

# МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ В ЭКОЛОГИИ. РОЛЬ КРИТИЧЕСКИХ РЕЖИМОВ

А. М. МОЛЧАНОВ

## ВВЕДЕНИЕ

Экология — одна из наиболее сложных биологических дисциплин. Экосистемы едва ли не самые трудные для изучения системы из всех, с которыми приходится иметь дело в науке. Сама постановка вопроса об изучении экосистем стала возможной только в XX в. Уже это достаточно выразительно характеризует объемность проблемы.

В любую экосистему входят как биотические, так и косные (абиотические) элементы. Поэтому изучение экосистем невозможно без самого прямого участия наук геологического и географического цикла (при описании и изучении геологических, ландшафтных, гидрографических и климатических характеристик). Методы химии и физики абсолютно необходимы (но, к сожалению, совершенно недостаточны) при изучении составных элементов косной компоненты экосистемы. Суть и содержание экосистемы — живые существа, растения и микроорганизмы — предмет изучения всего комплекса наук биологического цикла.

При изучении экосистем невозможно обойтись и без социально-экономических наук, ибо основная цель экологии — использование биосферы для нужд человечества. Стоит, видимо, добавить — для человечества, поднимающегося над чисто эгоистическим «использованием» и вырастающего до понимания своей роли хранителя биосферы. Непросто взаимодействие экосистем с быстро развивающейся техникой, остро нуждающейся в разнообразных типах сырья, которое она черпает в экосистемах. С другой стороны, уже становится «противоположным общим местом» мысль об опасности необратимого загрязнения окружающей среды.

Науки математического цикла также должны найти свое место в этой важной проблеме. Можно указать, например, на статистические методы при количественных оценках структуры экосистем, на системный подход при описании и классификации многообразных внешних и внутренних связей экосистем и на более традиционные аспекты изучения изменения систем во времени как в эволюционном плане, так и в плане сукцессионном (возрастном).

Этот беглый перечень наглядно демонстрирует всю громадность проблемы. Возникает даже невольное сомнение: а готова ли сегодняшняя наука, состоящая из весьма разобщенных разделов,

к решению подобных комплексных проблем? На это можно сказать только одно: вопрос поставлен самой жизнью, и стихийное его решение дорого обойдется и человечеству, и биосфере. Наиболее правильна, по-видимому, постановка вопроса о выделении самых острых, животрепещущих проблем.

## ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИЧЕСКИХ ОБЪЕКТОВ

Правильное выделение главных направлений исследования и моделирования требует четкого понимания специфических особенностей биологических систем. Очень обобщенно можно указать на четыре важнейшие особенности живого: 1) сложность внутреннего строения каждой отдельной особи; 2) полифакторность внешней среды (условий жизнедеятельности); 3) незамкнутость (проточность) как в энергетическом, так и в структурном или информационном смысле; 4) существенная нелинейность — огромный диапазон внешних характеристик, при которых сохраняется жизнеспособность систем. Приведем несколько замечаний по каждому из этих разделов.

**1. Сложность внутреннего строения.** Этот раздел можно было бы — при желании — озаглавить иначе: «Уважение к биологическому объекту». Сколько-нибудь полное описание даже простейшего биологического объекта требует всей суммы знаний, накопленных в «предбиологическом» естествознании. Поясним простым примером эту мысль. В популярной литературе всегда приводят пример колеса, когда хотят похвалить самолюбие человечества и показать, что биология «до колеса не додумалась». Но если понимать под «принципом колеса» идею замены трения скольжения трением качения, то любые шагающие, прыгающие и бегающие животные реализуют этот принцип намного более гибко, чем неудобное и громоздкое техническое сооружение, именуемое колесом. Если же поставить вопрос более глубоко — о циклических процессах преобразования энергии, то биология «придумала» совершенно великолепный принцип «химического колеса» — преобразование химической энергии в механическую во всех процессах мышечного сокращения. О таком преобразователе в технике можно пока только мечтать.

С чисто математической точки зрения сложность строения системы означает, что описание ее или задание ее состояния требует задания многих чисел. На математическом языке это можно сформулировать так: *фазовое пространство биологической системы многомерно.*

**2. Полифакторность внешней среды.** Биологические объекты сложны не только внутренне. Они функционируют в сложной, нередко быстро меняющейся среде. Более того, есть серьезные основания думать, что сама сложность их строения носит «компенсаторный» характер. Они именно потому и сложны, чтобы в ответ на любое воздействие среды развить внешнюю защитную реакцию

Таким образом, чтобы сохранить максимально неизменной свою внутреннюю структуру. Особенно тщательно оберегается, конечно, генная, наследственная структура. Можно сказать, что сегодняшняя сложность биологической особи — это запасенный впрок «опыт общения со средой» ее «мамы», «бабушки» и «прапра...бабушки».

*Математическое следствие:* математическая модель биологической системы должна содержать много параметров (непрерывных и дискретных), задающих сложную среду, в которой функционирует изучаемая система.

**3. Незамкнутость.** Биологические системы никогда не бывают замкнутыми энергетически — это знают сейчас даже школьники. Существуют, однако, и более тонкие аспекты этого важного свойства. Так, например, у большинства высших растений орган фотосинтеза — это лист. Но в средней полосе деревья на зиму сбрасывают листву, которая становится частью среды. Еще более сложно взаимодействие со средой у насекомых, проходящих, например, стадии гусеницы и куколки. Эту особенность живого можно назвать «морфологической, структурной проточностью», или незамкнутостью. Почти очевидны примеры информационной проточности, скажем «химическое общение» у социальных насекомых. Но отсюда вытекает принципиальный (хотя и грустный для математика-«модельера») вывод: *необходимо совместное моделирование как биологической системы, так и среды ее функционирования.*

**4. Существенная нелинейность.** Диапазон изменения условий, в которых нормально работают биологические системы (например, органы зрения и слуха), значительно больше диапазона, к примеру, амплитуд и частот физических приборов или технических устройств. Во многих физических теориях вполне эффективно линейное приближение, описывающее малые отклонения от положения равновесия. Учет квадратичных поправок обычно существенно повышает точность модели. Необходимость введения нелинейности более высокого порядка нечасто встречается в «предбиологическом» естествознании.

Совсем иное положение в биологии. Там невозможно ограничиться даже сколь угодно высокими степенями. Нелинейность в биологии имеет *экспоненциальный характер*. Наиболее ясным выражением этого является физиологический «закон Вебера — Фехнера», устанавливающий логарифмическую зависимость реакции от воздействия. *Эволюционный смысл столь мощной нелинейности вполне понятен: надо услышать шорох ползущей змеи и не ослепнуть при близкой вспышке молнии.* Те биологические системы, которые не смогли охватить громадный диапазон жизненно значимых воздействий среды, попросту вымерли, не выдержав борьбы за существование. На их могилах можно было бы написать: «Они были слишком линейны для этого мира». *Но такая же судьба ожидает и математические модели, не учитывающие этой важной особенности жизни.*

## СЛОЖНЫЕ ПРЕДБИОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ. ГРАНИЦЫ ВОЗМОЖНОСТЕЙ ВЫЧИСЛИТЕЛЬНОЙ ТЕХНИКИ

В естествознании существуют объекты, для которых построены достаточно полные математические модели. Так, например, небесная механика предсказывает движение планет со всей точностью, на которую способны современные средства наблюдения. В этом смысле можно говорить о точной модели явления. Другой крайний случай — квантовая механика, описывающая структуру атома. В принципе нет оснований сомневаться, что уравнение Шредингера описывает поведение молекул с весьма высокой точностью. Это во всяком случае должно быть справедливо для небольших молекул, таких, например, как бензольное кольцо  $C_6H_6$ .

На этом примере можно наглядно продемонстрировать границы возможностей вычислительной техники. Попытаемся (мысленно) просчитать на ЭВМ простейшую квантовомеханическую модель бензола — уравнение Шредингера для 24 электронов. Мы берем только по четыре валентных электрона на каждый из шести атомов углерода, откидывая внутренние (спаренные электроны) и пренебрегая движением ядер. Даже при таком упрощении возникает уравнение в частных производных для  $\psi$ -функции, зависящей от 72 переменных ( $24 \times 3$ ). Применяя стандартные вычислительные методы, используем разностную схему, взяв только лишь десять точек (а это очень мало, надо бы сто) по каждой из переменных. Всего у нас получится внушительное число точек:  $N = 10^{72}$ .

Чтобы оценить всю громадность этого числа, заметим, что современные ЭВМ способны производить не более миллиарда ( $n = 10^9$ ) операций в секунду. Если предположить, что инженерам удастся повысить мощность ЭВМ еще в миллиард раз, то  $n = 10^{18}$  операций в секунду. Даже и в этом (ныне совершенно фантастическом) предположении потребуется время  $T = 10^{54}$  сек, невообразимо превышающее время существования Земли  $T_0$ :  $T \gg T_0 = 5 \cdot 10^9$  лет  $= 1,5 \cdot 10^{17}$  сек, для того только, чтобы сделать единственный шаг по расчету бензольного кольца прямым методом.

### ТОЧНЫЕ, ПРИБЛИЖЕННЫЕ И ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ МОДЕЛИ

Технически прямой просчет точной модели какого-нибудь явления неосуществим, конечно, не только в биологии, но здесь это случается особенно часто. Это ни в малейшей степени не означает бесполезности точных моделей. Но это предполагает необходимость тесного взаимодействия с чистой и прикладной математикой. Хорошо отработанная приближенная модель нередко радикально уменьшает объем вычислительной работы. Так, например, квантовая химия есть не что иное, как приближенный метод решения уравнения Шредингера для молекул. Квантовая химия позволяет вычислить важные (обычно энергетические) характеристики не

слишком сложных, но достаточно типичных молекул и активных групп. Хотя мы и не можем найти решение точной квантовомеханической задачи, но знание точного уравнения Шредингера дает возможность оценить теоретически точность приближенного решения.

Точная, пусть даже крайне сложная математическая модель явления позволяет строить приближенные модели, отвечающие на частные вопросы. Происходит своеобразная «эмаксипация» теории от эксперимента. Решающее слово остается, разумеется, за экспериментом. Но «Его Величеству Эксперименту» предоставляется возможность дать однозначный, «незамутненный» ответ. Справедливость квантовой механики, например, не нужно проверять на молекулах. Проверка теории идет на элементарном объекте (в данном случае на атоме), и притом достаточно простыми и точными экспериментами.

*Мораль для математика: частные и предельные случаи теории важны не только сами по себе, но и как способ экспериментальной проверки полной, точной модели.*

### ВОЗМОЖНА ЛИ АКСИОМАТИКА БИОЛОГИИ

До последнего времени развитие математики стимулировали главным образом запросы механики, физики и техники. Возникла даже метафора «точное естествознание». Именно в рамках этого сравнительно узкого цикла дисциплин сформировался аксиоматический идеал построения науки. Суть идеала — установление (пусть даже экспериментальное) основных постулатов, но затем строго логическое построение всей остальной теории. Этот идеал буквально выстрадан всей историей становления естествознания как общественной и духовной силы. Привлекательность его очевидна. Тщательному уточнению и скрупулезной экспериментальной проверке подлежит лишь сравнительно небольшой набор постулатов. Следствия из них (модели частных явлений, как сейчас принято говорить) автоматически улучшаются по мере уточнения постулатов.

В наиболее прозрачной, классической форме этот идеал реализован в эллинской (Евклидовой) геометрии. Значительно сложнее аксиоматическая структура следующего крупного этапа научной мысли — небесной механики. В ней роль аксиом играют уравнения движения, опирающиеся на закон всемирного тяготения. Далеко не все следствия легко обозримы. Так, например, «проблема трех тел» до сих пор не имеет удовлетворительного решения, хотя любое частное движение нетрудно найти современными вычислительными средствами.

Еще сложнее аксиоматика квантовой механики. Ее основной постулат — уравнение Шредингера — является уравнением в частных производных. Оно допускает точное решение только в простейших (хотя и важнейших) частных случаях. Чисто вычислитель-

ные подходы, как уже было сказано, чрезвычайно трудоемки и пока нереальны.

Все это, по-видимому, показывает, что аксиоматический идеал характерен, к сожалению, для «предбиологического» естествознания. Однако этот грустный вывод относится только к биологии в целом. *Совершенно несомненно, что ее значительные отрасли (и притом совсем не обязательно близкие к ее нынешнему подразделению на частные дисциплины) не только могут, но и должны быть построены именно по аксиоматическому идеалу.* Ниже приводятся некоторые соображения в пользу этой точки зрения.

### «ИЕРАРХИЯ» И МАЛЫЙ ПАРАМЕТР

В прошлом веке была создана клеточная теория строения животных и растений. Это, вероятно, наиболее трудный и принципиальный шаг к «атомизму» в биологии, исторический сдвиг в понимании иерархичности, дискретности, «некисельности» форм существования жизни. Популяция состоит из организмов. Организм состоит из клеток. При всем глубочайшем различии между популяцией и организмом они имеют и глубокое сходство, позволяющее употребить оба раза один и тот же глагол «состоит». Клетки органа (или ткани), конечно, взаимодействуют друг с другом. Однако эта связь значительно слабее внутриклеточных связей. Относительная слабость межклеточных связей эффективно используется в эксперименте. Исследователь подбирает внешние воздействия (механические, химические или физические) настолько сильными, чтобы они могли вызвать распад ткани на отдельные клетки. Замечательно, что экспериментатор может этого добиться, сохранив полностью неповрежденными структуры и функции каждой отдельной клетки.

Отношение величины (неважно, чего именно — силы или кислотности, напряжения или температуры) воздействия «разъединяющего» к величине «разрушающего» воздействия есть, как говорят в математике, «безразмерный малый параметр»  $\epsilon$ . Подобные малые параметры характеризуют количественно меру индивидуальности клетки в ткани. Обобщение этой идеи «вверх и наружу» — к биогеоценозам и биосфере, а также «вниз и внутрь» — к клеточным органеллам и макромолекулам очевидно. *Невозможно переоценить значение этой замечательной особенности живого для эффективности математических методов в биологии.*

### СОСЕДНИЕ УРОВНИ

Математика имеет дело с той же реальностью, что и все остальное естествознание. Отличаются, однако, методы, подход, точка зрения. Математика чаще изучает связи, отношения, аналогии явлений, нежели их фактическое воплощение, реализацию. Неизбежен, конечно, проигрыш в конкретности. Но он с избыт-

ком (а только такие темы и стоят труда) компенсируется выигрышем в общности и количестве приложений. Ихтиолог, например, прогнозирующий численность некоторого вида рыб, работает обычно на уровне популяционном, не «опускаясь» до молекулярного, но и не «поднимаясь» до биосферного уровня. Эта возможность не учитывать соседние (вверх и вниз) уровни имеет общий характер и тесно связана с идеей малого параметра, точнее, двух малых параметров, причем эти параметры приобретают иную — кинетическую, временную — интерпретацию.

Среду можно считать почти постоянной: она меняется весьма медленно в масштабах времен и расстояний, характерных для изучаемого объекта. Это и есть иное — кинетическое — обличье малого параметра, меры индивидуальности. Внутреннюю среду объекта также можно считать постоянной, точнее, зависящей только от существенных переменных, описывающих изучаемый объект. Однако причина в некотором смысле противоположна. Субъединицы (например, особи в популяции или клетки в особи) двигаются, изменяются, колеблются столь быстро, что имеют значения только средние значения этих быстрых переменных. Наиболее глубокое выражение эта идея находит в известной теореме А. Н. Тихонова об уравнениях с малым параметром при старшей производной. Впрочем, ее частные приложения формулировались, по-видимому, и независимо: например, «метод стационарных концентраций» в химической кинетике.

Стоит ли «ломиться в открытую дверь» и «доказывать математически» возможность исследований в пределах одного уровня? Разумеется, не стоило бы, если бы не два обстоятельства. *Во-первых, невозможно оставаться в рамках одного уровня, нужно знать границы применимости «одноуровневой» схемы.* Нельзя, например, понять закономерности важнейших миграционных явлений только на популяционном уровне без физиологического (и даже биохимического) анализа стрессовых факторов. *Математика помогает понять общую причину «прорыва» соседнего уровня — потерю устойчивости изучаемой системой.* *Во-вторых, математические аналогии позволяют иногда смоделировать изучаемое явление на другом (более доступном эксперименту) уровне.* Уже одно упоминание о «лавинном» характере некоторых миграционных процессов есть указание на возможную физическую модель — аналогию.

### КРИТИЧЕСКИЕ РЕЖИМЫ, В ЧАСТНОСТИ КОЛЕБАТЕЛЬНЫЕ

Сложность биологических явлений обычно очень велика. Даже в рамках одного уровня, даже «занулив» все дополнительные малые параметры, упростив и откинув все, что только можно упростить и откинуть, редко получают обзримую модель. В таких случаях может помочь следующий методологический прием. Изменением параметров модели (или условий эксперимента, а лучше и

«условий эксперимента») сознательно и целенаправленно выводят систему на границу устойчивости. В таких критических ситуациях число существенных переменных обычно невелико, часто их всего только две. Разумеется, в других условиях «критичными» могут оказаться совсем другая пара или несколько переменных. Но если удалось добиться выхода на «линию нейтральности», то структура и свойства изучаемой системы во многом проясняются.

Можно уже чисто математически найти все возможные типы кинетики любой системы, попавшей в подобную критическую ситуацию. Это (хорошо известные из радиотехники) мягкий и жесткий режимы возбуждения автоколебаний. Возможны, кроме того, релаксационный аналог этих режимов (взрыв или мономолекулярный распад), а также комбинация этих режимов (например, дифференцировка тканей в эмбриогенезе). Все эти режимы, конечно, давно и хорошо изучены теоретически.

Существенно, однако, что в любой какой угодно сложной системе простейший тип потери устойчивости стационарного режима непременно будет протекать по одному из четырех указанных типов. *Математические модели радиоактивного распада (важнейший пример мономолекулярной реакции) или лампового генератора — это не примеры, а типичные представители, канонические формы самых сложных систем.* Очевидно, насколько возрастает с усвоением этой идеи наше уважение к подобным моделям.

### ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АСПЕКТ МЕТОДА КРИТИЧЕСКИХ РЕЖИМОВ

Экологические системы относятся к таким объектам, где следовало бы законодательно запретить применение методов, столь сочувственно описанных в предыдущем разделе. В сущности в этом и состоит одна из важнейших цепей всей программы «Человек и биосфера» — научиться не выводить экосистемы на край гибели. Именно для этого надо научиться «загонять» в кризис их модели. «Знай край, да не падай!» Хорошо известно, что немало различных экосистем поставлены как раз в критические условия (и сейчас уже несущественно, по невежеству или по другим причинам). Приходится поэтому превращать нужду в добродетель и ставить вопрос о первоочередном и тщательном, максимально объективном изучении, сборе материалов, наблюдении и разумном вмешательстве в кризисных ситуациях. *Итак, метод моделирования критических режимов наиболее эффективен именно в таких ситуациях, когда моделирование всего более необходимо.*

Подходы системного анализа, тщательный учет всевозможных сложнейших, труднообнаруживаемых связей должны быть дополнены количественными оценками относительно вклада этих связей. Необходимо сопоставить различные модели, исходящие из альтернативных гипотез о ведущих переменных, и сравнить модельные выводы с экспериментальными, полевыми данными.



## «УЗКОЕ МЕСТО» И РЕГУЛЯЦИЯ

После создания Дарвином теории эволюции мы уже довольно ясно представляем себе процесс возникновения регуляторных механизмов. Идея малого параметра, независимо возникшая и в химии (а особенно в биохимии) под названием «узкое место в реакции», помогает понять картину эволюционного становления управляющих систем, во всяком случае некоторых из них. Первоначально это — «наиболее обнаженное», «самое уязвимое» место или стадия. Затем система либо вымирает (как вид), либо «берет в свои руки» контроль над узким местом (так, например, повышение концентрации углекислого газа возбуждает дыхательный центр). Вообще закрепление бывшего «отравителя» и постепенное превращение его в нынешнего «управителя» есть, по-видимому, одно из самых удивительных изобретений эволюции.

Может быть стоит поэтому предоставить все благодетельному воздействию времени? Так, конечно, поступить можно. Вопрос только в цене, которую заплатят биосфера, человечество и особенно цивилизация за стихийное регулирование. *К сожалению, в экологических системах мы не располагаем эволюционным временем. Мы вынуждены заменить последовательную эволюцию параллельным анализом.* Если, однако, мы хотим (а мы этого хотим!), чтобы к моменту окончания анализа было что регулировать, а самое главное, было кому регулировать, — этот анализ неминуемо должен быть модельным.

Приведенные соображения призваны осветить роль и место математического моделирования в экологических вопросах.