

УДК 577.1:663.13:576.8

МОДЕЛИРОВАНИЕ РАЗВИТИЯ ПОПУЛЯЦИИ В ОТКРЫТОЙ СИСТЕМЕ

© А.А. Арзамасцев, А.И. Шиндяпин, А.А. Андреев

Arzamastsev A.A., Shindiapin A.I., Andreyev A.A. Prediction of biocenosis dynamics of the open system with the help of a finite-difference delay model. A simple mathematical model is worked out to describe the dynamics of biocenosis in the open system. The model is based on the finite-difference presentation of the experimental data. It also takes into account the development of the population. The testing of the model proves its ability to forecast the density of populations in open systems.

Для описания динамики численности (плотности) биологических популяций используются математические модели, учитывающие внутривидовые и межвидовые взаимодействия (например, Лотки-Вольтера и ее модификации) [1–6], различные виды гетерогенности популяции (например, возрастной гетерогенности и др.) [7–10]. Указанные модели в основном используются для описания процессов, происходящих в закрытых системах, и не могут быть применены к открытым системам, так как они, например, не учитывают захват популяцией новых территорий, различные миграции и другие факторы, влияющие на изменение численности биоценоза. В этих случаях возможно использование моделей с запаздыванием, учитывающих предысторию развития биологической популяции [11–15]. Такие модели могут учитывать ярко выраженную цикличность в развитии объекта, наличие временной задержки, а также другие факторы, действующие с определенной степенью периодичности.

Целью данного исследования является разработка конечно-разностной модели с запаздыванием, базируемой на экспериментальных данных по плотности популяции креветки, и оценка возможности ее использования для прогнозирования численности биоценоза.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объект исследования – биоценоз, включающий смешанную популяцию креветок следующих видов: *Penaeus indicus*, *Metapenaeus monoceros*, *Penaeus monodon*, *Penaeus japonicus*. Место сбора экспериментальных данных – район промышленного лова *Banco da Sofala*, Республика Мозамбик, Индийский океан, 1500–2000 км от Мапуту. Экспериментальные данные любезно предоставлены компанией EFRIPPEL в виде электронных таблиц Microsoft Excel. Таблицы содержали данные по отлову креветки за 1996–1998 гг. (всего 110 записей): даты начала и окончания циклов отлова (10 дней), количество сетей, объем улова различных видов креветки (относительные единицы массы), суммарный объем улова и отношение суммарного объема улова к количеству сетей (в дальнейшем эту величину будем условно называть плотностью популяции кре-

ветки, отн. ед.). Каждый год отлов велся в период с 1 марта по 31 декабря.

Программы для расчетов написаны на языке *Turbo Pascal 7.0*. Программа для идентификации параметров математических моделей реализует безградиентный метод покоординатного спуска и позволяет рассчитывать по экспериментальным данным коэффициенты моделей, минимизирующие сумму квадратов отклонений экспериментальных и расчетных значений:

$$\Phi = \sum_{i=1}^m \left(X(t_i) - X_i^g \right)^2 \rightarrow \min, \quad (1)$$

где X_i^g – экспериментальные значения плотности популяции, $X(t_i)$ – расчетные значения в соответствующие моменты времени.

Коэффициенты корреляции и автокорреляционная функция рассчитывались по стандартным методам [16].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Предварительный анализ экспериментальных данных позволил сделать вывод о периодическом характере изменения плотности популяции креветки за указанный отрезок времени. По этой причине на первом этапе исследования была построена автокорреляционная функция для временного ряда суммарной плотности популяции. В ходе анализа рассчитывались значения коэффициентов корреляции для временных выборок при различной величине их сдвига от 10 дней до 1,5 лет. Результаты анализа представлены на рис. 1, из которого следует, что время запаздывания, характерное для данного объекта, составляет примерно один год, на что указывает наибольшее значение коэффициента корреляции – 0,8 при $\tau = 360$ дней. Это обстоятельство указывает на идентичность процессов, происходящих в объекте, и относительное постоянство результирующей всех внешних воздействий в моменты t и $t - \tau$.

Математическая модель. Под моделируемым процессом будем понимать изменение плотности

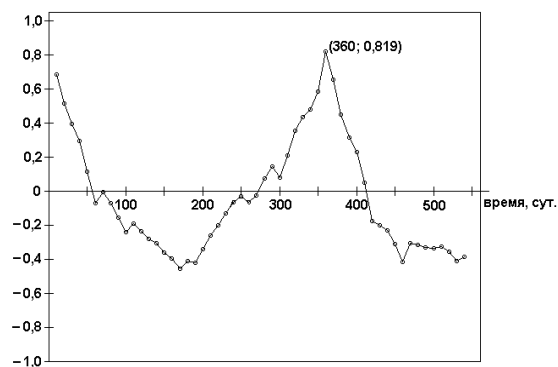


Рис. 1. Коэффициенты корреляции двух выборок, полученных из временного ряда плотности популяции креветки путем сдвига по времени; по оси абсцисс – временной сдвиг, сут.; по оси ординат – коэффициент корреляции

популяции креветки за тот отрезок времени, на котором происходит расчет по модели ($t \geq 0$), а данные о плотности популяции, используемые для этого расчета, будем называть предысторией ($t < 0$).

Основные допущения, принятые при разработке модели: 1) изменение плотности популяции ΔX за некоторый отрезок времени h прямо пропорционально самой плотности X в текущий момент времени t ; 2) ΔX пропорционально также относительному изменению плотности популяции в соответствующий предшествующий период от $t - \tau$ до $t - \tau + h$. Первое допущение является общепринятым и используется в большинстве популяционных моделей. Справедливость второго допущения следует из анализа, проведенного выше.

$$\Delta X = X(t) \cdot \frac{a \cdot X(t + h - \tau) - b \cdot X(t - \tau)}{c \cdot X(t - \tau)}, \quad (2)$$

где a, b, c – коэффициенты пропорциональности. Тогда

$$X(t + h) = X(t) + \Delta X. \quad (3)$$

Идентификация параметров модели (2)–(3) осуществлялась на основе экспериментальных данных за 1996 год (предыстория) и 1997 год (процесс). Ввиду значительной погрешности экспериментальных данных, их предварительно обрабатывали (сглаживали) скользящим средним для трех, четырех и пяти точек [16]. Все расчеты производились для $h = 0,1$ суток. Значения параметров модели, доставляющие минимум критерию Φ (1), приведенная относительная погрешность расчета плотности популяции креветки и сумма квадратов отклонений для всех четырех случаев приведены в табл. 1.

Из табл. 1 и рис. 2 видно, что во всех четырех случаях модель удовлетворительно описывает экспериментальные данные. Наименьшая приведенная погрешность получена для случая сглаживания по пяти точкам и равна 10,5 %. Во всех случаях значения параметров a и b близки к единице, что позволяет сделать вывод о малых внешних воздействиях в пределах одного шага. Как видно из рис. 2 а)–д), модель не позволяет описывать высокочастотную составляющую процесса, связанную с зашумленностью экспериментальных данных, но учитывает его основ-

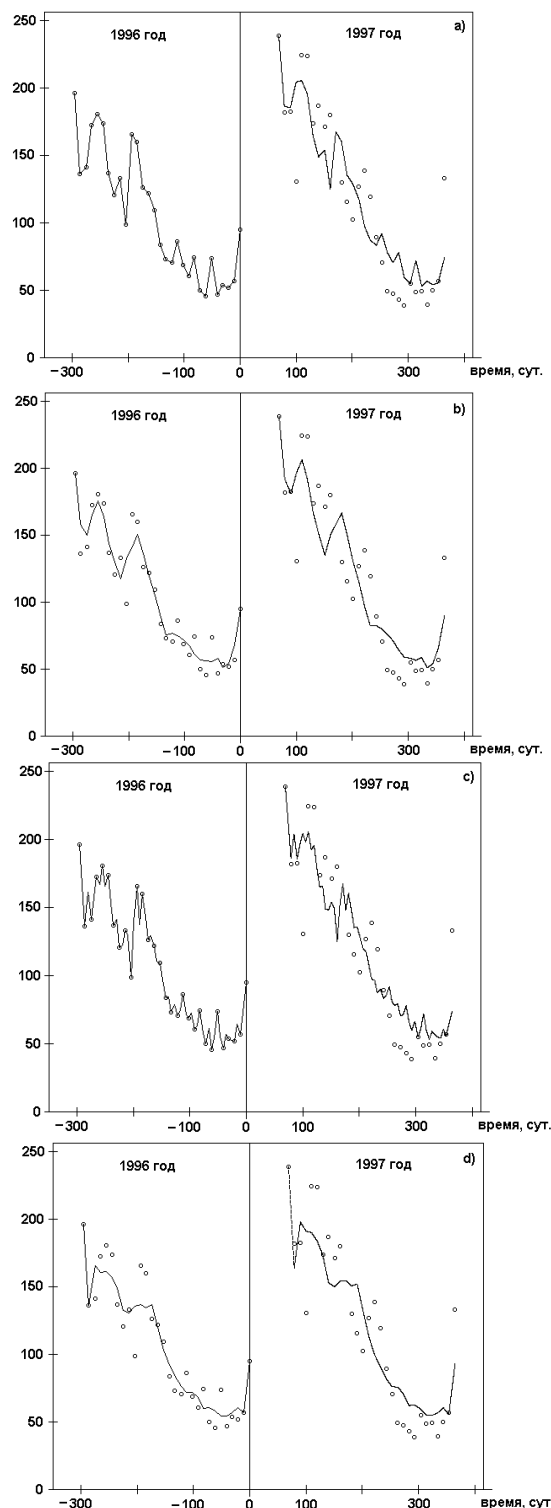


Рис. 2. Идентификация параметров математической модели по данным за 1996 г. (предыстория) и данным за 1997 г. (процесс). По оси y – плотность популяции (отн. ед.). Момент времени $t = 0$ соответствует началу моделируемого процесса. Для $t < 0$ (предыстория, 1996 г.): а) экспериментальные данные без сглаживания; б) о – экспериментальные данные, непрерывная кривая – сглаживание по трем точкам; в) о – экспериментальные данные, непрерывная кривая – сглаживание по четырем точкам; г) о – экспериментальные данные, непрерывная кривая – сглаживание по пяти точкам. Для $t \geq 0$: о – экспериментальные данные, непрерывная кривая – расчет по модели

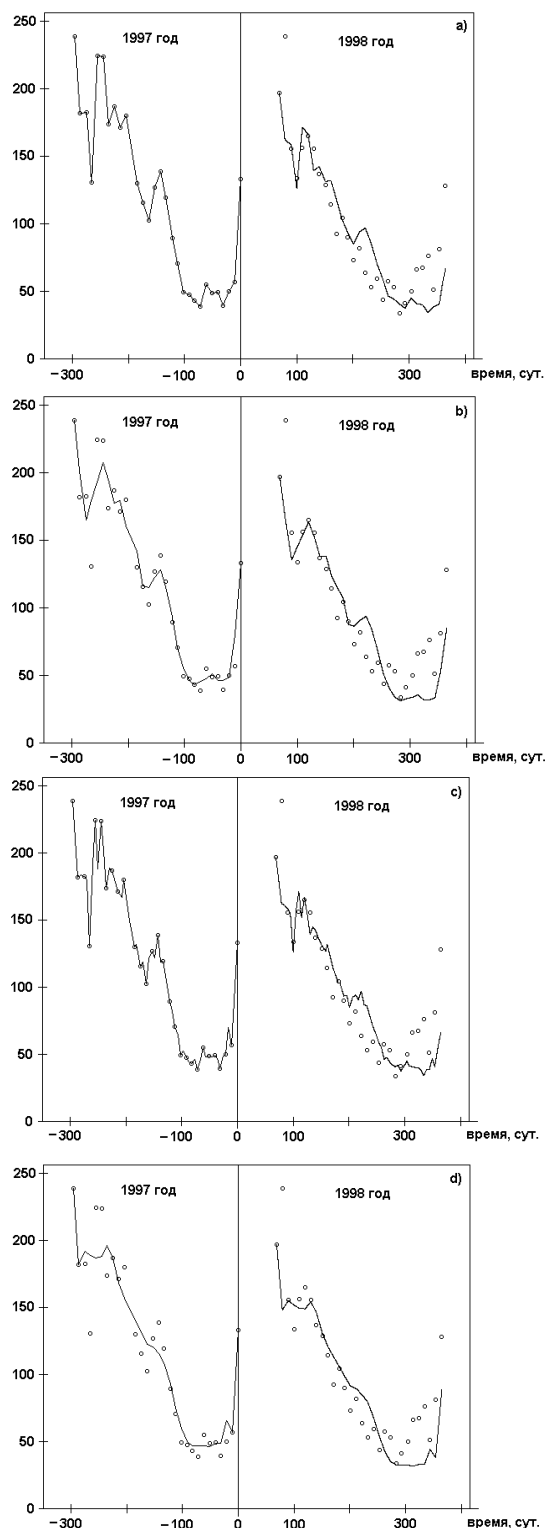


Рис. 3. Прогноз плотности популяции креветки на 1998 г. по данным за 1997 г. По оси y – плотность популяции (отн. ед.). Момент времени $t = 0$ соответствует началу моделируемого процесса. Для $t < 0$ (предыстория, 1997 г.): а) экспериментальные данные без сглаживания; б) о – экспериментальные данные, непрерывная кривая – сглаживание по трем точкам; в) о – экспериментальные данные, непрерывная кривая – сглаживание по четырем точкам; г) о – экспериментальные данные, непрерывная кривая – сглаживание по пяти точкам. Для $t \geq 0$: о – экспериментальные данные, непрерывная кривая – прогноз по модели

Таблица 1

Сглаживание (количество точек)	Параметры модели	Приведенная относительная погрешность, %	Сумма квадратов отклонений (зна- чение критерия Φ)
нет	$a = 0,99$ $b = 1$ $c = 1,63$	11,2	24007,7
3	$a = 0,99$ $b = 1$ $c = 1,047$	10,7	20388,2
4	$a = 0,99$ $b = 1$ $c = 1,63$	11,2	24029,8
5	$a = 0,99$ $b = 1$ $c = 0,992$	10,5	18791,0

Таблица 2

Сглажива- ние (количес- тво точек)	Сумма квадра- тов отклонений (значение критерия Φ)	Приведенная относительная погрешность, %	Коэффициент корреляции прогнозируемых значений и экс- периментальных данных
нет	19281,5	8,7	0,85
3	17116,0	8,5	0,88
4	19182,5	8,7	0,85
5	19867,9	8,7	0,86

ные тенденции. Указанное обстоятельство позволяет использовать модель (2)–(3) для прогнозирования плотности популяции креветки.

С помощью модели при использовании оптимальных значений параметров (табл. 1) проводился прогноз плотности популяции на 1998 год. В качестве предыстории для прогноза использовались экспериментальные данные за 1997 год. Из рис. 3 а)–д) видно, что качество прогнозирования плотности популяции креветки во всех случаях является удовлетворительным при приведенной относительной погрешности около 9 %. В табл. 2 приведено сравнение вариантов такого прогноза при использовании различных технологий сглаживания экспериментальных данных. Для этого случая сглаживание не играет принципиальной роли и практически не оказывает влияния на относительную погрешность расчетов, коэффициент корреляции и значение критерия Φ .

Ввиду того, что изменение плотности популяции креветки носит ярко выраженный периодический (сезонный) характер (см. рис. 2, 3), была предпринята попытка аппроксимировать эти же экспериментальные данные функцией вида

$$X = A \cdot \sin(\nu t + \varphi) + D, \quad (4)$$

где X – плотность популяции; t – время; A , ν , φ , D – параметры модели. В результате аппроксимации экспериментальных данных с помощью уравнения (4) за весь период (1996–1998 гг., см. рис. 4) были получены следующие значения параметров: $A = 62,09614$ отн. ед.; $\nu = 0,01723$ сут.⁻¹; $\varphi = 0$; $D = 112$ отн. ед. Как видно из рис. 4, подобная аппроксимация также удовлетворительна. Сумма квадратов отклонений расчетных и экспериментальных значений, определяемая в соответствии с (1), в данном случае равна 64222,75, а отно-

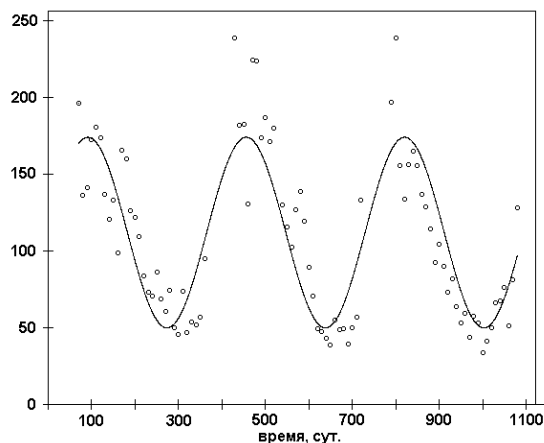


Рис. 4. Аппроксимация экспериментальных данных за 1996–1998 гг. функцией вида $X = A \cdot \sin(\nu t + \varphi) + D$

сительная приведенная погрешность – 10,6 %. Следует заметить, что при использовании модели (2)–(3) удается достичь лучшего качества прогноза плотности популяции при относительной погрешности 9 % (см. табл. 2).

Таким образом, приведенные результаты показывают, что простая математическая модель в виде конечно-разностных уравнений с запаздыванием позволяет получить удовлетворительное качество прогноза плотности биологической популяции в открытой системе. Значения относительных погрешностей позволяют сделать вывод о ее применимости при решении широкого класса практических задач. Полученные результаты косвенно свидетельствуют о том факте, что относительный прирост популяции в открытой системе является более стабильной характеристикой, чем ее численность.

ЛИТЕРАТУРА

1. Volterra V. Lecons sur la theorie mathematique de la lutte pour la vie. Paris, 1931. 214 p.
2. Lotka A.J. Elements of mathematical biology. N. Y.: Dover, 1956. 460 p. (Originally published as «Elements of Physical Biology», 1925. 465 p.)
3. Макфедьен Э. Экология животных. М.: Мир, 1965. 375 с.
4. Волькенштейн М.В. Биофизика. М.: Наука, 1988. 590 с.
5. Рубин А.Б. Кинетика биологических процессов // Соросовский образовательный журнал. 1998. № 10. С. 84–91.
6. Эман Т.И. О некоторых математических моделях биогеоценозов // Проблемы кибернетики. М.: Наука, 1966. С. 191–202.
7. Печуркин Н.С., Терсков И.А. Анализ кинетики роста и эволюции микробных популяций. Новосибирск: Наука, 1975. 216 с.
8. Заславский Б.Г. Математическое исследование возрастной структуры популяции микроорганизмов, выращиваемых в искусственных условиях // Модели структурно-функциональной организации биологических систем. М.: Наука, 1972. С. 113.
9. Динамическая теория биологических популяций / А.А. Гимельфарб, Р.А. Полуэктов, Ю.А. Пых, В.А. Ратнер. М.: Наука, 1974. 456 с.
10. Степанова Н.В. Математические модели непрерывной культуры микроорганизмов, распределенных по возрастам и размерам // Математические модели в экологии. Горький: Изд-во Горьк. ун-та, 1980. С. 95–113.
11. Колмановский В.Б. Уравнения с последствием и математическое моделирование // Соросовский образовательный журнал. 1996. № 4. С. 122–127.
12. Cushing J.M. Integrodifferential Equations and Delay Models in Population Dynamics. Springer-Verlag, 1977.
13. Gopalsamy K. Stability and Oscillations in Delay Differential Equations of Population Dynamics. Kluwer Acad. Publishers, 1992.
14. MacDonald N. Time Lags in Biological Models. Lecture Notes in Biomathematics. Springer-Verlag, 1978.
15. Murray J. D. Mathematical Biology. Springer-Verlag, 1993.
16. Тюрин Ю.Н., Макаров А.А. Анализ данных на компьютере. М.: ИНФРА-М; Финансы и статистика, 1995. 384 с.

БЛАГОДАРНОСТИ: Работа частично финансировалась «Norwegian Council of Universities' Committee for Development and Education (NUFU)».

Поступила в редакцию 16 октября 2000 г.