



УДК 574.34, 504.054, 51.76

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ПОСЛЕДСТВИЙ ВОЗДЕЙСТВИЯ УГЛЕРОДНЫХ НАНОТРУБОК НА ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТИ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ

MATHEMATICAL MODELLING OF THE EFFECTS OF CARBON NANOTUBES INFLUENCE UPON NUMBER DYNAMICS OF THE MOUSE-LIKE RODENTS

С.Л. Грибановский¹, И.А. Васюкова¹, А.А. Гусев¹, А.Г. Ткачев²
S.L. Gribanovsky¹, I.A. Vasyukova¹, A.A. Gusev¹, A.G. Tkachev²

¹ НОЦ «Нанотехнологии и наноматериалы» Тамбовского государственного университета имени Г.Р. Державина, Россия, 392000, г. Тамбов, ул. Интернациональная, 33

² Тамбовский государственный технический университет, Россия, 392000, г. Тамбов, ул. Советская, 106

¹ Nanocenter Nanotechnology and Nanomaterials G.R. Derzhavin Tambov State University, Internationalnaya st. 33, Tambov, 392000, Russia

² Tambov State Technical University, Sovietskaya St. 106, Tambov, 392000, Russia

E-mail: nanosecurity@mail.ru

Ключевые слова: наноматериалы, многослойные углеродные нанотрубки, экотоксикология, мелкие мышевидные грызуны, динамика численности популяции, математическое моделирование.

Key words: nanomaterials, multi-walled carbon nanotubes, ecotoxicology, mouse-like rodents, population dynamics, mathematical modelling.

Аннотация. Проведен теоретический анализ динамики численности природных популяций мышевидных грызунов в условиях снижения индекса оплодотворяющей способности самцов под действием многослойных углеродных нанотрубок (МУНТ) в рамках различных математических моделей. Показана потенциальная опасность последствий попадания МУНТ в значительных концентрациях в среду обитания мелких мышевидных грызунов, заключающаяся в снижении скорости восстановления их популяций после неблагоприятных периодов развития, повышении порога нижней критической численности, определяющего жизнеспособность популяции, а в случае колебательного характера динамики – уменьшении пиковых значений численности и увеличении периода колебаний.

Resume. Carbon nanotubes (CNT) were discovered quite recently [Iijima, 1991], though they existed in the natural form in the environment. However, in recent decades beside the natural sources of CNTs, the amount of man-made CNTs released into the environment has been growing with great strides due to their wide employment in industry and medicine for their unique combination of physico-chemical properties. Therefore, the aim of the present research work was to evaluate the influence of CNTs on mouse-like rodents natural populations numbers using various mathematical models.

This work presents results of theoretical estimation of the dynamics of mouse-like rodents natural populations numbers in the context of decrease of male fertility index under the influence of multi-walled carbon nanotubes (MWCNT) within mathematical models permitting both continuous and discrete description. Potential hazards of entry of the aforementioned material in high concentrations into small mouse-like rodents habitats was shown. The environmental risk consists in reduction in the recovery rates of population numbers after unfavorable periods, increase in the threshold of lower critical population number which determines the population viability and, in case of cyclic dynamics character, it consists in peak population numbers decrease and increase in the period of oscillations.

The results give evidence that increase in MWCNTs concentration in the environment has considerable effect on the dynamics of mouse-like rodents natural population numbers and, as a result, on the biotic communities comprising these populations. While natural sources of CNTs are almost out of control, recent fast growth of artificial sources makes it necessary to develop a complex of control measures and standards restricting the possibility of nanotubes release into the environment.

Введение

Углеродные нанотрубки (УНТ), хотя и были открыты сравнительно недавно [Iijima, 1991], являются отнюдь не новым для природы материалом. В результате лесных и степных пожаров, палов, сжигания сельскохозяйственных отходов, использования углеводородного топлива на электростанциях и транспорте ежегодно в окружающую среду поступает до 150 млн. тонн микро- и нанодисперсных продуктов неполного сгорания соединений углерода, среди которых выделяются и УНТ. В связи с этим, воздействие данного наноматериала в той или иной степени испытывают на себе все живые организмы, в особенности пирогенные растения и мелкие грызуны, пищей которых они являются. В последнее десятилетие еще одним потенциальным источником попадания УНТ в окружающую среду стали объекты промышленного произ-

водства, темпы которого неуклонно возрастают вследствие их высокой востребованности в промышленности и медицине благодаря ряду уникальных физико-химических свойств.

Вместе с тем, единая оценка влияния и возможной опасности УНТ для окружающей среды в настоящее время отсутствует, имеющиеся исследования разрозненны и недостаточны, к тому же нельзя исключать вероятность отдаленных негативных последствий этих воздействий. Целью настоящей работы являлась оценка влияния УНТ на динамику численности природных популяций мышевидных грызунов с помощью различных математических моделей.

Результаты и их обсуждение

В предыдущих исследованиях нами были получены экспериментальные данные о влиянии многослойных УНТ (МУНТ) в определенных концентрациях на репродуктивные функции самцов лабораторной мыши [Gusev et al., 2011; Васюкова и др., 2014]. По этим данным рассчитан индекс оплодотворяющей способности самцов I согласно формуле [Любимов и др., 1998; Курляндский, Филов, 2002]:

$$I = \frac{\text{число забеременевших самок}}{\text{общее число подсаженных самок}} \cdot 100\%$$

Это важный показатель состояния, изменение которого может иметь значение для демэкологии мышевидных грызунов, отражающееся в перспективе негативного воздействия МУНТ на динамику численности и жизнеспособность их популяций. Согласно полученным данным, в группах, экспонированных МУНТ, величина I статистически (с вероятностью более 99%) отличалась от значений контрольной группы, соответствующих условиям отсутствия неблагоприятных факторов. Зависимость данного индекса от концентрации МУНТ представлена на рисунке 1.

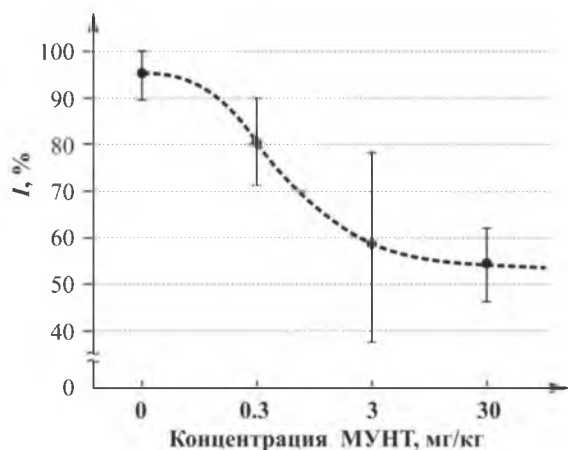


Рис. 1. Зависимость индекса оплодотворяющей способности самцов от дозы вводимых МУНТ
 Fig. 1. Male fertilizing capacity index dependence on MWCNT dosage

Рассчитанные значения индекса оплодотворяющей способности самцов составляли в контрольной группе – $I_0 = 95.2\%$, в группе МУНТ 0.3 мг/кг – $I = 79.8\%$; МУНТ 3 мг/кг – $I = 59.5\%$; МУНТ 30 мг/кг – $I = 54.8\%$. Как видно из рисунка, для исследованных значений концентрации МУНТ индекс оплодотворяющей способности монотонно уменьшается по мере ее возрастания. Скорость этого уменьшения снижается с увеличением концентрации, и различие индексов оплодотворяющей способности для концентраций МУНТ 3 мг/кг и 30 мг/кг не столь существенно, как для концентраций МУНТ 0.3 мг/кг и 3 мг/кг.

Полученные результаты позволяют считать справедливым предположение о том, что значение индекса оплодотворяющей способности самцов однозначно определяется концентрацией вводимых МУНТ и, следовательно, для оценки экологических последствий воздействия МУНТ необходимо исследовать зависимость популяционной динамики от I . В связи с этим, в настоящей работе мы сочли возможным проанализировать последствия снижения указанного индекса для динамики численности популяций мышевидных грызунов с помощью различных математических моделей.

Простейшей в динамике численности популяций является модель Мальтуса, актуальная в условиях, когда отсутствуют как внешние, так и внутренние факторы, сдерживающие рост численности популяции. В непрерывном представлении она описывается уравнением [Ризниченко, 2003]:

$$\frac{dx}{dt} = rx,$$



решением которого является экспонента $x(t) = x_0 \exp(rt)$. Константа собственной скорости роста $r = b - d$ представляет собой прирост биомассы (в долях от общей биомассы популяции) в единицу времени; здесь b обозначает рождаемость, а d – смертность внутри популяции. Снижение I приведет к тому, что доля покрытых самок от общего количества способных к размножению снизится в I/I_0 раз и, соответственно, к падению рождаемости с коэффициентом I/I_0 , т.е. $\tilde{b} = b \cdot I/I_0$. В этих условиях константа собственной скорости роста \tilde{r} будет подчиняться соотношению $\tilde{r} < r \cdot I/I_0$. Для мышевидных грызунов, у которых в благоприятный период рождаемость значительно превосходит смертность, справедлив предельный случай этого соотношения: $\tilde{r} \approx r \cdot I/I_0$. Качественная картина динамики популяции для разных значений индекса I представлена на рисунке 2.



Рис. 2. Динамика численности популяции в модели Мальтуса при значениях индекса оплодотворяющей способности: 1 – $I = I_0$ (без воздействия МУНТ); 2 – $I/I_0 = 0.84$ (МУНТ 0.3 мг/кг); 3 – $I/I_0 = 0.625$ (МУНТ 3 мг/кг); 4 – $I/I_0 = 0.576$ (МУНТ 30 мг/кг)
Fig. 2. Population number dynamics according to Malthus model with fertilizing capacity index values of: 1 – $I = I_0$ (without MWCNT); 2 – $I/I_0 = 0.84$ (MWCNT 0.3 mg/kg); 3 – $I/I_0 = 0.625$ (MWCNT 3 mg/kg); 4 – $I/I_0 = 0.576$ (MWCNT 30 mg/kg)

Аналогичным образом изменится константа собственной скорости роста популяции и в обобщенном уравнении ограниченного роста – уравнении Ферхюльста:

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

Снижение индекса оплодотворяющей способности до величины I приведет к увеличению времени выхода к пределу насыщения динамики численности K – емкости популяции (времени, выраженному, например, в достижении половинного значения емкости популяции $K/2$) – в $(I/I_0)^{-1}$ раз: $\tilde{\tau} = \tau \cdot (I/I_0)^{-1}$ (рис. 3) в процессе ее восстановления после значительных разовых неблагоприятных внешних воздействий.

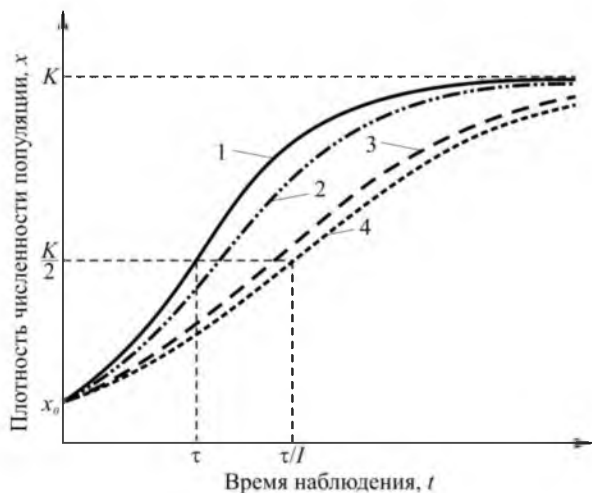


Рис. 3. Динамика численности популяции в модели Ферхюльста при значениях индекса оплодотворяющей способности: 1 – $I = I_0$ (без воздействия МУНТ); 2 – $I/I_0 = 0.84$ (МУНТ 0.3 мг/кг); 3 – $I/I_0 = 0.625$ (МУНТ 3 мг/кг); 4 – $I/I_0 = 0.576$ (МУНТ 30 мг/кг)
Fig. 3. Population number dynamics according to Verhulst model with fertilizing capacity index values of: 1 – $I = I_0$ (without MWCNT); 2 – $I/I_0 = 0.84$ (MWCNT 0.3 mg/kg); 3 – $I/I_0 = 0.625$ (MWCNT 3 mg/kg); 4 – $I/I_0 = 0.576$ (MWCNT 30 mg/kg)

Для видов, размножающихся половым способом, определяющее значение в динамике популяций имеет не только параметр K насыщения экологической ниши, но и критический уровень плотности численности L , также являющийся константой для заданного типа популяции. L – это пороговое значение плотности численности, при падении ниже которого популя-

ция обречена на вырождение. Наличие этой критической плотности отражено в модели А.Д. Базыкина [Базыкин, 1985], где при малых плотностях популяции рождаемость принимается пропорциональной числу контактов между особями, определяемому квадратом численности популяции. Предложенная им формула прироста популяции за счет рождаемости $bx^2 / (N + x)$ обеспечивает квадратичный закон прироста при малых численностях популяции и линейный (соответствующий экспоненциальному росту численности) при больших; N соответствует плотности, при которой среднее время между последовательными потенциальными контактами особей разного пола равно сроку беременности и выращивания потомства одной самкой. С учетом смертности уравнение динамики выглядит следующим образом:

$$\frac{dx}{dt} = \frac{bx^2}{N + x} - dx$$

или

$$\frac{dx}{dt} = \frac{rx(x-L)}{N+x} \tag{1}$$

где в явном виде присутствует нижняя критическая плотность, определяемая из исходных параметров соотношением $L = d \cdot N / r$. Вторая форма записи уравнения наглядно показывает математический смысл значения критической плотности: при $x < L$ правая часть уравнения отрицательна, т.е. производная плотности численности имеет отрицательный знак, и численность популяции убывает; при $x > L$, наоборот, численность популяции возрастает. $x = L$ представляет собой неустойчивое равновесное решение: теоретически в этом состоянии популяция может находиться неограниченно долго, но любое, даже слабое, отклонение приводит к уходу плотности популяции с этого значения.

На рисунке 4 представлены кривые, иллюстрирующие зависимость численности популяции в рамках данной модели в условиях нормального (а) и сниженного (б) индекса оплодотворяющей способности, являющиеся решениями уравнения $\frac{dx}{dt} = \frac{bx^2}{N+x} - dx - \delta x^2$, учитывающе-

го также наличие предела емкости популяции K . Кривая 1 соответствует начальной численности (которую следует рассматривать как результат ухода от равновесного значения K после разового неблагоприятного внешнего воздействия), при которой популяция достаточно быстро приходит к своему равновесному значению. Начальная численность для кривой 2 близка к критическому значению L , но немного превышает его. При этом популяция также со временем достигает равновесного значения K , но отход от близких к L значений происходит весьма медленно (поскольку скорость изменения численности, пропорциональная $x - L$ согласно (1), мала), и в течение значительного времени система находится в неопределенном состоянии, когда любое, даже незначительное, внешнее воздействие может сместить равновесие в ту или иную сторону. На кривой 3 начальное значение численности немного ниже критического, а на кривой 4 – существенно ниже; в первом случае вырождение популяции происходит медленно, во втором – весьма стремительно.

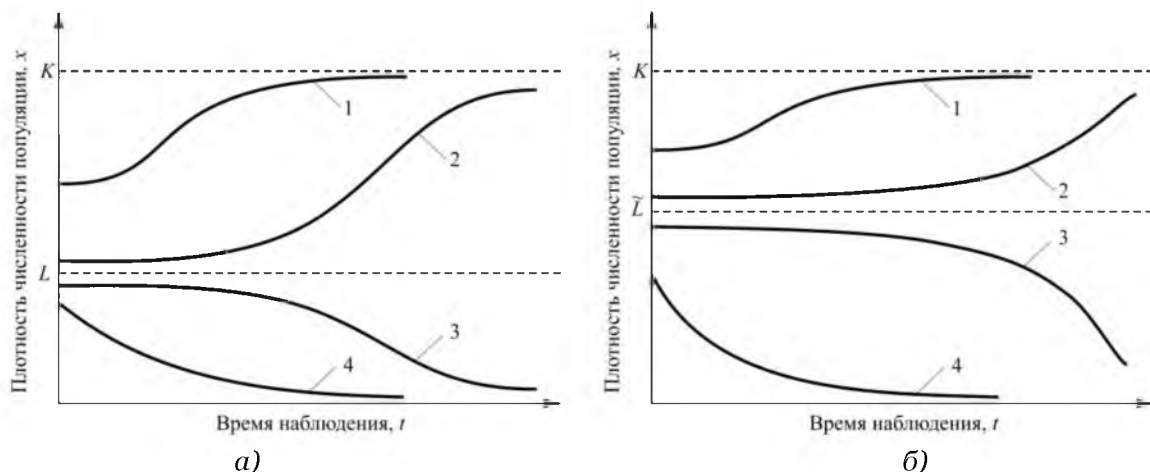


Рис. 4. Сравнительная картина динамики численности популяции в модели А.Д. Базыкина для случаев: а) $I = 1$; б) $I < 1$ при различных начальных значениях плотности численности: 1 – $x_0 \gg L$; 2 – $x_0 > L$; 3 – $x_0 < L$; 4 – $x_0 \ll L$

Fig. 4. Population number dynamics according to Bazykin A.D. model for а) $I = 1$ vs. б) $I < 1$ with initial population density values of: 1 – $x_0 \gg L$; 2 – $x_0 > L$; 3 – $x_0 < L$; 4 – $x_0 \ll L$



Прослеживаются негативные последствия снижения индекса оплодотворяющей способности. Во-первых, это подъем константы нижней критической плотности в $(I/I_0)^{-1}$ раз: $\tilde{L} = L \cdot (I/I_0)^{-1}$ (считая для мышевидных грызунов $r = b - d \approx b$). Это означает, что если после какого-либо воздействия плотность численности попадает в диапазон $(L; \tilde{L})$, то в условиях сниженного индекса оплодотворяющей способности она обречена на вырождение, в то время как при стандартном значении I_0 популяция выйдет на равновесное устойчивое значение плотности численности K . Во-вторых, снижение индекса оплодотворяющей способности приведет к тому, что при близких к L значениях плотности скорость роста популяции уменьшится с коэффициентом I/I_0 , соответственно, в $(I/I_0)^{-1}$ раз увеличится время ее пребывания в состоянии неопределенности.

Мышевидные грызуны относятся к типу популяций с непрерывными поколениями, в которых ярко выражены годовые циклы размножения [Ризниченко, 2003]. В связи с этим конкретные особенности, присущие популяциям мышевидных грызунов, более корректно могут быть описаны посредством дискретных разностных уравнений, устанавливающих зависимость численности популяции в последующем году от численности в предыдущем году. Одна из таких одномерных моделей в общем виде рассмотрена И.Е. Бененсоном [Бененсон, 1987; Садыков, Бененсон, 1992]. В ней динамика численности популяции мышевидных грызунов определяется динамикой численности способных к размножению самок, которая описывается разностным уравнением:

$$N_{k+1} = (R(N_k) \cdot \delta(N_k) + 1) \cdot \gamma(N_k) \cdot N_k = f(N_k) \cdot N_k, \quad (2)$$

где $R(N_k)$ – число детенышей женского пола, приходящихся на одну размножающуюся самку, $\delta(N_k)$ – выживаемость молодняка, $\gamma(N_k)$ – выживаемость взрослых особей за один временной шаг. Принято, что функции $R(N)$, $\delta(N)$, $\gamma(N)$, а следовательно, и $f(N)$ монотонно убывают с увеличением концентрации, причем $\gamma(N)$ близка к константе. Авторы показывают, что при этих предположениях численность популяции либо стремится к постоянной величине, либо колеблется. В случае колебаний отношение максимальной к минимальной численности не превосходит величины

$$A = \frac{(R_0 \delta_0 + 1) \gamma_0}{(R_\infty \delta_\infty + 1) \gamma_\infty},$$

где $R_0 = \lim_{N \rightarrow 0} R(N)$, $\delta_0 = \lim_{N \rightarrow 0} \delta(N)$, $\gamma_0 = \lim_{N \rightarrow 0} \gamma(N)$ – предельные значения функций $R(N)$, $\delta(N)$, $\gamma(N)$ при очень низкой плотности, $R_\infty = \lim_{N \rightarrow \infty} R(N)$, $\delta_\infty = \lim_{N \rightarrow \infty} \delta(N)$, $\gamma_\infty = \lim_{N \rightarrow \infty} \gamma(N)$ – предельные значения при очень высокой плотности.

Если принять $\gamma(N) = \text{const}$ и $R_\infty = 0$, $\delta_\infty = 0$, то $A = R_0 \delta_0 + 1$. Оценки параметров R_0 и δ_0 дают предельное значение $A = 3.5$, определяющее максимальные колебания численности.

Если же в результате воздействия внешних факторов, в частности, присутствия МУНТ в рационе зверьков, величина I понижается, необходима дополнительная коррекция модели – уравнение (2) примет вид:

$$N_{k+1} = \left(\frac{I}{I_0} \cdot R(N_k) \cdot \delta(N_k) + 1 \right) \cdot \gamma(N_k) \cdot N_k$$

Соответственно, максимальная величина отношения максимальной и минимальной численности уменьшится согласно формуле $\tilde{A} = (I/I_0) \cdot (A - 1) + 1$, где A соответствует динамике популяции при $I = I_0$, а \tilde{A} – динамике популяции при меньшем I . Стоит отметить, что это уменьшение произойдет главным образом за счет снижения максимальной численности популяции. Результаты расчетов величины \tilde{A} при различных значениях индекса оплодотворяющей способности I в зависимости от концентрации МУНТ представлены в таблице.

Еще одним следствием снижения индекса оплодотворяющей способности станет уменьшение значения равновесной численности популяции N^* (рис. 5). Поскольку $R(N)$ и $\delta(N)$ монотонно убывают и начальные и значения этих функций уменьшаются, уменьшится и равновесное значение численности, причем равновесное значение численности будет тем меньше, чем ниже окажется значение индекса оплодотворяющей способности.

Таблица
Table

Зависимость отношения максимальной и минимальной численности при колебаниях популяции от значений индекса оплодотворяющей способности
Dependence of maximal-minimal number ratio in population oscillations on fertilizing capacity index value

Конц. МУНТ, мг/кг	$I, \%$	\tilde{A}
0	95.2	3.5
0.3	79.8	3.1
3	59.5	2.6
30	54.8	2.4

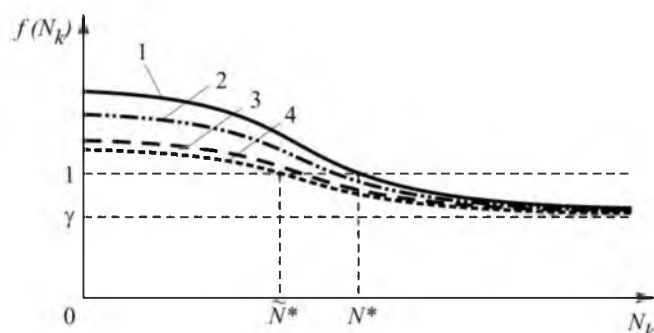


Рис. 5. Снижение равновесной численности популяции в модели, описываемой уравнением (2) при различных значениях индекса оплодотворяющей способности: 1 – $I = I_0$ (без воздействия МУНТ); 2 – $I/I_0 = 0.84$ (МУНТ 0.3 мг/кг); 3 – $I/I_0 = 0.625$ (МУНТ 3 мг/кг); 4 – $I/I_0 = 0.576$ (МУНТ 30 мг/кг)

Fig. 5. Decreasing of balanced population number according to the model described by equation (2) with fertilizing capacity index values of: 1 – $I = I_0$ (without MWCNT);

2 – $I/I_0 = 0.84$ (MWCNT 0.3 mg/kg); 3 – $I/I_0 = 0.625$ (MWCNT 3 mg/kg);
4 – $I/I_0 = 0.576$ (MWCNT 30 mg/kg)

Авторы также приводят оценку параметров, при которых колебательные решения уравнения (2) отсутствуют (3):

$$\left| \frac{df}{dN} \right| < \frac{2}{\gamma_0 (R_0 \delta_0 + 1) \cdot N^*} \quad (3)$$

Уменьшение доли непокрытых самок приведет к смещению этой границы. Уменьшится по абсолютной величине с коэффициентом I/I_0 производная (левая часть неравенства). Равновесное значение численности популяции N^* , как показано выше, снизится. Уменьшение значения $R_0 \delta_0$ приведет к уменьшению и второго сомножителя в знаменателе. Таким образом, левая часть (3) уменьшится, а правая увеличится, следствием чего станет существенное расширение области, в которой (3) справедливо, т.е. данный фактор приводит к увеличению вероятности отсутствия колебательных решений уравнения (2).

В работах [Боранбаев и др., 2012; Люлякин и др., 2013; Саранча, Трашеев, 2014] рассмотрена модель динамики численности популяции леммингов (модель «РЛП» – «растительность-лемминги-песцы»), представляющая для нас большой интерес, поскольку отражает тенденции динамики численности, справедливые в целом для мышевидных грызунов. В ее рамках построена упрощенная модель, позволяющая получить количественные результаты, с высокой точностью совпадающие с реальными данными по динамике численности лемминга. В упрощенной модели динамика численности описывается разностным уравнением

$$N_{k+1} = \begin{cases} PN_k, & N < B \\ D, & N \geq B \end{cases}, \quad (4)$$

где N_k, N_{k+1} – значения плотности численности леммингов в двух последовательных итерациях (итерационный период взят равным одному году), P – коэффициент прироста биомассы леммингов в благоприятный год, B – критическое значение плотности численности леммингов, при котором в конце зимнего периода наступает нехватка корма, D – уровень оптимального биотопа, т.е. минимальная численность популяции, выживающая при практически любых экстремальных условиях. Наилучшее согласование с экспериментальными данными наблюдалось при следующих значениях параметров: $P = 2.2$; $B = 2$; $D = 0.75$. Модель хорошо согласуется с расчетами профессора Б. Гржимека [1988], согласно которым плотность популяции мышевидных грызунов повторяется с трехлетней периодичностью, при этом в один год развивается 3–4 поколения [Гржимек, 1988].



Разностное уравнение (4) является упрощением исходной имитационной модели [Саранча, Тращев, 2014], согласно которому P экспоненциально зависит от константы трофической функции g , определяющей переход биомассы растительности в биомассу леммингов: $P \sim \exp(g)$. При наличии УНТ в ареале леммингов, очевидно, $\tilde{g} = g \cdot I / I_0$, отсюда $\tilde{P} = P^{I/I_0}$. Подставляя в полученное соотношение значения I/I_0 , соответствующие различным концентрациям МУНТ: 0.84, 0.625 и 0.576, получаем следующие значения P : 1.95, 1.64 и 1.57 соответственно. Графики динамики численности популяции, соответствующие этим значениям, представлены на рисунке 6. Тенденции, наблюдаемые на этих графиках, сходны с представленными ранее: с уменьшением индекса оплодотворяющей способности уменьшается отношение максимальной и минимальной численности в ходе колебаний, причем это изменение происходит за счет существенного снижения максимальной численности. При минимальном из рассмотренных значений индекса I (рис. 6, 2) отмечено увеличение периода колебаний с 3 до 4 лет. При этом, максимальная численность немного увеличилась. Это связано с тем, что в течение первых трех лет цикла критическая плотность B , приводящая к массовой гибели в условиях весенней бескормицы, еще не была достигнута, и это поколение продолжило участие в процессе размножения в четвертый год. С дальнейшим снижением индекса I , очевидно, в условиях четырехлетнего цикла значение пиковой численности будет уменьшаться.

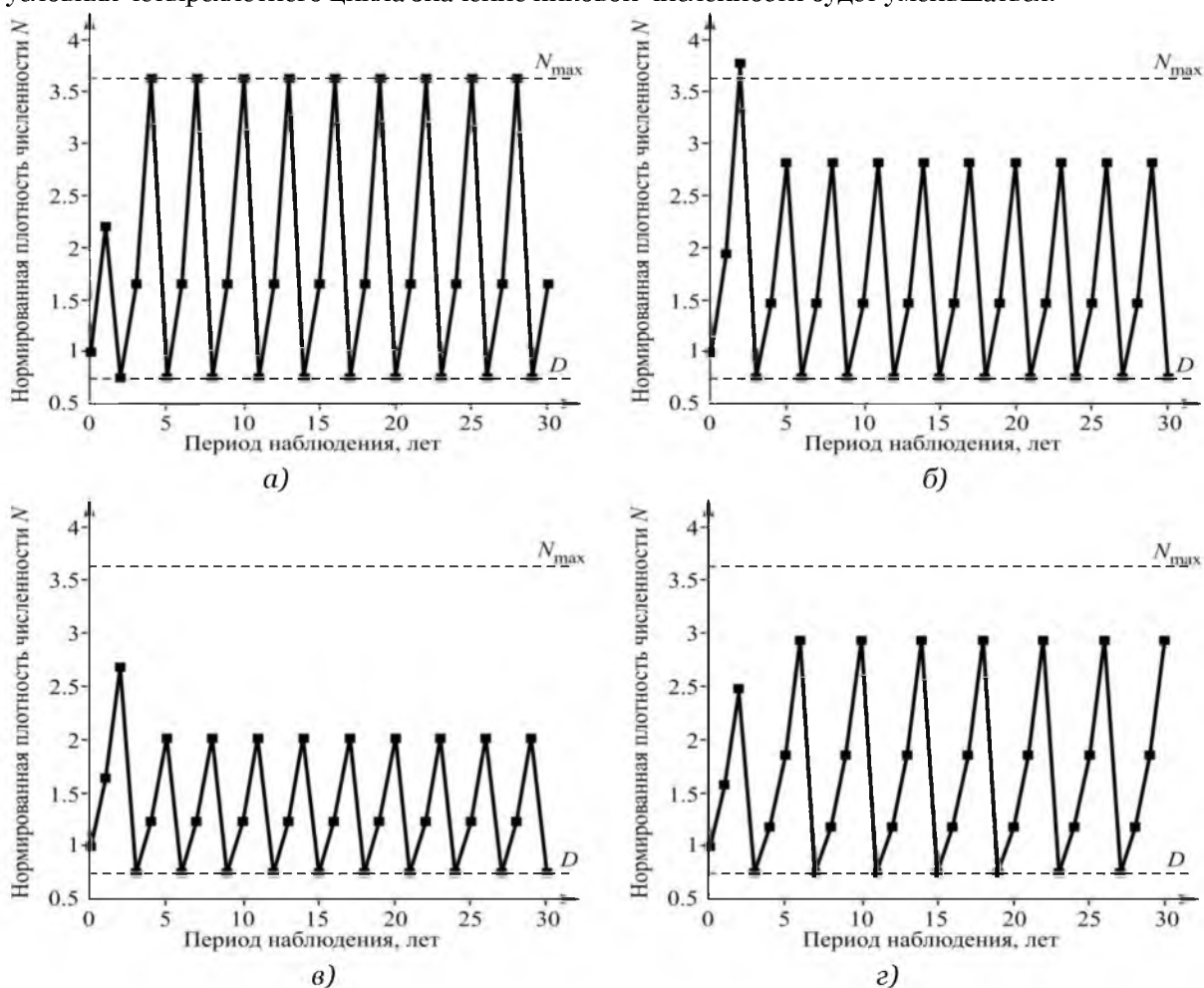


Рис. 6. Осцилляция численности популяции в рамках модели, описываемой уравнением (4) для различных значений индекса оплодотворяющей способности: а) $I = I_0$ (без воздействия МУНТ); б) $I/I_0 = 0.84$ (МУНТ 0.3 мг/кг); в) $I/I_0 = 0.625$ (МУНТ 3 мг/кг); г) $I/I_0 = 0.576$ (МУНТ 30 мг/кг). N_{\max} – уровень максимальной плотности численности популяции в отсутствие воздействия МУНТ

Fig. 6. Population number oscillations according to the model described by equation (4) with fertilizing capacity index values of: 1 – $I = I_0$ (without MWCNT); 2 – $I/I_0 = 0.84$ (MWCNT 0.3 mg/kg); 3 – $I/I_0 = 0.625$ (MWCNT 3 mg/kg); 4 – $I/I_0 = 0.576$ (MWCNT 30 mg/kg). N_{\max} is maximal population density value without MWCNT

Таким образом, в работе представлены данные аналитических исследований влияния снижения индекса оплодотворяющей способности, вызванного наличием МУНТ в среде обитания мышевидных грызунов, на популяционную динамику на базе математических моделей экологических процессов, допускающих как непрерывное, так и дискретное описание. Несмотря на различные подходы к математическому описанию динамики численности популяций, прогнозируемые эффекты влияния МУНТ, полученные во всех вышерассмотренных моделях, во многом идентичны, что может служить показателем их достоверности. На основании представленных результатов можно сделать следующие выводы.

1. Экспозиция МУНТ, вызывающая снижение индекса оплодотворяющей способности, приводит к изменениям динамики численности популяции по следующим показателям:

- снижение скорости роста численности популяции на 16–42% и, как следствие, увеличение на 16–42% периода депрессии популяции при концентрациях МУНТ 0.3–30 мг/кг соответственно;
- увеличение значения константы нижней критической численности популяции на 16–42% при концентрации МУНТ 0.3–30 мг/кг;

- снижение равновесного среднесного значения численности популяции в случае выраженного колебательного характера ее динамики;

- уменьшение амплитуды колебаний, выраженное в снижении отношения максимальной и минимальной численности, на 12–30% при концентрациях МУНТ 0.3–30 мг/кг, причем данное снижение осуществляется главным образом за счет уменьшения верхней пиковой численности;

- увеличение в некоторых случаях периода колебаний численности популяций, отмеченное, в частности, в модели «РЛП» с 3 до 4 лет при воздействии МУНТ в дозе 30 мг/кг.

2. Степень влияния МУНТ на популяционную динамику для трех рассмотренных концентраций возрастает с их увеличением. При этом с повышением концентрации рост величины изменений существенно замедляется. Так, относительный прирост основных показателей динамики численности при изменении концентрации МУНТ с 0.3 до 3 мг/кг составляет 25%, а при изменении концентрации с 3 до 30 мг/кг – 8%.

Стоит, однако, отметить, что динамика численности популяций в естественных биоценозах подвержена влиянию гораздо большего числа факторов, далеко не все из которых достаточно изучены и могут быть учтены в математических моделях. Речь, в частности, может идти о компенсаторных реакциях со стороны природных популяций. Поэтому результаты, предсказанные этими, как и любыми другими, абстрактными моделями, могут носить лишь вероятностный характер.

Таким образом, представленные выводы указывают на возможность экологически значимых последствий для динамики численности популяций мышевидных грызунов и, как следствие, для биоценозов, включающих эти популяции, с увеличением концентрации МУНТ в окружающей среде. Эти последствия во всех рассмотренных случаях носят негативный характер. Снижение скорости роста и восстановления популяции после неблагоприятных внешних воздействий, уменьшение пиковой и равновесной численности популяции может привести к увеличению периода депрессии популяции, а также к увеличению рисков потери или частичной утраты той роли, которую выполняет популяция в биоценозе [Ризниченко, 2003]. Для биоценоза в целом это может выражаться в снижении скорости восстановления ресурсов среды после различных разовых неблагоприятных воздействий, а также в снижении миграционной активности популяции и увеличению времени освоения и смены участков. Возможны также некоторые изменения пространственной структуры популяций, различных микроэволюционных процессов. Помимо этого, повышение константы нижней пороговой численности может существенно сказаться на устойчивости популяции к неблагоприятным внешним факторам, поскольку при прочих равных условиях падение численности популяции, не являющееся фатальным без воздействия МУНТ, способно, при наличии МУНТ в определенных концентрациях, привести к ее вырождению.

В связи с этим, скопление углеродных нанотрубок в значительных концентрациях может таить в себе угрозу для экосистем. И если природные источники УНТ слабо поддаются контролю, то для техногенных источников, роль которых в последнее время все больше возрастает, необходима разработка комплекса методов контроля и нормативов, ограничивающих вероятность попадания нанотрубок в окружающую среду.

Список литературы References

1. Базыкин А.Д. 1985. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М., Наука, 182.
Bazykin A.D. 1985. Matematicheskaja biofizika vzaimodejstvujushhijh populjacij [Mathematical Biophysics of interacting populations]. Moscow, Nauka, 182. (in Russian)



2. Бененсон И.Е. 1987. Плотностно-зависимая регуляция и колебания численности мелких млекопитающих. В кн.: Материалы моделирования популяционных экологических процессов. Владивосток, ДВО АН СССР: 6–31.

Benenson I.E. 1987. Density-dependence regulation and numbers fluctuations of small mammals. In: Materialy modelirovaniya populjacionnyh jekologicheskikh processov [Materials modeling population ecological processes]. Vladivostok, DVO AN SSSR: 6–31. (in Russian)

3. Боранбаев С.Н., Саранча Д.А., Таберхан Р., Трапеев Р.В. 2012. Применение комбинированного метода для создания математических моделей биогеоценозов различных регионов Казахстана (имитационная модель «растительность – лемминги – песцы». Вестник Евразийского национального университета имени Л.Н. Гумилева, Специальный выпуск: 154–166.

Boranbaev S.N., Sarancha D.A., Taberhan R., Trashheev R.V. 2012. The use of the combined method for creating mathematical models biogeocenosis different regions of Kazakhstan (simulation model «vegetation – lemmings – arctic foxes»). Vestnik Evrazijskogo nacional'nogo universiteta imeni L.N. Gumileva [Bulletin of the Eurasian National University named after L.N. Gumilev], Special issue: 154–166. (in Russian)

4. Васюкова И.А., Гусев А.А., Халиуллин Т.О., Фатхутдинова Л.М., Убогов А.Ю. 2014. Многостенные углеродные нанотрубки и их влияние на показатели мужской репродуктивной системы. Нанотехнологии и охрана здоровья, 6 (1): 10–15.

Vasjukova I.A., Gusev A.A., Haliullin T.O., Fathutdinova L.M., Ubogov A.Ju. 2014. Multi-walled carbon nanotubes and their effect on the male reproductive system. Nanotehnologii i ohrana zdorov'ja [Nanotechnology and health], 6 (1): 10–15. (in Russian)

5. Гржимек Б. 1988. Экологические очерки о природе и человеке. М., Прогресс, 640.

Grzhimek B. 1988. Jekologicheskie ocherki o prirode i cheloveke [Environmental essays about nature and man]. Moscow, Progress, 640. (in Russian)

6. Курляндский Б.А., Филлов В.А. 2002. Общая токсикология. М., Медицина, 608.

Kurljandskij B.A., Filov V.A. 2002. Obshhaja toksikologija [General toxicology]. Moscow, Medicina, 608. (in Russian)

7. Любимов Б.И., Смольникова Н.М., Голованова И.В. Скосырева А.М., Чиркова Е.М. Рудаков А.Г., Верстакова О.Л. 1998. Методические рекомендации по доклиническому изучению репродуктивной токсичности фармакологических средств №98/304. М., 38.

Ljubimov B.I., Smol'nikova N.M., Golovanova I.V. Skosyreva A.M., Chirkova E.M. Rudakov A.G., Verstakova O.L. 1998. Guidelines for preclinical study of reproductive toxicity of pharmacological agents № 98/304. Moscow, 38. (in Russian)

8. Люлякин О.П., Саранча Д.А., Трапеев Р.В., Юрезанская Ю.С. 2013. Математическое моделирование экологических сообществ. Сообщения по прикладной математике. М., ВЦ РАН, 66.

Ljuljakin O.P., Sarancha D.A., Trashheev R.V., Jurezanskaja Ju.S. 2013. Matematicheskoe modelirovanie jekologicheskikh soobshhestv. Soobshhenija po prikladnoj matematike [Mathematical modeling of ecological communities. Reports on Applied Mathematics]. Moscow, VC RAN, 66. (in Russian)

9. Ризниченко Г.Ю. 2003. Математические модели в биофизике и экологии. Москва–Ижевск: Институт компьютерных исследований, 184.

Riznichenko G.Ju. 2003. Matematicheskie modeli v biofizike i jekologii [Mathematical models in biophysics and ecology]. Moscow–Izhevsk: Institut komp'yuternyh issledovanij, 184. (in Russian)

10. Садьков О.Ф., Бененсон И.Е. 1992. Динамика численности мелких млекопитающих: концепции, гипотезы, модели. М., Наука, 191.

Sadykov O.F., Benenson I.E. 1992. Dinamika chislenosti melkih mlekopitajushhih: koncepcii, gipotezy, modeli [The dynamics of small mammals: concepts, hypotheses, models]. Moscow, Nauka, 191. (in Russian)

11. Саранча Д.А., Трапеев Р.В. 2014. Некоторые подходы к моделированию эколого-биологических объектов. XII Всероссийское совещание по проблемам управления ВСПУ-2014: Труды. Электронный ресурс. URL: <http://vspu2014.ipu.ru/proceedings/predngs/6615.pdf> (17 июля 2014).

Sarancha D.A., Trashheev R.V. 2014. Nekotorye podhody k modelirovaniyu jekologo-biologicheskikh ob'ektov. XII Vserossijskoe soveshhanie po problemam upravlenija VSPU-2014: Trudy [XII All-Russian Conference on Control VSPU 2014: Proceedings]. Available at: <http://vspu2014.ipu.ru/proceedings/predngs/6615.pdf> (accessed 17 July 2014). (in Russian)

12. Gusev A.A., Snegin E.A., Polyakova I.A., Gorsheneva E.B., Tkachev A.G., Emeljanov A.V., Shutova S.V., Zayceva O.N., Shuklinov A.V., Fedorov A.V., Vasilieva T.V., Smirnova E.A., Lazareva E.M., Onishenko G.E. 2011. Reproductive toxicity of carbon nanostructured material – a promising carrier of drugs in laboratory mice. Journal of Physics. Conference Series, 291: 012052. Available at: http://iopscience.iop.org/1742-6596/291/1/012052/pdf/1742-6596_291_1_012052.pdf (accessed 28 February 2014).

Gusev A.A., Snegin E.A., Polyakova I.A., Gorsheneva E.B., Tkachev A.G., Emeljanov A.V., Shutova S.V., Zayceva O.N., Shuklinov A.V., Fedorov A.V., Vasilieva T.V., Smirnova E.A., Lazareva E.M., Onishenko G.E. 2011. Reproductive toxicity of carbon nanostructured material – a promising carrier of drugs in laboratory mice. Journal of Physics. Conference Series, 291: 012052. Available at: http://iopscience.iop.org/1742-6596/291/1/012052/pdf/1742-6596_291_1_012052.pdf (accessed 28 February 2014).

13. Iijima S. 1991. Helical microtubules of graphitic carbon. Nature, 354: 56–58.