

## МАЛЫЕ ПАРАМЕТРЫ И РЕДУЦИРОВАННЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ

В.В. Селютин

Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону

vvs1812@gmail.com

**Аннотация.** Экологические системы характеризуются широким спектром скоростей трансформации компонентов и подверженностью влиянию экзогенных ритмов различной частоты. Поэтому при построении детализированных имитационных моделей высокой размерности имеются трудности их численного решения, сложности идентификации и верификации. Кроме того, многомерные модели малоприменимы для теоретико-экологических исследований. В то же время, наличие значительно различающихся пространственно-временных масштабов позволяет воспользоваться идеями, лежащими в основе асимптотических методов теории дифференциальных уравнений, и осуществить редукцию или декомпозицию детализированной исходной системы. Обобщённая компартментальная модель является адекватным математическим представлением продукционных систем, описывающих биотический круговорот вещества и поток энергии в слабопроточных водоёмах. В статье показано, что выделяя малые параметры и производя асимптотическую декомпозицию исходной модели, можно свести её к системе редуцированных моделей, соответствующих макроструктуре водных экологических систем. Данная макроструктура включает 4 блока (подсистемы). Центральную роль играет первичный круговорот, в ходе которого создаётся первичная продукция и происходит деструкция органического вещества. В ходе медленного круговорота формируется общий ресурс биогенных веществ в водоёме. Вторичный круговорот включает высшие трофические уровни (консументов). Внешний круговорот создаётся притоком и оттоком вещества в результате внешнего водообмена. Полученная в итоге иерархическая структура предполагает регулирование пищевых сетей снизу-вверх (bottom-up). Такой механизм регуляции обеспечивает устойчивость и живучесть экосистем.

**Ключевые слова:** математическое моделирование, водные экосистемы, круговорот вещества, малые параметры, асимптотическая декомпозиция, макроструктура.

Особенностью экологических систем является наличие широкого спектра скоростей трансформации компонентов и подверженность влиянию экзогенных ритмов различной частоты. Поэтому при попытке приблизиться к достаточно детальному воспроизведению экодинамики в рамках портретных (имитационных) моделей, что сопряжено с высокой размерностью вектора состояния точечных моделей и, тем более, моделей с пространственной структурой, неизбежно возникают проблемы жёсткости численного решения, сложности идентификации и верификации. Кроме того, многомерные модели малоприменимы для теоретико-экологических исследований. В то же время, наличие значительно различающихся пространственно-временных масштабов позволяет воспользоваться идеями, лежащими в основе асимптотических методов теории дифференциальных уравнений, и осуществить редукцию или декомпозицию детализированной исходной системы.

В силу того, что малые безразмерные параметры, указывающие на ослабленные связи или воздействия, могут конструироваться различными способами, по-разному может осуществляться и асимптотическая декомпозиция.

Отдельного упоминания заслуживает понятие «малости» параметра. При существовании соответ-

ствующих асимптотических разложений по параметру оценка погрешности обычно даётся выражением, где  $n$  – число оставленных членов ряда.

В экологических исследованиях вполне приемлемой является 15–25 % погрешность, а порой и выше. Это означает, что при, как правило, достаточно ограничиться нулевым приближением при  $\epsilon \rightarrow 0$  – первым приближением, а при  $\epsilon \rightarrow 0$  – вторым приближением.

Таким образом, планка «малости» в экологии довольно высока, что подразумевает широкое использование различного рода огрублений, которые могут быть интерпретированы как нулевые приближения.

Адекватное математическое описание продукционных систем, описывающих биологический круговорот вещества и поток энергии в слабопроточных водоёмах, может быть сделано с помощью обобщённой компартментальной модели

$$dx/dt = (P - P^T)x + u - v, \quad (1)$$

где  $x \in R_+^n$  – вектор состояния, представляющий собой концентрации (запасы) организмов и веществ, выраженные в единицах вещественного или энергетического эквивалента (азота, фосфора, органического углерода);

$P = (p_{ij}) - (n \times n)$  – матрица элементарных потоков между компартментами,  $p_{ij} \geq 0$ ;  $u, v$  – векторы вход-

ных ( $u_{ij} \geq 0$ ) и выходящих ( $v_i \geq 0$ ) обменных потоков с внешней средой;  $e$  – единичный вектор-столбец;  $T$  – символ транспонирования.

Основным допущением модели (1) является предположение аддитивности потоков, формирующих продукцию рассматриваемых звеньев экосистемы:

$$p_i = \sum_j p_{ij}, \quad (2)$$

Система (1) служит формальной основой большинства имитационных моделей экосистем и, в зависимости от интерпретации элементарных потоков  $p_{ij}$ , выбора вектора состояния и единиц измерения, имеет множество модификаций.

Сравним относительные среднегодовые величины потоков  $p_{ij}$ ,  $p_{ji}$ ,  $u_i$ ,  $v_i$ , входящих в каждое уравнение системы (1), пользуясь материалами натурных наблюдений за конкретными водоёмами. Такое сравнение можно провести, в частности, с помощью обобщённого биотического баланса [1].

Имеет место следующая закономерность: если пренебречь потоками, не дающими заметного вклада по отдельности в приходную и расходную части уравнений, то есть:

$$P + u \rightarrow P^* + u^*, P^T + v \rightarrow P^{T*} + v^*, \quad (3)$$

$$\frac{dx}{dt} = (P^* - P^{T*})e + u^* - v^*,$$

где значком  $*$  обозначена операция частичного обнуления,  $P^{T*} \neq P^{T^T}$ , то система (3) становится разложимой (*reducible*) и распадается на три блока.

В первом блоке происходит трансформация основной части потока вещества и энергии, проходящего через экосистему (70–80 %). Его компоненты, входящие в вектор  $x$ , – минеральные формы биогенных элементов ( $x_1$ ), лабильное органическое вещество (ЛОВ), ( $x_2$ ), фитопланктон ( $x_3$ ) и микроредуценты – бактериопланктон и простейшие ( $x_4$ ).

Второй блок представляет собой группу трудноокисляемых органических соединений (ТОВ), образующихся при деструкции неживого органического вещества (ОВ). Помимо внутриводоёмных процессов биохимического окисления, с речным стоком в водоёмы поступает терригенный водный гумус. Обозначим концентрацию водного гумуса  $y$ .

Третий блок включает в себя высшие трофические уровни – мирный зоопланктон, хищный зоопланктон, рыб. Обозначим вектор состояния этого блока  $z$ .

Взаимодействие между блоками модели (3) осуществляется по схеме:  $3 \leftarrow 1 \rightarrow 2 \Leftrightarrow$  внешняя среда.

Дадим ниже формальное обоснование процедуры декомпозиции модели круговорота.

С несущественными упрощениями модель (1) может быть приведена к слабоструктурированной

форме, отражающей выявленные особенности взаимодействия блоков между собой и с окружающей средой и служащей отправным пунктом дальнейшего анализа

$$\frac{dx}{dt} = \frac{f_x(x; \omega_0 t, \omega_1 t)}{T_x} + \frac{f_{xy}(x, y; \omega_0 t, \omega_1 t)}{T_y} + \frac{f_{xz}(x, z; \omega_0 t, \omega_1 t)}{T_z} + \frac{h_x(x; \omega_1 t)}{T_w} \quad (4)$$

$$\frac{dy}{dt} = \frac{f_{yx}(x, y; \omega_0 t, \omega_1 t)}{T_y} + \frac{h_y(y; \omega_1 t)}{T_w} \quad (5)$$

$$\frac{dz}{dt} = \frac{f_{zx}(x, z; \omega_0 t, \omega_1 t)}{T_z} \quad (6)$$

где  $T_x \sim 2-10$  сут. – характерное время оборачиваемости компонентов 1-го блока ( $T_x \sim 1/k_x$ ,  $k_x$  – скорости отмирания и минерализации ЛОВ);  $T_x \sim 10^2-10^4$  сут. – характерное время оборачиваемости ТОВ ( $T_y \sim 1/k_y \sim T_x/\eta$ ,  $k_y$  – скорость минерализации ТОВ,  $\eta$  – доля ТОВ в синтезируемом ОВ,  $\eta < 1$ );  $T_z \sim 20-10^3$  сут. – характерное время оборачиваемости биомассы популяций консументов ( $T_z \sim 1/k_z \sim T_x/\delta$ ,  $k_z$  – показатель смертности,  $\delta$  – потребляемая доля продукции  $x_2, x_3, x_4$ ,  $\delta < 0.15$ );  $T_w \sim 10^2-10^4$  сут. – характерное время внешнего обмена вещества в озёрах и водохранилищах ( $T_w \sim Q/\Sigma v \sim Q/\Sigma u$ ,  $Q$  – общий запас вещества в водоёме,  $\Sigma u$  – общее поступление,  $\Sigma v$  – вынос и захоронение вещества в донных отложениях);  $T_0 = 1/(2\pi)$  сут. – характерное время суточного фотопериодизма ( $T_0 = 1/\omega_0$ );  $T_1 = 1/(365\pi)$  сут. – характерное время годового цикла ( $T_1 = 1/\omega_1$ );  $f_x, f_{xy}, f_{xz}, f_{yx}, f_{zx}$  – функции, описывающие внутренние потоки, порядка  $O(1)$ ,  $h_x, h_y$  – функции внешнего обмена, порядка  $O(1)$ .

Примем за единицу масштаба характерное время  $T_x$ , а в качестве меры малости показатель  $\varepsilon \sim 0.1-0.2$ . Тогда можно ввести следующие безразмерные малые параметры:

$$\mu_0 = T_0/T_x \sim \varepsilon^2, \quad \mu_y = T_x/T_y \sim \varepsilon - \varepsilon^3, \quad (6)$$

$$\mu_z = T_x/T_z \sim \varepsilon, \quad \mu_1 = T_x/T_1 \sim \varepsilon, \quad \mu_w = T_x/T_w \sim \varepsilon -$$

Перейдем к безразмерному времени  $\tau = t/T_x$ ; тогда  $\tau_0 = \tau/\varepsilon$  – это «быстрое» время,  $\tau_1 = \varepsilon\tau$  – «медленное» время и (5.2)–(5.4) могут быть переписаны в виде

$$\frac{dx}{d\tau} = f_x(x; \tau_0, \tau_1) + \varepsilon f_{xy}(x, y; \tau_0, \tau_1) + \varepsilon f_{xz}(x, z; \tau_0, \tau_1) + \varepsilon h_x(x; \tau_1), \quad (7)$$

$$\frac{dy}{d\tau_1} = f_{yx}(x, y; \tau_0, \tau_1) + h_y(y; \tau_1), \quad (8)$$

$$\frac{dz}{d\tau_1} = f_{zx}(x, z; \tau_0, \tau_1). \quad (9)$$

Усредним (7)–(9) по высокой частоте («быстрому» времени)  $\tau_0$  и выпишем систему нулевого приближения для  $x$ :

$$\frac{dx_0}{d\tau} = \bar{f}_x(x_0, \tau_1). \quad (10)$$

Система (10) по форме аналогична (1) при  $u = v = 0$ ; следовательно, она замкнута по веществу. Это означает, что система (10) вырождена и существует первый интеграл

$$\sum x_i = q, \quad (11)$$

где  $q$  – запас вещества, участвующий в круговороте в 1-м блоке. Чтобы найти  $q$ , просуммируем уравнения, входящие в (7), переходя одновременно к  $\tau_1$  и пренебрегая зависимостью от  $z$  в силу  $\sum z_i \ll q$ :

$$\frac{dq}{d\tau_1} = f_q(x, y; \tau_0, \tau_1) + h_q(x; \tau_1). \quad (12)$$

Качественное исследование при достаточно общих предположениях относительно функции  $\bar{f}_x$  показывает, что (10) имеет единственное устойчивое положительное решение, для нахождения которого можно использовать принцип «замороженных» коэффициентов, полагая  $q, \tau_1$  параметрами.

В установившемся (квазистационарном) режиме

$$x_0 = \varphi(q; \tau_1). \quad (13)$$

Подставляя (13) в (12) и усредняя по  $\tau_0$ , получаем модель «медленных» переменных:

$$\frac{dq}{d\tau_1} = \bar{f}_q(\varphi(q, \tau_1), y; \tau_0, \tau_1) + h_q(\varphi(q, \tau_1); \tau_1), \quad (14)$$

$$\frac{dy}{d\tau_1} = \bar{f}_{yx}(\varphi(q, \tau_1), y; \tau_0, \tau_1) + h_y(\varphi(q, \tau_1); \tau_1), \quad (15)$$

из которой определяются  $q(\tau_1)$  и  $y(\tau_1)$ .

Окончательно вычисляется

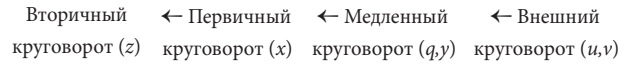
$$x_0(\tau_1) = \varphi(q(\tau_1); \tau_1), \quad (16)$$

и, подставляя (16) в (9), находим  $z(\tau_1)$ .

Подсистему (10), образующую центральный блок

( $x$ ), назовём первичным круговоротом. Подсистема (14)–(15) описывает медленный круговорот. Уравнения (9), составляющие блок консументов ( $z$ ), назовём вторичным круговоротом.

Итак, в результате процедуры асимптотической декомпозиции получена система редуцированных моделей, соответствующая макроструктуре круговорота вещества в слабопроточной водной экосистеме:



Заметим, что полученная в результате иерархическая структура предполагает регулирование пищевых сетей снизу-вверх (*bottom-up*). Такой механизм регуляции обеспечивает устойчивость и живучесть экосистем. Существует альтернативная концепция регуляции сверху вниз (*top-down*) по типу «хищник-жертва», а также более общая концепция пищевых взаимодействий – трофический каскад. Исходя из вышеизложенного, наиболее реалистичной представляется такая схема, когда в водных экосистемах на нижних трофических уровнях осуществляется ресурсное регулирование, в частности, за счёт первичной продукции фитопланктона и высшей водной растительности (*bottom-up*), а по мере продвижения к вершине трофической пирамиды возрастает роль хищников (*top-down*). Наличие механизма регуляции *top-down* является теоретической основой для осуществления биоманипуляций и биологического контроля. Описание, сопоставление и критический анализ современных концепций трофического регулирования в водных и наземных экосистемах на базе обширного фактического материала различных авторов представлены в [2].

*Работа выполнена в рамках базовой части государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ по теме: «Фундаментальные и прикладные задачи математического моделирования» № 1.5169.2017/8.9*

### Список литературы

1. Домбровский Ю.А., Ильичёв В.Г., Селютин В.В., Сурков Ф.А. Теоретические и прикладные аспекты моделирования первичной продуктивности водоёмов. Ростов-на-Дону. Изд-во РГУ, 1990. 176 с.
2. Hanley T.C., La Pierre K.J., eds. Trophic Ecology: Bottom-Up and Top-Down Interactions across Aquatic and Terrestrial Systems. Cambridge University Press, 2015. 426 p.

## SMALL PARAMETERS AND REDUCED ECOLOGICAL MODELS

---

**V.V. Selyutin**

Southern Federal University, Rostov-on-Don, Russia

vvs1812@gmail.com

---

Abstract Ecological systems are characterized by a wide range of transformation rates of their components and the influence of exogenous rhythms of various frequencies. Therefore, when constructing detailed simulation models of high dimensionality, there are difficulties in their numerical solution, identification and verification. In addition, multidimensional models are unsuitable for theoretical–ecological studies. At the same time, the presence of significantly differing space-time scales makes it possible to use the ideas underlying the asymptotic methods of the theory of differential equations, and to reduce or decompose a detailed primary system. The generalized compartmental model is an adequate mathematical representation of production systems describing the biotical turnover of matter and the flow of energy in low-flowing aquatic systems. The article shows that by selecting small parameters and performing the asymptotic decomposition of this model, you can transform it as a system of reduced models corresponding to the macrostructure of the aquatic ecological systems. This macrostructure includes 4 blocks (subsystems). The leading role is played by the primary turnover, which produces primary production and where the destruction of organic matter takes place. During the slow turnover, a common resource of nutrients in the reservoir is formed. The secondary turnover includes higher trophic levels (consuments). The external turnover is created by the inflow and outflow of matter as a result of external water exchange. The resulting hierarchical structure involves bottom-up regulation of food webs. Such a regulatory mechanism ensures the sustainability and survivability of ecosystems.

**Keywords:** mathematical modelling, aquatic ecosystems, turnover of matter, small parameters, asymptotic decomposition, macrostructure.

### References:

1. *Dombrovsky Yu.A., Ilyichev V.G., Selyutin V.V., Surkov F.A.* Teoreticheskiye i prikladnyye aspekty modelirovaniya pervichnoy produktivnosti vodoyomov [Theoretical and applied aspects of modeling the primary productivity of aquatic systems]. Rostov-on-Don. Publishing house of RSU, 1990. 176 p. (In Russian)
2. *Hanley T.C., La Pierre K.J.*, eds. *Trophic Ecology: Bottom-Up and Top-Down Interactions across Aquatic and Terrestrial Systems*. Cambridge University Press, 2015. 426 p.