



УДК 519.7

© 2007 г. **А.И. Абакумов**, д-р физ.-мат. наук,  
**Е.Е. Гиричева**, канд. физ.-мат. наук  
(Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Владивосток)

## **СЛОЖНОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ И СБОР УРОЖАЯ<sup>1</sup>**

Сложность биологической системы связана с ее стабильностью, которую можно анализировать с точки зрения реакций системы на внешние воздействия. Одним из таких воздействий является сбор урожая человеком. Существующие представления говорят о том, что более сложные системы должны более стойко реагировать на сбор урожая. Предлагаемая работа посвящена выяснению реакций биосистем различной сложности на оптимальный по подходящему критерию сбор урожая.

### **Введение**

Стабильность и сложность (разнообразие) биологических систем традиционно считаются тесно связанными: чем сложнее и разнообразнее система, тем она стабильнее [1, 2]. При математическом моделировании биосистем описание системы должно быть адекватно ее разнообразию и целям моделирования. Тогда стабильность биосистемы соответствует формальным математическим понятиям устойчивости решений в ее модели [3].

Мы рассмотрим стабильность биосистем разной сложности по отношению к внешнему воздействию в виде сбора урожая. Возможны разные варианты сбора урожая, и вряд ли для всех разумно проводить анализ и классификацию. Ограничимся наиболее часто встречающимся оптимальным сбором урожая, когда оптимальность понимается в смысле некоторого критерия дохода от урожая.

Получаемые результаты о реакции системы на сбор урожая имеют не только теоретическое, но и практическое значение. Они показывают, например, что при определении допустимых уловов в морском рыбном промысле важно знать основные группы и основные, наиболее интенсивные связи между группами в рыбном сообществе, иначе можно подорвать запас и надолго вывести из нормального состояния некоторые эксплуатируемые

---

<sup>1</sup> Работа поддержана грантом ДВО РАН, проект № 06-III-A-01-458.

популяции рыб. Численные расчеты демонстрируют количественные оценки ущерба от недостатков наших знаний о функционировании сообществ.

### Описание модели

Биологическая система состоит из  $m$  взаимодействующих видов. Изменение численности каждого вида (популяции) происходит под воздействием окружающей биоты и абиотических факторов окружающей среды. Биоту учитываем прямо в составе биосистемы, а из различных абиотических факторов учтем только сбор урожая человеком. При этом урожай может собираться разными способами. Под способом сбора урожая понимается определенная технология, которая нацелена на сбор в урожай определенных биологических видов.

Пусть  $x_i(t)$  – биомасса всех особей популяции номер  $i$  в момент времени  $t \in [0, T]$ , тогда скорость изменения ее биомассы под воздействием естественных факторов опишем функцией  $f_i(x)$ ,  $i = 1, \dots, m$ , а скорость сбора урожая – функцией  $h_i(x, u)$ . Здесь  $u(t) = (u_1(t), \dots, u_n(t))$  – вектор интенсивностей сбора урожая, осуществляемого  $n$  способами. Динамику биомасс  $x(t) = (x_1(t), \dots, x_m(t))$  опишем системой дифференциальных уравнений

$$\frac{dx_i(t)}{dt} = f_i(x) - h_i(x, u), \quad i = 1, \mathbf{K}, m. \quad (1)$$

Затраты на организацию и проведение сбора урожая учтем в виде функции издержек  $C(u)$ , тогда прибыль можно представить функцией

$$P(u) = \sum_{i=1}^m p_i h_i(x, u) - C(u), \quad (2)$$

где  $p_i$  – рыночные цены за единицу каждого вида.

Скорость изъятия будем предполагать пропорциональной биомассе группы  $h_i(x, u) = x_i(t) \sum_{j=1}^n a_{ij} u_j(t)$ , где  $a_{ij}$  – эффективность способа  $j$  при изъятии единицы вида  $i$ .

Издержки опишем квадратичной функцией  $C(u) = \sum_{j=1}^n c_j u_j^2(t)$ , где  $c_j$  – затраты на  $j$ -й способ изъятия.

В качестве экономического критерия рассмотрим максимизацию прибыли за конечный промежуток времени, тогда описанную модель можно представить в виде задачи оптимального управления

$$\int_0^T \left[ \sum_{i=1}^m p_i x_i(t) \sum_{j=1}^n a_{ij} u_j(t) - \sum_{j=1}^n c_j u_j^2(t) \right] dt \rightarrow \sup_{u(t)}, \quad (3)$$

$$\frac{dx_i}{dt} = f_i(x) - x_i(t) \sum_{j=1}^n a_{ij} u_j(t), \quad x_i(0) = x_i^0, \quad i = 1, \mathbf{K}, m, \quad u_j(t) \geq 0, \quad j = 1, \mathbf{K}, n.$$

## Решение задачи

Применяя к задаче (3) принцип максимума Понтрягина [4], получаем необходимые условия оптимальности промысловых усилий

$$\tilde{u}_j(t) = \frac{1}{2c_j} \sum_{i=1}^m x_i(t) a_{ij} (p_i - y_i(t)), \quad j = 1, \mathbf{K}, n. \quad (4)$$

Появляются сопряженные вспомогательные функции  $u_i(t)$ , вместе с основными функциями  $x_i(t)$  они удовлетворяют следующей системе дифференциальных уравнений:

$$\begin{cases} \frac{dy_i}{dt} = (y_i(t) - p_i) \sum_{j=1}^n \frac{a_{ij}}{2c_j} \sum_{k=1}^m x_k(t) a_{kj} (p_k - y_k(t)) - \sum_{k=1}^m y_k(t) \frac{\partial f_k}{\partial x_i}, \\ \frac{dx_i}{dt} = f_i(x) - x_i(t) \sum_{j=1}^n \frac{a_{ij}}{2c_j} \sum_{k=1}^m x_k(t) a_{kj} (p_k - y_k(t)), \quad i = 1, \mathbf{K}, m, \end{cases} \quad (5)$$

с краевыми условиями

$$y_i(T) = 0, \quad x_i(0) = x_i^0, \quad i = 1, \mathbf{K}, m. \quad (6)$$

Используя метод стрельбы [5], задачу (5) сводим к серии задач Коши с начальными условиями

$$y_i(0) = g_i, \quad x_i(0) = x_i^0, \quad i = 1, \mathbf{K}, m. \quad (7)$$

Параметры  $g_i$  подбираются таким образом, чтобы выполнялись граничные условия

$$y_i(g_i, T) = 0, \quad i = 1, \mathbf{K}, m, \quad (8)$$

где  $u_i(z_i, t)$  – решение задачи (5) с начальными условиями (7). Задачи Коши решаем методом Рунге-Кутты четвертого порядка, а уравнения невязки (8) – методом Ньютона.

## Численные эксперименты

Пусть имеется биологическое сообщество, о котором мы имеем полную либо частичную информацию, т.е. известно о состоянии всех или только части видов. Сравним структуру сбора урожая в этих вариантах.

В качестве примера рассмотрим водную экологическую систему, состоящую из пяти трофических групп. Взаимосвязи между группами представлены на рис. 1. Эта схема имеет общий характер для водных экосистем и часто применяется при их моделировании [6]. Наполненность групп будем измерять их суммарными массами, для группы  $i$  ее биомассу обозначим  $x_i$ . Основой жизни в водной экосистеме является фитопланктон. Это автотрофы, формирующие свою биомассу в процессе фотосинтеза. Все остальные группы представляют собой гетеротрофов, являющихся хищниками по отношению к фитопланктону и друг другу. Весьма схематично выделены мелкие животные – зоопланктон и крупные – рыбы. Схема далека

от детализации, но соответствует целям нашего исследования.

Биомассы групп, а также экономические показатели измеряем в условных единицах.



Рис. 1. Взаимосвязи между трофическими группами.

Трофические связи между группами опишем функциями

$$\begin{cases} f_1(x) = e x_1 - b_{12}x_1x_2 - b_{13}x_1x_3 - b_{11}x_1^2, \\ f_2(x) = k_{12}b_{12}x_1x_2 - b_{23}x_2x_3 - b_{24}x_2x_4 - b_{25}x_2x_5 - b_{22}x_2^2, \\ f_3(x) = k_{13}b_{13}x_1x_3 + k_{23}b_{23}x_2x_3 - b_{34}x_3x_4 - b_{35}x_3x_5 - b_{33}x_3^2, \\ f_4(x) = k_{24}b_{24}x_2x_4 + k_{34}b_{34}x_3x_4 - b_{45}x_4x_5 - b_{44}x_4^2, \\ f_5(x) = k_{25}b_{25}x_2x_5 + k_{35}b_{35}x_3x_5 + k_{45}b_{45}x_4x_5 - b_{55}x_5^2. \end{cases} \quad (9)$$

Эта система построена на основе традиционных подходов В. Вольтерра, Лотки и др. [3]. Трофические функции выбраны сразу в наиболее простом линеаризованном виде. Здесь  $v_{ij}$  – коэффициенты выедания  $i$ -й группы  $j$ -й группой ( $j \neq i$ ),  $v_{ii}$  включают естественную смертность и конкуренцию внутри группы,  $k_{ij}$  – коэффициенты усвояемости пищи,  $e$  – удельная продукция фитопланктона. Значения коэффициентов, использованные в расчетах для системы уравнений (9), приведены в табл. 1.

Центральным объектом нашего исследования являются группы рыб. Равновесное состояние системы (1) с функциями (9) и  $u(t)=0$  (в отсутствии изъятия) при значениях коэффициентов из табл.1  $x^* = (3,714; 1,714; 1,429; 1,170; 0,144)$  является устойчивым. В дальнейшем исследовании мы будем его активно использовать. Модель на основе системы уравнений (1) с функциями (9) будем называть *полной моделью*. Ниже будут рассмотрены два усеченных варианта этой модели. Это *минимальная модель*, когда биомассы фитопланктона  $x_1$  и зоопланктона  $x_2, x_3$  фиксируются на равновесном уровне, а биомассы рыб  $x_4$  и  $x_5$  вычисляются согласно последним двум уравнениям системы (1).

Таблица 1

$i$	$j$	$a_{ij}$	$k_{ij}$	$e$
1	1	0,04		0,4
	2	0,08	0,6	
	3	0,08	0,3	
2	2	0,04		
	3	0,04	0,3	
	4	0,04	0,6	
	5	0,04	0,2	
3	3	0,04		
	4	0,04	0,2	
	5	0,04	0,1	
4	4	0,04		
	5	0,04	0,2	
5	5	0,2		

Следующая модель – *промежуточная*, когда в системе (1) фиксируются на равновесном уровне биомассы фитопланктона  $x_1$  и мелкого зоопланктона  $x_2$ , а биомассы крупного зоопланктона  $x_3$  и рыб  $x_4, x_5$  вычисляются из последних трех уравнений системы (1). Минимальная модель имитирует ситуацию, когда у нас есть данные только о рыбах, а остальные группы «включены» во внешнюю среду. В промежуточной модели по сравнению с минимальной добавлена информация о крупном зоопланктоне. Полная модель «знает» обо всех группах. В зависимости от знаний об объекте оптимальные и иные варианты сбора урожая будут разными. Их особенности мы и хотим изучить на модели (1) с функциями (9).

Во всех моделях в урожай собираем только четвертую и пятую группы (рыб) одним или двумя способами сбора урожая при следующих значениях параметров:

а)  $n=1$ :  $c_1 = 0,1$ ;  $p_i = 0$ ,  $b_{i1} = 0$ ,  $i=1, \dots, 3$ ;  $p_i = 1$ ,  $b_{i1} = 0,03$ ,  $i=4,5$ .

б)  $n=2$ :  $c_1 = c_2 = 0,1$ ;  $p_i = 0$ ,  $b_{i1} = 0$ ,  $b_{i2} = 0$ ,  $i=1, \dots, 3$ ;  $p_i = 1$ ,  $b_{i1} = 0,03$ ,  $b_{i2} = 0,01$ ,  $i=4,5$ .

В расчетах  $T=100$ . Базовой считаем минимальную модель, соответствующую нашим минимальным знаниям о сообществе. На рис. 2 и рис. 3 представлены изменения биомасс групп видов и динамика сбора урожая одним и двумя способами при оптимальном функционировании сообщества в минимальной модели.

Для всех трех моделей рассмотрим следующие варианты сбора в урожай мелких и крупных рыб:

- 1) оптимальный режим;
- 2) сбор урожая в промежуточной и полной моделях осуществляется с интенсивностью, оптимальной для минимальной модели;
- 3) в минимальной и промежуточной моделях урожай собирается с интенсивностью, оптимальной для полной модели;
- 4) сбор урожая во всех моделях осуществляется с интенсивностью

$$u(t) = 2\tilde{u}(t);$$

5) сбор урожая во всех моделях осуществляется с интенсивностью

$$u(t)=4\tilde{u}(t).$$

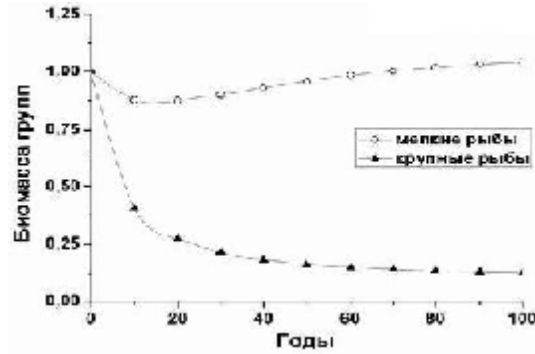


Рис. 2. Изменение биомасс групп мелких и крупных рыб в минимальной модели.

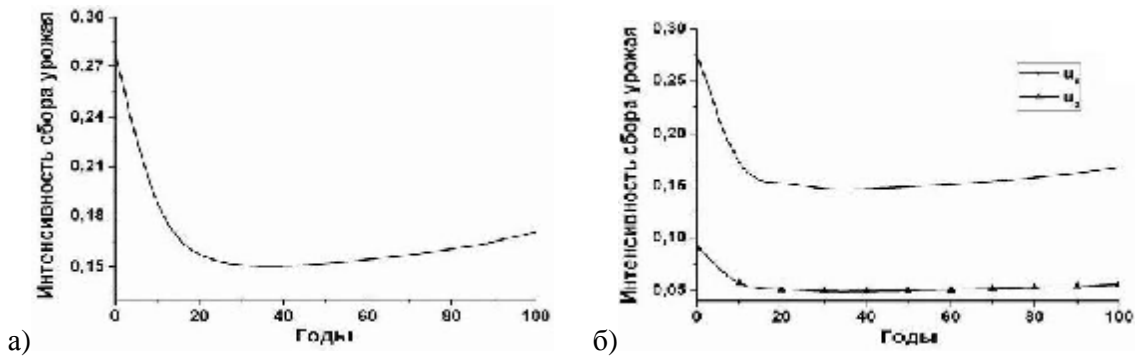


Рис. 3. Динамика интенсивности сбора урожая одним (а) и двумя способами (б) в минимальной модели.

Вариант 2 означает перенос оптимальных режимов из минимальной модели на промежуточную и полную, а вариант 3 – из полной на промежуточную и минимальную. Варианты 4 и 5 демонстрируют влияние переэксплуатации на систему, когда интенсивность сбора урожая кратна  $\tilde{u}(t)$  оптимальной интенсивности сбора урожая для минимальной модели.

Обозначим доход от сбора урожая;

$$j = \int_0^T \left[ \sum_{i=4}^5 p_i \tilde{x}_i(t) \sum_{j=1}^n a_{ij} \tilde{u}_j(t) \right] dt. \quad (10)$$

Подчеркнем, что этот доход является лишь «частью» критерия оптимизации. Доход (10) может оказаться больше в неоптимальных режимах сбора урожая по сравнению с оптимальным.

Сравнение оптимальных режимов сбора урожая в трех моделях показывает, что наиболее продуктивной по доходу является промежуточная модель. Полная модель дает несколько меньший доход.

Рис. 4 – 6 демонстрируют во всех моделях приблизительно синхронное изменение дохода от урожая и отклик системы на урожай при всех пяти вариантах сбора урожая. Везде приведен сбор урожая одним способом, для двух способов сбор урожая приводит к похожим результатам. Более

детальный анализ результатов при изъятии одним способом (а) и двумя (б) – в табл. 2 – 4. Под биомассой четвертой и пятой групп имеется в виду их общая биомасса в последний момент времени  $T$ . Для оптимального варианта 1 показатели сравниваются с минимальной моделью.

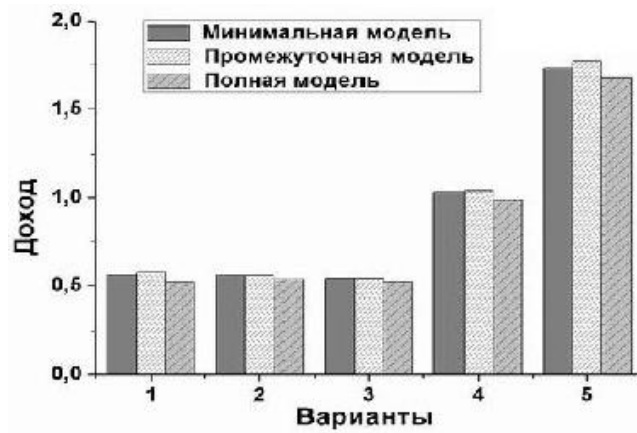


Рис. 4. Доход от сбора урожая.

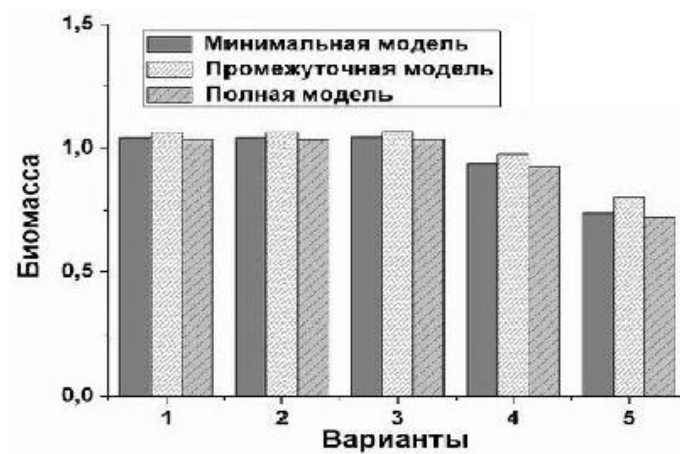


Рис. 5. Биомасса мелких рыб.

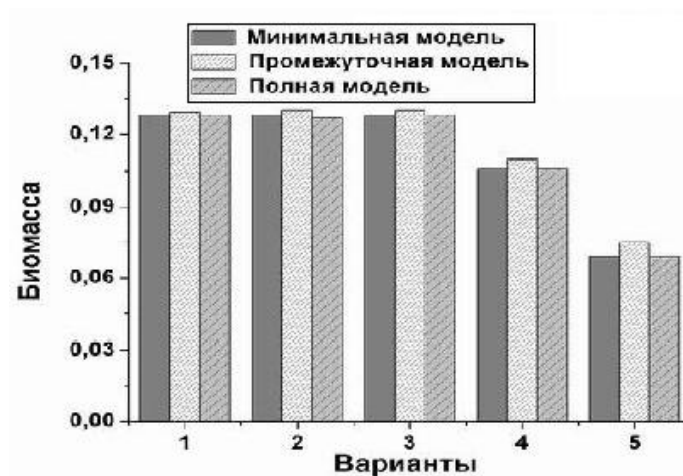


Рис. 6. Биомасса крупных рыб.

Таблица 2.

## Изменение дохода (%) от сбора урожая рыб

	а)			б)		
	Минимальная модель	Промежуточная модель	Полная модель	Минимальная модель	Промежуточная модель	Полная модель
1	-	+2,9	-7,2	-	+3,3	-7,2
2	-	-2,9	+3,3	-	-3,2	+3,4
3	-3,4	-6,1	-	-3,3	-6,5	-
4	+84,6	+80,7	+90,2	+83	+77,4	+88,6
5	+209,7	+208,2	+223,3	+201,3	+199,5	+208,9

Таблица 3.

## Изменение биомассы мелких рыб (%) в конечный момент времени

	а)			б)		
	Минимальная модель	Промежуточная модель	Полная модель	Минимальная модель	Промежуточная модель	Полная модель
1	-	+1,9	-0,9	-	+2,1	-0,8
2	-	+0,2	-0,1	-	+0,4	-0,2
3	+0,1	+0,3	-	+0,1	+0,4	-
4	-9,8	-7,8	-10,2	-10,8	-8,6	-11,3
5	-29,1	-24,2	-30,1	-32,1	-26,6	-33,1

Таблица 4.

## Изменение биомассы крупных рыб (%) в конечный момент времени

	а)			б)		
	Минимальная модель	Промежуточная модель	Полная модель	Минимальная модель	Промежуточная модель	Полная модель
1	-	+0,8	0	-	+0,8	0
2	-	+0,8	-0,8	-	+0,8	-0,8
3	0	+0,8	-	0	+0,8	-
4	-17,2	-14,7	-17,2	-19	-16,5	-19,1
5	-46,1	-41,9	-46,1	-49,2	-45,7	-49,2

С точки зрения устойчивости сообщества по отношению к сбору урожая получаем следующую картину (табл. 2 – 4). Наиболее устойчивой к вариантам 4, 5 переэксплуатации оказалась промежуточная модель. Она демонстрирует наименьшее среди других моделей падение биомасс рыб. Это же можно сказать и про варианты 2, 3 «ненадлежащего» применения оптимальных режимов сбора урожая: в противоположность другим моделям для промежуточной модели отмечен небольшой рост биомасс рыб в конечный момент времени в оптимальных для других моделей режимах сбора урожая по сравнению с оптимальным для себя. Варианты 2, 3 демонстрируют также, что чем «слабее» модель, тем более жестко она определяет оптимальный сбор урожая: перенос оптимального режима из минимальной модели в полную приводит к уменьшению биомасс рыб в конечный



момент времени, а перенос оптимального режима из полной модели в минимальную дает увеличение этих биомасс.

Варианты переэксплуатации (4, 5) сильнее влияют на группу крупных рыб, мелкие рыбы устойчивее к этим режимам, что связано с более высокой восстановительной способностью мелких рыб по сравнению с крупными; в модели это выражено коэффициентами  $v_{ij}$  трофических функций.

### Заключение

На основе моделирования сообщества водных организмов можно сделать общий вывод о важности выделения основных групп и связей в сообществе. Построение оптимальных режимов сбора урожая на неполной информации приводит к необоснованной недоэксплуатации или, что хуже, переэксплуатации биоресурсов либо непрогнозируемой реакции сообщества на сбор урожая. Неправильная эксплуатация может породить изменения в структуре сообщества с возможностью негативных последствий.

Устойчивость определенной группы организмов в водной экосистеме по отношению к сбору урожая зависит не только от сложности взаимосвязей с другими группами, но и от их интенсивности. Например, мелкие рыбы оказались более устойчивыми к переэксплуатации, чем крупные. Устойчивость всей системы в целом в модели зависит не только от числа учитываемых групп, но и от сложности и интенсивности связей между ними. В нашем случае сообщество «зоопланктон – рыбы» оказалось более устойчивым к переэксплуатации, чем все сообщество полностью. Причина этого – в важности зоопланктона для функционирования рыб.

Итак, стабильность биологической системы определяется основными группами популяций и основными связями между ними. Эти группы и связи выделяются при содержательном анализе системы. Модельные вычислительные эксперименты «проверяют» структурирование системы и количественно оценивают важность тех или иных связей для стабильности системы по отношению к внешним воздействиям.

### ЛИТЕРАТУРА

1. *Одум Ю.* Экология. В 2-х т. – М.: Мир, 1976.
2. *Розен Р.* Принцип оптимальности в биологии. – М.: Мир, 1969.
3. *Логофет Д.О., Свирежев Ю.М.* Устойчивость в моделях взаимодействующих популяций // Проблемы кибернетики. – 1977. – Вып.32.– С. 187 – 202.
4. *Алексеев В.М., Тихомиров В.М., Фомин С.В.* Оптимальное управление. – М.: Физматлит, 2005.
5. *Современные численные методы решения обыкновенных дифференциальных уравнений* / под ред. Дж. Холла, Дж. Уатта. – М.: Мир, 1979.
6. *Алексеев В.В., Крышев И.И., Сазыкина Т.Г.* Математическое и физическое моделирование экосистем. – СПб.: Гидрометеиздат, 1992.