании численности животных // Исследование операций (модели, системы, решения). — М.: ВЦ РАН, 1991. — С. 9–42.
4. Белотелов Н.В., Дмитриева И.В., Саранча Д.А. О некоторых свойствах одномерного дискретного отображения со специфическим видом правой части // Биомоделирование. — М: ВЦ РАН, 1993. — С. 111–154.
5. Саранча Д.А. Количественные методы в экологии. Биофизические аспекты и математическое моделирование. — М., МФТИ, 1997. — 283 с.
6. Чернявский Ф.Б., Ткачев А.В. Популяционные циклы леммингов в Арктике (экологические и эндокринные аспекты). — М.: Наука, 1982. — 164 с.

## DISCRETE MAPS AND ITS USE IN A PROBLEM QUANTITY ECOLOGY

**Sarancha D. A.**

(Russia, Moscow)

*Unimodal discrete maps are considering. Scenarios of change parameters are preposition, which the values of period oscillations are changed in nature order. The discrete equations of this type was used for analyze of dynamics regime in simulation model of the tundra community “plant-lemmings-artic fox”. The Russian Foundation supported this work for Basic Research, project no. 04-01-00309*