УДК 551.46.02

И.Е. Тимченко, Е.М. Игумнова, И.П. Лазарчук, С.М. Солодова

Обратные связи в адаптивных моделях морских экосистем

Рассмотрены способы взаимной адаптации переменных, описывающих процессы в моделях морских экосистем, при помощи обратных связей между ними и их производными по времени. Показано, что использование отрицательных обратных связей второго порядка гарантирует устойчивость и быструю сходимость итерационных процессов решения уравнений моделей. На примере упрощенной модели черноморской экосистемы построены сценарии процессов, адаптированных к внутрисистемным и внешним влияниям. Делается вывод о целесообразности включения функций источников и стоков в структуры логистических функций, которые применяются в моделях морских экосистем, построенных методом адаптивного баланса влияний.

Ключевые слова: *ABC*-метод, адаптивные модели, обратные связи.

Введение

Интегральные модели морских экосистем представляют собою множество взаимосвязанных процессов, осредненных по исследуемому объему морской среды и отображающих изменчивость состояния экосистемы с некоторым временным осреднением. Задача моделирования динамических процессов в экосистеме состоит в нахождении такой системы уравнений, которая обеспечивает построение согласованных сценариев развития, учитывающих взаимные влияния процессов друг на друга, а также внешние воздействия со стороны природной среды, окружающей исследуемый объем. Согласование и адаптация модельных сценариев процессов происходят при решении уравнений модели экосистемы за счет баланса положительных и отрицательных обратных связей. Положительная обратная связь означает наличие одинаковых тенденций в изменениях переменных и их производных, которые являются параметрами состояния морской среды. Отрицательная обратная связь характеризуется противоположными тенденциями: приращение переменной вызывает обратную реакцию со стороны скорости ее изменения, которая стремится уменьшить значение переменной. В результате действия положительных и отрицательных обратных связей в модели экосистемы устанавливается динамический баланс влияний, обращающий в нуль производные и обеспечивающий согласованные сценарии процессов в экосистеме. Принципиальное значение имеет построение таких моделей экосистем, в которых отрицательные обратные связи присутствуют в каждом уравнении модели, поскольку таким образом обеспечивается быстрая сходимость решений системы уравнений к устойчивому равновесию.

Существуют два основных способа включения отрицательных обратных связей в математические модели природных процессов. Первый и наиболее распространенный способ заключается в том, что сходимость решений уравнений модели к стационарным значениям обеспечивается объединением этих уравнений в общую систему. Положительная тенденция изменения производной от переменной в одном из уравнений системы компенсируется отрицательной тенденцией изменения связанных с ней переменных, входящих в другие уравнения.

Второй способ состоит в использовании отрицательной обратной связи в правой части каждого уравнения модели независимо от того, применяется ли это уравнение отдельно или в составе системы уравнений модели. Для того чтобы различать эти два способа, мы условимся называть модели экосистем, построенные первым способом, традиционными, вторым способом – адаптивными.

Адаптивные модели морских экосистем основаны на предположении о том, что любая экосистема в отсутствие внешних воздействий находится в стационарном состоянии, при котором взаимные влияния процессов (значения концентраций компонентов экосистемы) уравновешены друг другом. Внешние влияния отклоняют концентрации живых организмов и веществ в экосистеме от их равновесных значений, переводя экосистему в режим динамического баланса состояний. Удобным способом представления этой системной концепции служат уравнения метода адаптивного баланса влияний (*ABC*-метода) [1], решения которых стабилизированы при помощи отрицательных обратных связей второго порядка. В настоящей работе показана возможность создавать адаптивные варианты моделей морских экосистем, разработанных ранее традиционным способом, путем включения в правые части уравнений отрицательных обратных связей, балансирующих источники и стоки. В качестве примера использована биохимическая часть модели черноморской экосистемы [2].

Стабилизирующие обратные связи в моделях морских экосистем

Традиционные модели морских экосистем состоят из дифференциальных уравнений, в левых частях которых стоят производные (скорости изменения) моделируемых процессов экосистемы u_i, а в правых – функции источников F_{in} и стоков F_{out}, учитывающие влияния на переменные u_i других процессов u_j и внешних воздействий на экосистему A_i:

$$\frac{du_i}{dt} = F_{in}(u_i, u_j, A_i) - F_{out}(u_i, u_j, A_i), \quad i, j = 1, 2, \ldots, n. \tag{1}$$

Как правило, функции источников и стоков не сбалансированы между собой в каждом из уравнений системы (1) в том смысле, что в них отсутствуют отрицательные обратные связи, стабилизирующие решения. Поэтому каждое отдельно взятое уравнение может иметь отрицательные или стремящиеся к бесконечности решения в зависимости от тех значений, которые принимают функции источников и стоков. Общий баланс функций источников и стоков традиционной модели, обеспечивающий решение системы уравнений, обычно достигается за счет объединения всех уравнений в систему (1) и соответствующего выбора параметров модели.

В качестве примера рассмотрим уравнение для концентрации фитопланктона, которое содержится в одной из наиболее известных моделей морской экосистемы [3]:

$$\frac{dP}{dt} = (1-\gamma_1)\sigma(t, M, N_n, N_r)P - G_1 - \mu_1 P - \frac{(m + h^+(t))P}{M}, \tag{2}$$

где γ_1 – доля общей первичной продукции, которая преобразована фитопланктоном в растворенное органическое вещество; $\sigma = J(t, M)Q(N_n, N_r)$ – удельная среднесуточная скорость роста фитопланктона, которая зависит от функций $J(t, M)$ и $Q(N_n, N_r)$, лимитирующих освещенность и концентрации нитратов N_n и аммония N_r; G_1 – скорость поедания фитопланктона зоопланктоном; μ_1 – удельная скорость естественного отмирания фитопланктона; m – параметр, отвечающий за диффузионный обмен между квазиоднородным слоем и глубоким океаном; M – глубина верхнего квазиоднородного слоя, $h^+(t) = \max(h(t), 0)$ – скорость его заглубления.

Первое слагаемое в правой части уравнения (2) – функция источника, выражающая продукцию фитопланктона, она связана положительной обратной связью первого порядка со скоростью изменения его концентрации. Остальные слагаемые являются функциями стоков, связывающими концентрацию фитопланктона со скоростью ее изменения отрицательными обратными связями первого порядка. Нетрудно видеть, что положительная и отрицательные обратные связи в этом уравнении не являются сбалансированными, так как правая часть уравнения может принимать любые значения, в том числе такие, при которых решение уравнения будет стремиться к бесконечности. Это произойдет, например, если среднесуточная скорость роста концентрации фитопланктона превысит скорость его естественной смертности, скорость уменьшения его концентрации за счет вертикального массопереноса в перемешанном слое и скорость поедания его зоопланктоном. Таким образом, равновесное решение этого уравнения может быть обеспечено только за счет объединения с другими уравнениями модели.

Адаптивные модели отличаются от традиционных тем, что в правых частях каждого из уравнений содержатся отрицательные обратные связи. Различают адаптивные модели с отрицательными обратными связями первого и второго порядка в зависимости от того, в какой степени переменная u_i содержится в отрицательной обратной связи уравнения.

Адаптивные модели первого порядка получили широкое распространение после разработки Дж. Форрестером известного метода системной динамики [4]. Рассматривая в уравнениях (1) функции источников F_{in} как скорости потоков, наполняющих некоторую емкость, а функции стоков F_{out} – как скорости потоков, опустошающих ее, Дж. Форрестер поставил условия автоматического балансирования (уравнивания) этих скоростей: $F_{in} = F_i(u_j, A_i)$, $F_{out} = a_{ii}u_i$. При этих условиях система модульных уравнений адаптивной модели первого порядка принимает следующий вид:

$$\frac{du_i}{dt} = F_i(u_j, A_i) - a_{ii}u_i, \quad i \neq j, \quad i, j = 1, 2, \ldots, n. \tag{3}$$

Первые слагаемые в правых частях уравнений суммируют все внутрисистемные и внешние влияния на переменную u_i и не зависят явно от нее, а вторые представляют собою отрицательную обратную связь первого порядка, она заставляет u_i принять такое значение, которое обратит скорость ее изменения в нуль. Параметр a_{ii} устанавливает скорость адаптации u_i к сумме оказываемых на нее влияний. Таким образом, отрицательные обратные связи автоматически подстраивают переменные модели друг к другу, а также к внешним влияниям, что существенно облегчает нахождение общего решения системы уравнений (3).

Используя метод системной динамики, уравнение для концентрации фитопланктона (2) можно записать в следующей форме:

$$\frac{dP}{dt} = a_{PP}\overline{P} + F_P(N_n)N_n + F_P(N_r)N_r - F_P(Z)Z - F_P(M, m)m - F_P(M, h^+)h^+ - a_{PP}P.$$

Здесь первое слагаемое представляет собою функцию источника, которая устанавливает среднее значение концентрации фитопланктона $\overline{P}$, существующее в моделируемом объеме морской среды при отсутствии каких-либо внешних влияний, т. е. в стационарном состоянии. Слагаемые с функциями F_P учитывают влияния других переменных модели, которые отклоняют концентрацию P от стационарного значения $\overline{P}$. Последнее слагаемое обеспечивает адаптацию концентрации P к алгебраической сумме влияний за счет обратной связи первого порядка. Функции F_P являются коэффициентами влияний, а по смыслу они представляют собою удельные скорости изменения концентрации P под действием соответствующих переменных экосистемы.

Следует отметить, что в адаптивных моделях первого порядка не принимается во внимание тот факт, что пределы изменения переменных экосистемы всегда ограничены сверху. Поскольку в методе системной динамики не учитывается объем емкости, через которую проходят потоки со скоростями F_{in} и F_{out}, переменные в адаптивных моделях первого порядка могут принимать любые значения.

Дальнейшим развитием адаптивных моделей служат модели с отрицательными обратными связями второго порядка. Повышение порядка оказалось необходимым для ограничения сверху пределов изменения переменных u_i. Такое ограничение всегда имеет место для популяций живых организмов или концентраций химических веществ в природной среде. С целью ограничить сверху переменную *u* Ферхюльст предложил использовать в правой части уравнения (1) так называемую логистическую функцию, которая связывает скорость изменения переменной с ее квадратом и устанавливает отрицательную обратную связь второго порядка [5]:

$$\frac{du}{dt} = ru(1 - \frac{u}{C}), \tag{4}$$

здесь константа *C,* называемая ресурсной емкостью (*current capacity* [5]), ограничивает рост переменной *u*, а параметр *r* управляет скоростью ее изменения и служит константой, уравнивающей размерность. Структура логистической функции обеспечивает быструю сходимость решения уравнения к значению $u = C$.

Логистические функции применяются в традиционных моделях морских экосистем. Однако обычно они используются только для ограничения роста переменных, а не для их адаптации, так как в правых частях уравнений, наряду с логистическими функциями, как правило, присутствуют другие функции влияний $F_i(u_j, A_i)$, которые нарушают баланс обратных связей:

$$\frac{du_i}{dt} = ru_i(1 - \frac{u_i}{C_i}) + F_i(u_j, A_i). \tag{5}$$

Примером может служить уравнение для концентрации мелких пелагических рыб, использованное в модели морской экосистемы [6]:

$$\frac{dS_1}{dt} = R_1 S_1 (1 - \frac{S_1}{K_1}) - R_2 S_2 \frac{S_1^2}{K_2^2 + S_1^2} - R_3 S_3 \frac{a S_1^2}{K_3^2 + a_1 S_1^2 + a_2 S_2^2} - f_1 S_1,$$

где S_1, S_2, S_3 – запасы мелких, средних и крупных рыб соответственно; R_1, R_2, R_3 – параметры скорости их роста и убывания; K_1, K_2, K_3 – константы, учитывающие ресурсные емкости морской среды по каждой группе рыб; f_1 – параметр скорости сокращения запаса мелких рыб вследствие промысла. В этом уравнении источники и стоки не сбалансированы, так как они стоят отдельно от логистической функции.

Можно показать, что баланс положительных и отрицательных обратных связей будет автоматически обеспечен, если включить все функции источников и стоков в структуру логистической функции. В частности, такое включение автоматически происходит при выводе уравнений *ABC*-метода [1], применяемого для построения адаптивных моделей экосистем второго порядка [7, 8].

Обратные связи второго порядка в уравнениях метода адаптивного баланса влияний

Метод основан на системной концепции динамического баланса процессов, развивающихся в экосистеме, с внешними влияниями, приложенными к этой системе. Для того чтобы выразить эту концепцию математически, в *ABC*-методе используется модульное уравнение

$$\frac{du}{dt} = uF^{(-)}(u) - uF^{(+)}(u), \tag{6}$$

в котором функции источников и стоков в правой части контролируются отрицательными обратными связями с помощью базовых функций влияний $F^{(-)}(u)$ и $F^{(+)}(u)$. Кроме того, ставится дополнительное условие баланса положительных и отрицательных обратных связей в уравнении (6):

$$F^{(-)}(u)+F^{(+)}(u)=2C, \tag{7}$$

где $F^{(-)}(u)$ – монотонно убывающая, $F^{(+)}(u)$ – монотонно растущая функция; C – ресурсная емкость окружающей среды по отношению к переменной системы. В *ABC*-методе вводится предположение, согласно которому C представляет собою среднее значение интервала изменчивости переменной u, поскольку ресурсная емкость устанавливает верхнюю грань значений u:

$$0<u<2C. \tag{8}$$

С учетом условия баланса (7) общее модульное уравнение *ABC*-метода принимает вид

$$\frac{du}{dt}=2Cru\left[1-\frac{1}{C}F^{(+)}(u)\right]. \tag{9}$$

Так как в качестве $F^{(+)}(u)$ может быть использована любая монотонно растущая функция, целесообразно выбрать наиболее простую из них: $F^{(+)}(u)=u$. В этом случае модульное уравнение *ABC*-метода совпадает с уравнением Ферхюльста (4) (при C = 0,5).

Принципиальным является способ объединения модульных уравнений (9) в систему для построения модели экосистемы. При использовании *ABC*-метода все влияния $F_i(u_j,A_i)$, оказываемые на переменную u_i, должны быть аддитивно учтены в аргументе базовой функции влияний в модульном уравнении (9):

$$\frac{du_i}{dt}=2C_ir_iu_i\left\{1-\frac{1}{C_i}F^{(+)}[u_i+F_i(u_j,A_i)]\right\}. \tag{10}$$

Поэтому общая система уравнений модели экосистемы, построенная *ABC*-методом, принимает вид

$$\frac{du_i}{dt}=2C_ir_iu_i\left[1-\frac{1}{C_i}(u_i+F_i(u_j,A_i)\right]. \tag{11}$$

В общем случае функции $F_i(u_j,A_i)$ являются суммами внутрисистемных $\frac{\partial u_i}{\partial u_j}u_j$ и внешних f_i влияний:

$$F_i(u_j,A_i)=\sum_{j=1}^{n-1}\frac{\partial u_i}{\partial u_j}u_j+f_i\,. \tag{12}$$

Если предположить, что внутрисистемные связи линейные, т. е. $u_i = a_{ij}u_j$, то

$$F_i(u_j, A_i) = \sum_{j=1}^{n-1} a_{ij}u_j + f_i \ , \qquad (13)$$

тогда система уравнений модели экосистемы, построенная *ABC*-методом, примет следующий вид:

$$\frac{du_i}{dt} = 2C_i r_i u_i \left\{1 - \frac{1}{C_i}\left[u_i - \sum_{j=1}^{n-1} a_{ij}u_j - f_i\right]\right\}, \quad i \neq j\ , \quad i, j = 1, 2, ..., n, \qquad (14)$$

где a_{ij} – коэффициенты взаимных влияний процессов в экосистеме.

Устойчивость решений уравнений моделей экосистем, построенных *ABC*-методом

Устойчивость решений таких уравнений обеспечивает логистическая структура их правых частей. Рассмотрим, например, уравнение (9) при $F^{(+)}(u) = u$, r = 1, C = 0,5. Оно представляет собою частный случай нелинейного уравнения Бернулли [8]

$$\frac{du}{dt} + p(t)u + q(t)u^n = 0\,,$$

где p = – 1, q = 2, n = 2. Заменой переменной $y = u^{-1}$ уравнение Бернулли приводится к линейному неоднородному уравнению

$$\frac{dy}{dt} + y - 2 = 0\,,$$

которое легко решается методом вариации произвольной постоянной. Общее решение этого уравнения имеет вид

$$y = [2\mathrm{e}^t + B]\mathrm{e}^{-t},$$

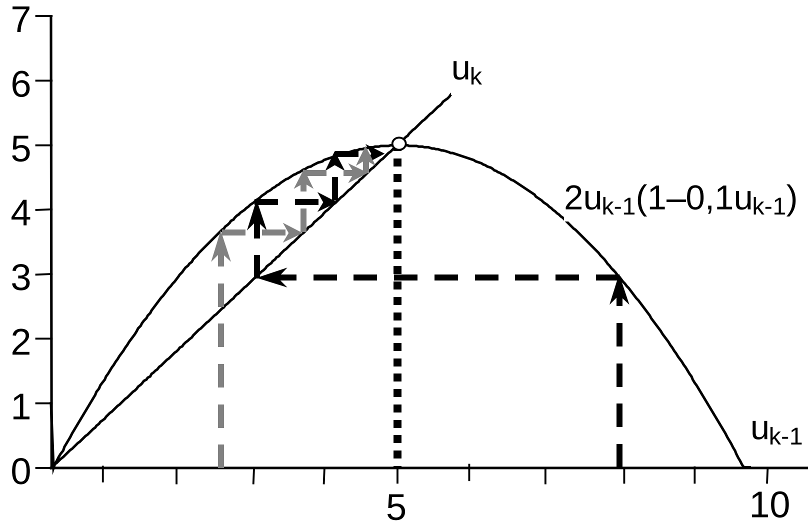
где B – постоянная интегрирования. Соответствующее решение модульного уравнения динамического баланса принимает следующую форму:

$$u = \frac{u_0}{\left[2u_0 + (1 - 2u_0)\mathrm{e}^{-t}\right]}\,, \qquad (15)$$

здесь через u_0 обозначено начальное условие при t = 0.

Из формулы (15) следует, что при любых положительных u_0 решение стремится к постоянному равновесному значению u = 0,5, которое совпадает по величине с ресурсной емкостью C. Это доказывает, что уравнение динамического баланса в форме (9) обеспечивает постоянный во времени сценарий развития u = C. Таким образом, системный модуль (9) приходит в состояние равновесия и находится в нем до тех пор, пока на него не будет оказано внешнее влияние.

Устойчивость решения по Ляпунову означает, что близкие по начальным значениям решения остаются близкими для всех $t \geq t_0$ [10], т. е. приращениям начальных условий Δu_0 соответствуют бесконечно малые приращения решений Δu. В том, что этот критерий выполняется для уравнения (9) *ABC*-метода, можно убедиться, если рассмотреть поведение приближенных решений этого уравнения в процессе итераций. На рис. 1 приведены графики левой и правой частей конечно-разностного аналога уравнения (9), которые при $\Delta t = 1$, $r = 0{,}1$, $C = 5$ пересекаются в точке $u^* = C = 5$. Стрелками показана сходимость к этому значению приближенных решений в процессе итераций, начинающихся от существенно различных начальных условий.



Р и с. 1. Сходимость приближенных решений модульного уравнения *ABC*-метода к устойчивому (ненулевому) решению в процессе итераций по формуле (9) при различных начальных условиях

Можно показать, что внешние влияния, учитываемые в аргументе базовой функции в уравнении (14), не нарушают устойчивости решений при условии, что моделируемая переменная экосистемы не выходит за пределы интервала изменчивости (0, 2*C*), который определен заданием ресурсной емкости *C*. Существование и единственность ненулевых решений для системы *ABC*-уравнений морской экосистемы будут показаны ниже.

Исследование на устойчивость по первому приближению отдельного звена пищевой цепи адаптивной модели морской экосистемы

Обозначим через x_1 концентрацию жертв в моделируемом объеме морской среды, а через x_2 – концентрацию хищников. При исследовании на устойчивость отдельного звена пищевой цепи адаптивной модели морской экосистемы задача сводится к изучению точек покоя системы уравнений хищник – жертва, которая в безразмерной форме при $r_1 = r_2 = 1$ и $C_1 = C_2 = 0{,}5$ имеет вид

$$\begin{cases} \dfrac{dx_1}{dt} = x_1[1 - 2(x_1 + a_{12}x_2)], \\ \dfrac{dx_2}{dt} = x_2[1 - 2(x_2 - a_{21}x_1)]. \end{cases} \tag{16}$$

Воспользовавшись заменой $x_1 = x_{10} + x_1'$ и $x_2 = x_{20} + x_2'$, для исследования устойчивости решений применим метод первого приближения [10]. Приравнивая правые части уравнений (16) к нулю и решая полученную систему уравнений первого приближения, найдем точки покоя этой системы:

$$\begin{cases} x_1 = 0, \\ x_2 = 0, \end{cases} \quad \begin{cases} x_1 = 0, \\ x_2 = 0{,}5, \end{cases} \quad \begin{cases} x_1 = 0{,}5, \\ x_2 = 0, \end{cases} \quad \begin{cases} x_1 = \dfrac{1 - a_{12}}{2\left(1 - a_{12}a_{21}\right)}, \\ x_2 = \dfrac{1 + a_{21}}{2\left(1 + a_{12}a_{21}\right)}. \end{cases} \tag{17}$$

Как следует из анализа устойчивости решений в точках покоя, только последнее из условий (17) накладывает ограничения на коэффициенты влияний в системе уравнений (16). Характеристическое уравнение для этого случая имеет вид

$$\frac{\lambda^2(1 + a_{12}a_{21}) - \lambda(-1 + a_{12} - 1 - a_{21}) + (1 - a_{12})(1 + a_{21})}{1 + a_{12}a_{21}} = 0,$$

$$a_{12}\, a_{21} \neq -1.$$

Воспользовавшись теоремой Виета, легко показать, что

$$\lambda_1 = -1, \quad \lambda_2 = -\frac{(1 - a_{12})(1 + a_{21})}{1 + a_{12}a_{21}}$$

являются корнями этого характеристического уравнения.

Если $\lambda_1 < 0$, $\lambda_2 < 0$, то точка покоя представляет собою асимптотически устойчивый узел. В этом случае выполняется условие

$$\frac{(1 - a_{12})(1 + a_{21})}{1 + a_{12}a_{21}} > 0.$$

Анализ условий, при которых значения концентраций x_1 и x_2 неотрицательны, показывает, что коэффициенты влияний не должны превышать по модулю единицу. Только в этом случае значения коэффициентов a_{12} и a_{21} не выходят за пределы интервала (–1, 1). Таким образом, при выборе в адаптивной модели пищевой цепи коэффициентов влияний из этого интервала значений решения системы уравнений (16) будут неотрицательными и асимптотически устойчивыми.

Ресурсное лимитирование процессов в моделях морских экосистем, построенных *ABC*-методом

Свойство устойчивости решений адаптивных моделей второго порядка и быстрая сходимость приближенных решений в процессе итераций дают возможность отслеживать реакцию модели экосистемы (14) на функции внешних влияний f_i. Эти функции отклоняют значения переменных u_i вниз или вверх от стационарных состояний u_i^*, которые определяются заданием коэффициентов взаимных влияний процессов a_{ij}. Верхние пределы изменения переменных задаются набором констант $2C_i$ – их удвоенных ресурсных емкостей, в качестве которых можно использовать средние значения $\overline{u}_i$ каждой из переменных:

$$0 \le u_i \le 2C_i = 2\overline{u}_i . \tag{18}$$

При численном решении уравнений *ABC*-модели экосистемы (14) удобно привести все переменные модели к безразмерному виду и к общему интервалу изменчивости, например (0,10). Для этого достаточно выполнить линейное преобразование переменных: $u_i' = 5u_i / \overline{u}_i$. Тогда, полагая $r\Delta t = 1$, представив систему уравнений (14) в конечных разностях, например по схеме Эйлера, и опуская штрихи у безразмерных величин, получим

$$u_i^k = 2u_i^{k-1}\left[1 - 0{,}1\left(u_i^{k-1} - \sum_{j=1}^{n-1} a_{ij} u_j^{k-1} - f_i^{k-1}\right)\right]. \tag{19}$$

В результате преобразования переменных их ресурсные емкости нормированы на соответствующие средние значения переменных и равны 5. Поэтому итерационный процесс при любых начальных условиях из области определения переменных (18) приведет к единственному решению, содержащемуся в той же области.

Баланс положительных и отрицательных обратных связей, заложенный в системе разностных уравнений (19), заставляет значения u_i^{k-1} таким образом адаптироваться к алгебраической сумме внутрисистемных и внешних влияний, чтобы выражения в квадратных скобках в этой системе приняли значения $C_i = 5$. При этом процесс итераций завершится и будут получены текущие значения всех процессов. Как показывает опыт построения *ABC*-моделей морских экосистем [7, 8], решение системы уравнений (19) достигается уже на первых 3 – 6 итерациях. Поэтому переменные модели успевают адаптироваться к внешним влияниям.

Ограничение пределов роста переменных зависит не только от ресурсных емкостей природной среды по отношению к этим переменным, но также и от действия на них внутрисистемных факторов. Так, например, рост концентрации зоопланктона зависит от наличия всех необходимых для этого ресурсов: фитопланктона, кислорода, химических веществ и других факторов роста. В каждый момент времени один из этих факторов является лимитирующим, так как этот вид ресурсов роста концентрации имеется в минимальном количестве по сравнению с другими ресурсами. Поэтому в модели морской экосистемы должны присутствовать агенты управления, контролирующие динамику ресурсного обеспечения живых организмов и условия прохождения химических реакций [1].

Как правило, агенты управления являются логическими операторами, переключающими функции влияния по предписанным им правилам. Одним из удобных выражений для агента управления может служить формула

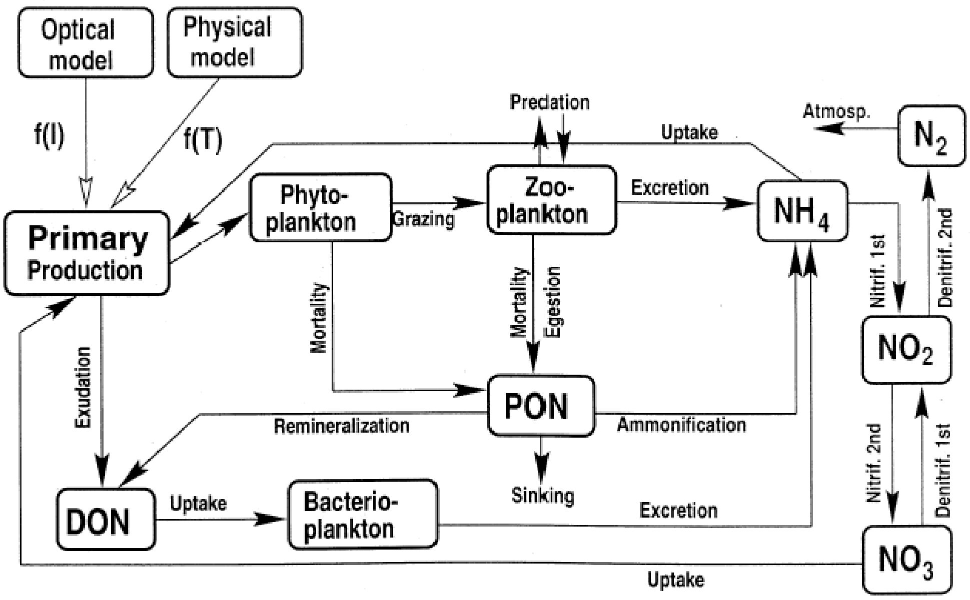
$$AG_{u_i}(u_j) = \sum_{j=1}^{m} IF(u_j = M_{u_i}; a_{u_i/u_j} u_j; 0), \qquad (20)$$

$$M_{u_i} = \arg\min\{u_j\},\ i, j = 1, 2, \ldots, m.$$

Подобные переключения функций источников и стоков в процессе решения уравнений модели экосистемы повышают требования к устойчивости алгоритмов решения. Поэтому устойчивость адаптивных моделей второго порядка, обеспечиваемая отрицательными обратными связями, оказывается весьма полезной при использовании агентов управления ресурсами роста концентраций живых объектов экосистем.

Адаптивный вариант интегральной модели черноморской экосистемы

Для того чтобы проиллюстрировать построение адаптивной модели морской экосистемы, была использована схема причинно-следственных связей между основными биологическими и химическими объектами морской среды. За основу взята биохимическая часть модели черноморской экосистемы из работы [6], которая описывает реакцию гидробионтов, формирующих основную пищевую цепь пелагических рыб в Черном море, на вторжение хищников из семейства медуз. В основу биохимической части модели положены наблюдения за изменениями состояния черноморской экосистемы. Возрастание поступления биогенных элементов со стоком рек в начале 70-х годов, связанное с увеличением применения удобрений в сельском хозяйстве, и быстрый рост популяции медуз *Aurelia aurita* привели к практически непрерывному цветению фитопланктона и существенному сокращению биомассы микро- и мезозоопланктона. Основное цветение происходит в конце зимы – начале весны при поступлении биогенов в поверхностные воды в результате зимнего перемешивания. Два последующих и более длительных периода цветения наблюдаются в конце весны – начале лета и осенью. Цветение фитопланктона весной сопровождается увеличением биомассы мезозоопланктона, приводящего к сокращению биомассы фитопланктона до довольно низких значений. Развитие популяции медуз *Aurelia aurita* сокращает численность зоопланктона. В несколько упрощенном виде модель, приведенная в работе [6], показана на рис. 2.

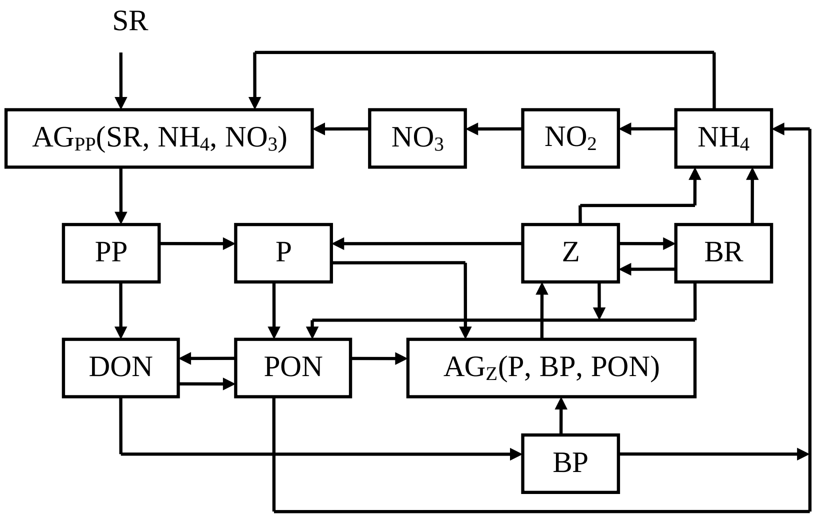


Р и с. 2. Схема причинно-следственных связей между компонентами черноморской экосистемы [6]

Схема причинно-следственных связей (рис. 2) была положена в основу упрощенной интегральной модели черноморской экосистемы, для построения которой использован метод адаптивного баланса влияний. Существенные упрощения были связаны с отказом от использования сложной динамической модели верхнего слоя, которая в работе [6] учитывала влияние турбулентного перемешивания в нем и изменения глубины слоя на формирование первичной продукции. Это влияние было имитировано случайными внешними воздействиями на экосистему. Кроме того, использованные в модели работы [6] функциональные связи между переменными экосистемы были заменены линейными функциями, коэффициенты которых подбирались исходя из общей информации о степени влияний одних процессов на другие.

Для количественного учета потребления зоопланктона всеми живыми объектами экосистемы, расположенными выше него в пищевой цепи, в адаптивную модель введена дополнительная переменная – концентрация биоресурса. В структуру модели включены также два агента ресурсного лимитирования, учитывающие ограничения роста концентраций первичной продукции и зоопланктона ввиду изменения во времени ресурсов их развития.

При построении концептуальной модели экосистемы использованы следующие обозначения концентраций живых объектов и химических веществ: *PP* – первичная продукция, *P* – фитопланктон, *Z* – зоопланктон, *BR* – биоресурс, *DON* – растворенное органическое вещество, *PON* – взвешенное органическое вещество, *BP* – бактериопланктон, NH_4 – аммоний, NO_2 – нитриты, NO_3 – нитраты, *SR* – солнечная радиация. Концептуальная модель экосистемы показана на рис. 3.



Р и с. 3. Концептуальная модель интегральных процессов в черноморской экосистеме

Адаптивная модель построена с помощью системы стандартных уравнений (14) *ABC*-метода в предположении, что ресурсные емкости по всем переменным нормированы на их средние значения, т. е. выполняются условия $C_i = 0{,}5$ и $r_i = 1$. Модель содержала следующие уравнения и выражения для агентов управления в форме (20):

$$\frac{dPP}{dt} = PP\{1-2[PP - AG_{PP}(SR, \mathrm{NH}_4, \mathrm{NO}_3) + a_{PP/P}P - a_{PP/f}\, f_{PP}]\},$$

$$\frac{dP}{dt} = P\{1-2[P - AG_{PP}(SR, \mathrm{NH}_4, \mathrm{NO}_3) + a_{P/PP}PP + a_{P/Z}Z - a_{P/f}\, f_P]\},$$

$$\frac{dDON}{dt} = DON\{1-2[DON - a_{DON/PP}PP + a_{DON/BP}BP -$$
$$- a_{DON/PON}PON - a_{DON/f}\, f_{DON}]\},$$

$$\frac{dPON}{dt} = PON\{1-2[PON - a_{PON/P}P - a_{PON/Z}Z - a_{PON/BR}BR +$$
$$+ a_{PON/DON}DON - a_{PON/f}\, f_{PON}]\},$$

$$\frac{dZ}{dt} = Z\{1-2[Z - AG_Z(P, BP, PON) + a_{Z/BR}BR - a_{Z/f}\, f_Z]\}, \qquad (21)$$

$$\frac{dBR}{dt} = BR\{1-2[BR - a_{BR/Z}Z - a_{BR/f}\, f_{BR}]\},$$

$$\frac{dBP}{dt} = BP\{1-2[BP - a_{BP/DON}DON + a_{BP/Z}Z - a_{BP/f}\, f_{BP}]\},$$

$$\frac{d\mathrm{NH}_4}{dt} = \mathrm{NH}_4\{1-2[\mathrm{NH}_4 - a_{\mathrm{NH}_4/Z}Z - a_{\mathrm{NH}_4/BP}BP - a_{\mathrm{NH}_4/PON}PON - a_{\mathrm{NH}_4/BR}BR +$$
$$+ a_{\mathrm{NH}_4/PP}PP - a_{\mathrm{NH}_4/f}\, f_{\mathrm{NH}_4}]\},$$

$$\frac{d\mathrm{NO}_2}{dt} = \mathrm{NO}_2\{1-2[\mathrm{NO}_2 - a_{\mathrm{NO}_2/\mathrm{NH}_4}\mathrm{NH}_4 - a_{\mathrm{NO}_2/f}\, f_{\mathrm{NO}_2}]\},$$

$$\frac{d\mathrm{NO}_3}{dt} = \mathrm{NO}_3\{1-2[\mathrm{NO}_3 - a_{\mathrm{NO}_3/\mathrm{NO}_2}\mathrm{NO}_2 + a_{\mathrm{NO}_3/PP}PP - a_{\mathrm{NO}_3/f}\, f_{\mathrm{NO}_3}]\},$$

$$AG_{PP}(SR, \mathrm{NH}_4, \mathrm{NO}_3) = IF[SR = M_{PP}; a_{PP/SR}SR; 0] + IF[\mathrm{NH}_4 =$$
$$= M_{PP}; a_{PP/\mathrm{NH}_4}\mathrm{NH}_4; 0] + IF[\mathrm{NO}_3 = M_{PP}; a_{PP/\mathrm{NO}_3}\mathrm{NO}_3; 0],$$

$$M_{PP} = \min\{SR; \mathrm{NH}_4; \mathrm{NO}_3\},$$

$$AG_Z(P, BP, PON) = IF[P = M_Z; a_{Z/P}P; 0] + IF[BP = M_Z; a_{Z/BP}BP; 0] +$$
$$+ IF[PON = M_Z; a_{Z/PON}PON; 0],$$

$$M_Z = \min\{P; BP; PON\}.$$

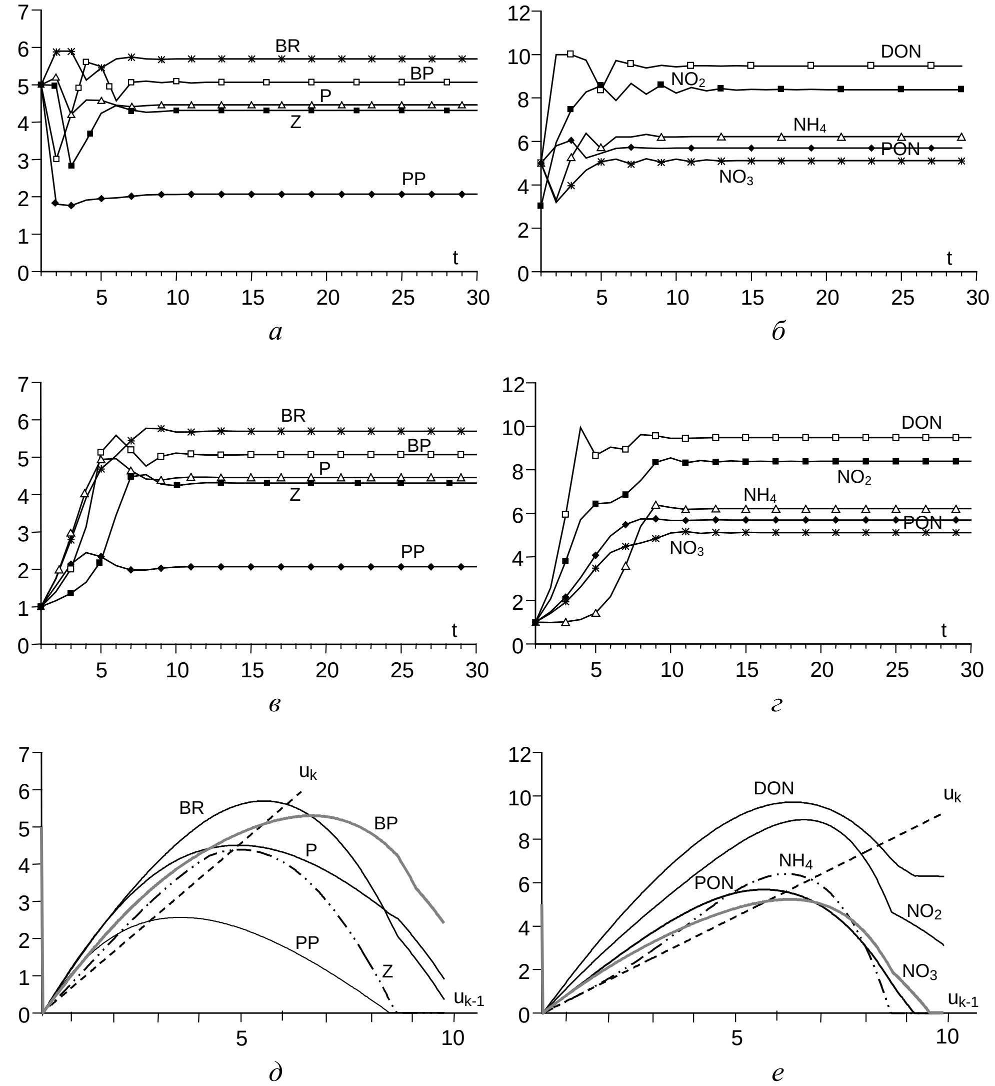
Предлагаемая упрощенная модель (рис. 3) черноморской экосистемы была использована для проверки исходных предположений о влиянии баланса обратных связей на устойчивость решений системы уравнений (21) с учетом логических операторов лимитирования и приложенных к экосистеме случайных внешних воздействий.

Результаты вычислительных экспериментов с адаптивной моделью

С *ABC*-моделью черноморской экосистемы (21) были выполнены имитационные эксперименты для оценки ее чувствительности к внешним влияниям. В качестве внешних влияний использован годовой ход освещенности моря *SR*, а также поступление в исследуемый объем морской среды вследствие динамических процессов нитратов в форме взвешенного органического вещества *PON* и других моделируемых субстанций. Для проведения экспериментов все переменные модели были приведены к безразмерному виду и к общему интервалу изменчивости (0, 10). Стационарное состояние экосистемы было задано путем выбора коэффициентов влияний $a_{MM/NN}$ и установочных параметров f_{MM} (таблица) в уравнениях модели (21). Модель была реализована численно на 365 безразмерных шагов по времени (суток). Процесс перехода решений уравнений модели от различных начальных условий в стационарное состояние демонстрируют графики переменных модели на рис. 4, *а – г*. Как следует из рисунка, благодаря включению всех функций источников и стоков в структуры логистических функций в правых частях уравнений (21) имела место быстрая сходимость решений к равновесным значениям переменных, обусловленная обратными связями второго порядка в уравнениях модели экосистемы. Скорость сходимости практически не зависела от выбора различных начальных условий (рис. 4, *а – г*), что свидетельствует о выполнимости критерия устойчивости решений по Ляпунову.

Коэффициенты влияний в модели экосистемы

$a_{MM/NN}$	*PP*	*P*	*DON*	*PON*	*Z*	*BR*	*BP*	NH_4	NO_2	NO_3	*SR*	f_{MM}
PP	1	0,5	0	0	0	0	0	0,6	0	0,6	0,6	0,4
P	0,3	1	0	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0,4
DON	0,3	0	1	0,4	0	0	0,4	0	0	0	0	0,1
PON	0	0,2	0	1	0,2	0,2	0	0	0	0	0	2
Z	0	1	0	1	1	0,2	1	0	0	0	0	0,1
BR	0	0	0	0	0,4	1	0	0	0	0	0	0,4
BP	0	0	0,4	0	0	0	1	0	0	0	0	0,4
NH_4	0,8	0	0	0,8	0,2	0,2	0,2	1	0	0	0	0,1
NO_2	0	0	0	0	0	0	0	0,4	1	0	0	0,1
NO_3	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0,8	1	0	0,1



Р и с. 4. Результаты взаимной адаптации процессов в экосистеме в отсутствие внешних влияний: *а – г* – сценарии установления стационарного состояния адаптивной модели экосистемы; *д, е* – левые и правые части конечно-разностных аналогов уравнений экосистемы

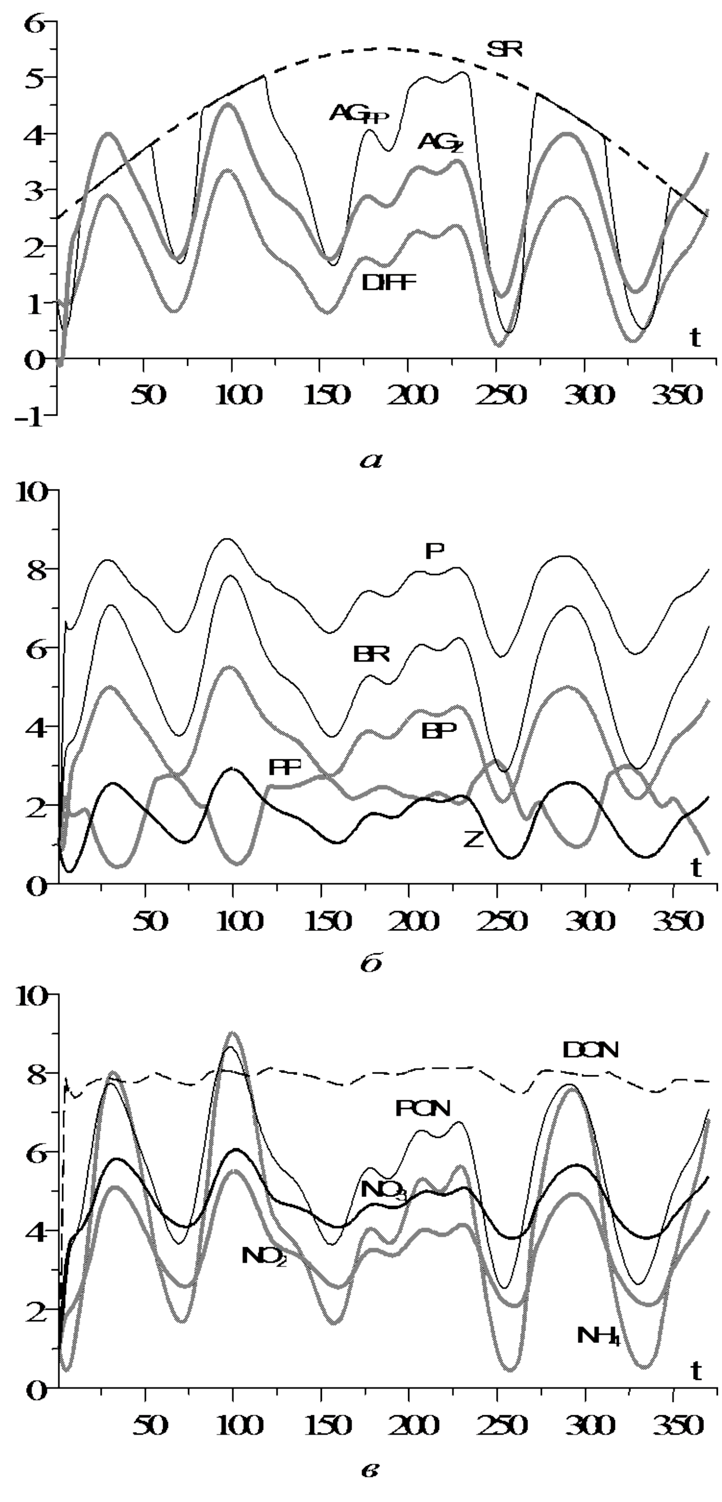
На рис. 4, *д*, *е* приведены графики сходимости вычислительного алгоритма модели экосистемы к устойчивому стационарному решению в отсутствие внешних влияний. Из этих рисунков следует, что сценарии каждого процесса в модели экосистемы имеют единственные (ненулевые) точки пересечения с прямой линией, что свидетельствует о существовании единственного решения уравнений модели, которое не зависит от выбора начальных условий.

Для оценки реакции экосистемы на внешние воздействия в следующем эксперименте в уравнения для фитопланктона и первичной продукции через агент управления $AG_{PP}(SR, \mathrm{NH}_4, \mathrm{NO}_3)$ была добавлена функция $SR = 3\sin 0{,}085\tau + 2{,}5$, которая имитировала годовой ход освещенности. Кроме того, было имитировано изменение концентраций гидробионтов и химических веществ за счет адвекции и диффузии. С этой целью в правые части уравнений добавлены функции вида

$$f_i = 3(2 + \sin 0{,}7\tau - \cos 0{,}3\tau) - \cos(0{,}6\tau + \sin 0{,}3\tau)\sin 0{,}8\tau \cos 0{,}4\tau$$

с коэффициентами, приведенными в таблице. Результаты этого имитационного эксперимента показаны на рис. 5.

На рис. 5, *а* представлены сценарии изменчивости годового хода освещенности *SR* и дополнительного источника внешнего воздействия на экосистему, моделирующего изменения концентраций биологических объектов и химических веществ в морской среде вследствие турбулентной диффузии и переноса течениями. При выбранных значениях коэффициентов внешних влияний (таблица) динамика морской среды оказывала наибольшее воздействие на концентрацию взвешенного органического вещества *PON* и заметно влияла на концентрации биологических объектов. Внешние влияния на концентрации химических компонентов модели были незначительными. Тем не менее их сценарии испытывали заметную изменчивость под действием внутрисистемных связей и агентов управления. Сценарии изменчивости агентов ресурсного лимитирования роста концентраций зоопланктона AG_Z и первичной продукции AG_{PP} приведены на рис. 5, *а*. Наиболее заметна лимитирующая роль агента AG_{PP} в уравнении для первичной продукции, сценарий которого частично совпадает с кривой солнечной радиации *SR*. На рис. 5, *б* показаны сценарии изменчивости концентраций биоресурса *BR*, зоопланктона *Z*, первичной продукции *PP*, фитопланктона *P* и бактериопланктона *BP*; на рис. 5, *в* – сценарии изменчивости концентраций аммония NH_4, взвешенного органического вещества *PON*, нитритов NO_2 и нитратов NO_3, которая происходит в основном под действием внешних влияний *DIFF*. Исключением является сценарий изменчивости растворенного органического вещества *DON*, который демонстрирует слабое изменение ввиду незначительных внутрисистемных и внешних влияний.



Р и с. 5. Сценарии изменчивости процессов в адаптивной модели морской экосистемы, вызванной имитированным влиянием внешних источников: солнечной радиации *SR* и динамики водных масс *DIFF*

Заключение

Использование системных принципов построения адаптивных моделей морских экосистем обеспечивает им такие важные качества, как чувствительность к внешним воздействиям, устойчивость и быстрая сходимость решений уравнений модели к стационарным состояниям. В настоящей работе эти качества адаптивных моделей были продемонстрированы на примере модели морской экосистемы, которая содержит отрицательные обратные связи второго порядка в каждом из уравнений.

Адаптивные модели интегральных процессов в морских экосистемах перспективны для использования в информационных технологиях управления морскими ресурсами. Модели позволяют прогнозировать сценарии временной изменчивости параметров морской экосистемы при различных внешних влияниях, в качестве которых выступают погодные и климатические аномалии, загрязнение морской среды вследствие хозяйственной деятельности, техногенных катастроф и др. Поэтому они составляют основу рационального природопользования. Несмотря на существенные упрощения, связанные с осреднением реальных процессов, имеющих пространственную изменчивость, а также с агрегированием сложных биологических и химических взаимодействий в морских экосистемах, адаптивные модели актуальны для решения прикладных задач. К ним относятся в первую очередь задачи рационального природопользования [8], в которых адаптивные модели экосистем служат для прогнозирования сценариев потребления и воспроизводства морских ресурсов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Тимченко И.Е., Игумнова Е.М., Тимченко И.И.* Системный менеджмент и *АВС*-технологии устойчивого развития. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2000. – 225 с.
2. *Oguz T.* Nonlinear response of Black Sea pelagic fish stocks to over-exploitation // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 2007. – 345. – P. 211 – 228.
3. *Fasham M.J.R., Ducklow H.W., McKelvie S.M.* A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer // J. Mar. Res. – 1990. – 48. – P. 591 – 639.
4. *Forrester J.W.* Principles of Systems. – Cambridge MA: Productivity Press, 1968. – 197 p.
5. *Murray J.D.* Mathematical Biology II: Spatial Models and Biomedical Applications. – Springer, 2003. – 830 p.
6. *Oguz T., Ducklow H.W., Purcell J.E. et al.* Modeling the response of top-down control exerted by gelatinous carnivores on the Black Sea pelagic food web // J. Geophys. Res. – 2001. – 106, № C3. – P. 4543 – 4564.
7. *Иванов В.А., Игумнова Е.М., Латун В.С., Тимченко И.Е.* Модели управления ресурсами прибрежной зоны моря. – Севастополь: НПЦ «ЭКОСИ-Гидрофизика», 2007. – 258 с.

8. *Ivanov V.A., Igumnova E.M., Timchenko I.E.* Coastal Zone Resources Management. – Kyiv: Akademperiodika, 2012. – 304 p.

9. *Мышкис А.Д.* Лекции по высшей математике. – М.: Наука, 1964. – 610 с.

10. *Эльсгольц Л.Э.* Дифференциальные уравнения и вариационное исчисление. – М.: Наука, 1984. – 420 с.

Морской гидрофизический институт НАН Украины,
Севастополь

Материал поступил
в редакцию 09.10.12
После доработки 22.10.12

АНОТАЦІЯ Розглянуто способи взаємної адаптації змінних, які описують процеси в моделях морських екосистем, за допомогою зворотних зв'язків між ними та їх похідними за часом. Показано, що використання негативних зворотних зв'язків другого порядку гарантує стійкість і швидку збіжність ітераційних процесів розв'язання рівнянь моделей. На прикладі спрощеної моделі чорноморської екосистеми побудовано сценарії процесів, адаптованих до внутрішньосистемних і зовнішніх впливів. Робиться висновок про доцільність включення функцій джерел і стоків у структури логістичних функцій, які застосовуються в моделях морських екосистем, побудованих методом адаптивного балансу впливів.

Ключові слова: *ABC*-метод, адаптивні моделі, зворотні зв'язки.

ABSTRACT Methods of mutual adaptation of the variables describing the processes in marine ecosystem models by feedbacks between them and their time derivatives, are considered. It is shown that application of negative feedbacks of the second order ensures stability and rapid convergence of iterative processes in solving the model equations. The simplified model of the Black Sea ecosystem is used as an example for constructing scenarios of the processes adapted to intra-system and external effects. It is concluded that insertion of the sources' and sinks' functions in the structures of logistics functions used in the marine ecosystems' models constructed by the method of adaptive balance of courses is expedient.

Keywords: ABC-method, adaptive models, feedbacks.