

В.В. МИХАЙЛОВ
**МОДЕЛЬ РЕГУЛИРОВАНИЯ ТЕПЛООВОГО БАЛАНСА
СЕВЕРНОГО ОЛЕНЯ КАК ЭЛЕМЕНТ ПРОГРАММНОГО
ОБЕСПЕЧЕНИЯ ИНТЕГРИРОВАННОЙ СИСТЕМЫ
МОНИТОРИНГА**

Михайлов В.В. Модель регулирования теплового баланса северного оленя как элемент программного обеспечения интегрированного мониторинга.

Аннотация. Представлена модель регулирования теплового баланса организма северного оленя в зависимости от поведения животного, физиологического состояния и воздействия внешних метеорологических и актинометрических факторов. Приведены соответствующие расчетные формулы и результаты идентификационных экспериментов. Модель может быть использована для исследования теплообмена животных и определения границ благоприятных для их существования зон.

Ключевые слова: модель, северные олени, системы терморегуляции, метеорологические и актинометрические факторы, тепловой баланс, зооклиматический мониторинг.

Mikhailov V.V. Model of regulation of the heat balance of the reindeer as part of the software integrated monitoring system.

Abstract. The article presents a model of regulating the heat balance of the body of the reindeer, depending on the animal's behavior, physiological condition and the impact of external factors of weather and solar radiation, are the relevant formulas and the results of the identification experiments. The model can be used to study the exchange of animals and determining the boundaries favorable for their livelihood zones.

Keywords: model, reindeer, the thermoregulatory system, meteorological and solar radiation factors, heat balance, zooclimatic monitoring .

1. Введение. Проблема теплового баланса северного оленя всегда привлекала внимание исследователей в связи с особенностями существования этого вида, который адаптировался как к суровым климатическим условиям полярной зимы, так и полярному лету, когда температура воздуха достигает 20 и более градусов, а интенсивность солнечной радиации находятся на уровне субтропических регионов. Исследованиям вопросов терморегуляции и биоэнергетики северного оленя и близких к нему видов копытных животных посвящены работы А.Ф. Давыдова, А.Я. Соколова, А.В. Кушнир, А.Н. Сегаль, А.Д. Слоним, Н.А. Чермных, А.S. Blix, С. Culer, S.G. Fancy, L.P. Folkow, Н.К. Jonson, I.S. Hart, С.Р. Lentz, E.N. McEwan, D. Russell, R.G. White и многих других. В монографии А.Я. Соколова и А.В. Кушнир [16] приведен библиографический список, включающий около 500 работ, посвященных данным вопросам. Первые опыты по математическому моделированию функций терморегуляции человека начались с 50-х годов прошлого тысячелетия. Обзор исследований в

этой области, помещенный в работе И.И. Ермаковой [5], содержит более 300 источников. Однако количество модельных разработок, касающихся влияния климатических факторов на животных, относительно невелико, оно включает обобщенные математические модели М.И. Будыко [3], модель Б.А. Айзенштата [1] для расчета радиационного и теплового баланса животного, норвежскую модель оценки теплопотерь северного оленя П. Ларса. [20], Детальная физиологическая модель северного оленя “energy/nitrogen” разработана Б. Уайтом [26]. Для оценки динамики и прогнозирования канадских популяций в зависимости от климата была разработана оригинальная регрессионная модель Вайтфилда [27]. В качестве основы служили данные о миграции оленей с 250 спутниковых радиошейников, прогнозные данные о климате и динамике растительности пастбищ.

Представленная в данной статье модель теплового баланса разработана в рамках биоклиматических исследований, ведущихся в СПИИРАН совместно с НИИСХ Крайнего Севера (Норильск) и СПбГУ [9, 10, 23]. Цель моделирования состояла в определении теплового баланса северного оленя в зависимости от его активности и погодно-климатических условий для определения ограничений, связанных с воздействием климатических факторов на жизнедеятельность и территориальное размещение животных. Основное отличие данной модели более ранних версий [9, 10] состоит в принятии концепции об относительном постоянстве величины теплопотерь организма животного в широком диапазоне изменения погодно-климатических факторов за счет работы физиологической системы терморегуляции. Данное положение основывается на биологических работах [6, 16] и подтверждается компьютерными экспериментами. В модели реализована активная система регулирования тепловых потоков. При этом внешние факторы влияют на работу системы терморегулирования опосредованно через изменение теплосодержания тела животного.

Актуальность работ по моделированию теплового баланса связана с нарастающей в настоящее время неустойчивостью климата, необходимостью проведения интегрированного мониторинга полярных экосистем, включая зооклиматический мониторинг, для получения научно обоснованных прогнозов пространственно-временной динамики популяций диких северных оленей и рекомендаций по размещению стад домашних с учетом климатических изменений.

2. Биологические аспекты проблемы. По словам К.П. Иванова [6] «Организм не может использовать тепло для биологической работы и, следовательно, не является «тепловой машиной».

Поэтому избыточное тепло подлежит удалению, чем и занимается система терморегуляции. Стабильность температуры тела животного устанавливается в результате баланса теплопродукции и теплопотерь. Источниками теплопродукции организма животного являются энергия основного обмена, энергия, связанная с процессом пищеварения — так называемое специфическое динамическое действие пищи (СДД), а также выделение тепла, связанное с продуктивным обменом и мышечной активностью [6, 165]. Уровень основного обмена по современным представлениям является характеристикой морфофизиологической организации животных и не может быть показателем адаптации к условиям среды. Его изменение возможно только при изменении внутренней температуры тела. В отличие от этого, мышцы могут увеличивать уровень метаболизма во много раз [6]. Поскольку КПД мышечной работы мал и не превышает 30%, то большая часть затрачиваемой при этом энергии переходит в тепло.

По признаку варибельности температуры тела теплокровных животных выделяют «ядро» — часть тела с относительно постоянной температурой (варибельность в десятые доли градуса) и «оболочку» (варибельность от единиц до десятков градусов). Стабильность температуры тела при различной активности животного и изменчивых условиях внешней среды обеспечивается системами термоизоляции и терморегуляции. Теплоизоляторами служат меховой покров, слой подкожного жира и ткани «оболочки».

В системе терморегуляции выделяют подсистемы физиологической, химической и поведенческой регуляции. Физиологические механизмы терморегуляции северного оленя включают пилоэрекцию (изменение толщины) меха, перераспределение потоков крови в оболочке, потоотделение, адаптивные изменения системы дыхания. Эффективность подсистем такова. В результате пилоэрекции толщина и тепловое сопротивление мехового покрова может возрасти почти в 2 раза относительно нормы. Перераспределение кровяных потоков вызывает изменение температуры поверхности кожи и величины тканевой теплоизоляции. Зимой при изменении температуры воздуха от 0 до -40°C коэффициент тканевой теплоизоляции туловища может измениться в 2 раза, а нижних отделов конечностей почти в 10 раз.

Потовые железы у северного оленя имеются на носовом зеркале и в небольшом количестве на гистальных отделах конечностей. В силу биологических особенностей вида, функции потоотделения оказываются недостаточными для поддержания нормальной температуры тела при перегреве. Реакция дыхательной системы на перегрев животного

состоит в увеличении частоты дыхательных циклов, повышении температуры выдыхаемого воздуха, росте парообразования. Теплоотдача при температуре воздуха около 20°C возрастает почти в 3 раза по сравнению с теплоотдачей при нулевой температуре [16]. При более высоких температурах дыхание происходит по типу полипноэ, теплопотери стабилизируются и дыхание перестает выполнять функции терморегулятора. При температурах воздуха выше 20°C (при открытом солнце — выше 15°C) физиологическая система терморегуляции не может обеспечить тепловой баланс оленя. Устранение перегрева происходит за счет снижения уровня метаболизма и, соответственно, теплопродукции организма животного. Пищевая активность ограничивается ночными часами, в результате чего снижаются затраты энергии на пастьбу, СДД и продуктивный обмен. Однако при низкой активности животные не успевают набрать летом нормальную биомассу, что сказывается на их репродукционных способностях и уровне смертности в зимний период.

Линька оленей является еще одним физиологическим средством увеличения теплоотдачи в летне-осенний период. Линька оленей начинается в начале июля, но полностью зимняя шерсть выпадает к середине августа. К ноябрю формируется зимний меховой покров.

В зимний период терморегуляция организма осуществляется преимущественно через механизмы пилоэрекции шерстяного покрова, кровоснабжение тканей оболочки и работу органов дыхания. Адаптация дыхательной системы оленя к низким температурам воздуха состоит в снижении легочной вентиляции и температуры выдыхаемого воздуха. В результате теплопотери с дыханием уменьшаются приблизительно на 40% при снижении температуре от нуля до -40°C.

В критических погодных условиях зимы физиологических средств терморегулирования может оказаться недостаточно для поддержания температурного гомеостаза оленя. Угроза переохлаждения устраняется путем включения форм химической терморегуляции, которые обеспечивают компенсацию теплопотерь за счет роста теплопродукции организма животного. Это, как правило, холодовая мышечная дрожь (увеличение теплопродукции покоя в 2-2.5 раза) и терморегуляционный мышечный тонус (увеличение теплопродукции покоя на 50%). Кроме того, при адаптации животных к холоду наблюдается разобщение процессов окисления и фосфорилирования в митохондриях, что приводит к снижению КПД мышечных сокращений и росту теплопродукции. При использовании химических форм терморегуляции организм животного отступает от требования экономии энергии к усилению

ному ее рассеиванию исключительно ради защиты от холода. Поэтому химические формы могут служить лишь кратковременным компенсатором теплопотерь до перехода животных в более термокомфортные зоны или состояния [6].

Жизнедеятельность северных оленей включает следующие основные формы поведения: передвижение, раскапывание снега (в зимний период), пастбу или поедание корма из лунок, отдых в положении стоя или лежа. Бюджет времени животных для разных сезонов года имеется в работах [8, 16]. Формы поведения чередуются и циклически повторяются. В зимнее время северный олень совершает 5-6 циклов в сутки. Каждая из форм поведения характеризуется своим соотношением продуцирования и расходования тепла. Это позволяет животным компенсировать нарушение теплового баланса в пределах цикла, в котором имеются формы поведения как с избыточной, так и недостаточной величиной теплопродукции [12]. В целом, поведенческая активность животных как средство терморегуляции направлена зимой на снижение теплопотерь. Увеличивается длительность лежек в суточном бюджете времени (от 9 часов летом до 10-12 зимой), при лежке животные поджимают ноги, а в суровых условиях Свалбардского архипелага сворачиваются в калачик [17]. В ветреную погоду олени перемещаются в лесные массивы и другие защищенные от ветра места. Летом в жаркую погоду терморегуляционные формы поведения направлены на сброс излишков тепла. Рост температуры воздуха и солнечной инсоляции вызывает беспокойство, поиск тени, укрытия, ветра, олени часто заходят в водоемы, отдыхают на «снежниках» или на обдуваемых местах стоя. Пищевая активность ограничивается ночными часами, когда активность кровососущих насекомых низкая.

По мнению В.Я. Соколова [14] энергозатраты зимой имеют четкий верхний предел, превышение которого ведет к дисбалансу между расходуемой энергией и обменной энергией корма. Пути адаптации – снижение суточного периода активности, включающего сокращение времени на передвижение, использование ограниченной территории, кормление на наиболее продуктивных пастбищах (осоко-моховые болота, лишайниковые типы растительности). Энергозатраты летом имеют четкий нижний предел. При меньшем уровне обмена олени не успевают набрать необходимую живую массу, что приводит к повышению яловости, снижению потенциальных возможностей самцов в период гона, росту смертности в критический зимний период.

2. Математическое описание модели теплового баланса.

Структура модели. Отметим, что тепловые процессы в организме животного подчиняются законам термодинамики и для их описания могут быть применены уравнения математической физики. По словам Дж. Бернала [2], за всю историю биологии ни один биологический факт не опроверг ни одного физического закона. Однако сложность биологических систем, большое число факторов, на них влияющих, трудность получения необходимых экспериментальных данных приводят к необходимости существенного упрощения реальных процессов и перехода от классических математических моделей к компьютерной имитации.

Модель относится к классу компартментных. Модель двухслойная. Первый слой представлен компартментом «ядра», второй слой — компартментами «оболочки». Это компартменты оболочки головы, шеи, туловища, верхних и нижних частей передних, верхних и нижних частей задних конечностей. Такая структуризация связана с особенностями тепловых характеристик тела животного и наличием необходимой для настройки модели информации. Для каждого отдела оболочки задаются тепловые характеристики тканей (минимальное и максимальное тепловое сопротивление) и шерстяного покрова (толщина, тепловое сопротивление или проводимость, коэффициент пилоэрекции, альbedo поверхности шерстяного покрова). Источником теплопродукции в модели является ядро, оболочка обеспечивает теплоизоляцию ядра и регулировку тепловых потоков. В модели реализованы следующие механизмы терморегуляции:

- пилоэрекция волосяного покрова,
- изменение теплового сопротивления тканей оболочки,
- изменение теплопотерь с дыханием,
- изменение теплопродукции (уменьшения питания в жаркую погоду, ведущие к снижению затрат энергии на СДД и на рост биомассы оленя).

При разработке модели мы исходили из предположения, что механизмы физиологической системы терморегуляции животного действуют синхронно по времени, то есть при нарушении теплового баланса одновременно включаются все механизмы. При этом вклад каждого механизма в восстановление баланса определяется его терморегуляционной эффективностью.

Теплопродукция организма оленя. Теплопродукция организма животного (ккал/ч) при отдыхе лежа $Q0hL$ или стоя $Q0hS$ определяются соотношениями:

$$Q0hL = Q0h + CDD + PO,$$

$$Q0hS = Q0hL + Qpoza,$$

где $Q0h$ — мощность основного обмена, PO — мощность продуктивного обмена, CDD — мощность специфического динамического действия пищи, $Qpoza$ — теплопродукция поддержания позы:

$$Q0h = 90(m^{0.75}) / 24,$$

$$Qpoza = Q0hL \cdot 0.12.$$

Величина CDD изменяется от 32% от $Q0h$ зимой до 41% - летом, PO зависит от возраста и пола животных. Летом продуктивный обмен может достигать 50% от $Q0h$, в остальные сезоны года равняется нулю [6, 16, 22].

При выполнении механической работы полная теплопродукция равна:

$$Q0AX = Q0hS + kpdT \cdot X.$$

Здесь X — механическая мощность, $kpdT$ — коэффициент перевода механической мощности в тепловую, m — масса животного. Для расчета величины X при различных формах активности животного использовали известные соотношения В.Г. Горшкова [4].

Радиационный и тепловой баланс оленя.

Будем исходить из уравнения теплового баланса животного:

$$F \cdot R + F \cdot P + Q - E - F \cdot Ee - F \cdot Ed = Td,$$

где R — удельный радиационный баланс поверхности кожи, P — удельный теплообмен между поверхностью кожи и шерстяным покровом, а также внешним воздухом ввиду воздухопроницаемости шерсти, F — площадь поверхности кожи, E — теплопотери, связанные с дыханием, Ee — удельные теплопотери потоотделения, Ed — удельные теплопотери, связанные с пассивной диффузией воды с поверхности кожи, Q — теплопродукция организма, Td — тепловой дисбаланс, ведущий к изменению температуры тела животного.

Составляющие теплового баланса взаимосвязаны и в комплексе определяют тепловое состояние организма животного. Так, испарение воды в результате потоотделения или пассивной диффузии приводит к охлаждению поверхности кожи, что вызывает увеличение потока теп-

ла от внутренних органов к коже, росту теплообмена кожи с шерстяным покровом, изменению температуры поверхности шерстяного покрова и радиационного баланса.

Рассмотрим тепловые потоки компартмента оболочки. Будем считать, что температура оболочки на границе с ядром соответствует температуре ядра, а на границе с кожей — температуре кожи, теплообмен между соседними компартментами оболочки отсутствует. Для теплового потока в оболочке ($Q1$) примем простейшую линейную зависимость:

$$Q1 = (tc - tk) \cdot Lm,$$

где tc, tk — температура ядра и кожи, Lm — коэффициент теплообмена между ядром и поверхностью кожи.

При отсутствии потовых желез тепловой баланс кожи северного оленя будет определяться соотношением:

$$Rk = Q1 + Qd + Qk,$$

где Qd — тепловые потоки, связанные с пассивной диффузией воды, Qk — конвективный поток тепла между кожей и шерстяным покровом, Rk — радиационный баланс поверхности кожи.

В общем случае [1] радиационный баланс поверхности кожи равен:

$$Rk = \eta_{кор} \cdot (1 - Ak) \cdot 0.5(2 \cdot Sm + ds + Rp \cdot (1 - \phi) + Rt \cdot \phi) + \eta_{дл} \cdot \beta(ta + tps \cdot (1 - \phi) + tpn \cdot \phi - 2 \cdot tk),$$

здесь $\eta_{кор}, \eta_{дл}$ — коэффициенты пропускания коротковолновой и длинноволновой радиации шерстяным покровом, Ak — альbedo кожи, Sm — поток прямой солнечной радиации, поступающей к поверхности тела животного, ds — поток рассеянной радиации, Rp, Rt — полусферические потоки отраженной радиации, поступающие к телу животного от почвы, освещенной лучами солнца, и от почвы, находящейся в тени, отбрасываемой животным, ϕ — коэффициент облученности, показывающий, какая часть полусферического лучистого потока от затененной поверхности земли падает на тело животного, ta — радиационная температура атмосферы, tps — температура подстилающей поверхности, освещенной солнцем, tpn — температура подстилающей поверхности, затененной телом животного, β — коэффициент, характеризующий теплообмен излучением при разности температур 1°C .

Животные на Севере имеют густой шерстяной покров, который даже при линьке существенно ограничивает прохождение потоков коротковолновой и длинноволновой радиации к поверхности кожи. Радиационные потоки с поверхности кожи балансируются обратным излучением. Приближенно можно принять, что $\eta_{кор} = \eta_{дл} = 0$, радиационный баланс поверхности кожи R_k будет нулевым:

$$Q_k + Q_1 + Q_d = 0,$$

Тепловой баланс поверхности шерстяного покрова определяется уравнением:

$$R_o = Q_k + Q_s,$$

где Q_s — теплообмен между поверхностью шерстяного покрова и окружающим воздухом путем конвекции. При линейном приближении:

$$Q_k = \gamma(ts - tk), Q_s = \alpha(ts - tb),$$

где γ — коэффициент теплообмена между поверхностью кожи и шерстяным покровом, α — коэффициент теплообмена между поверхностью шерстяного покрова и окружающим воздухом путем конвекции, ts, tb — температура поверхности шерстяного покрова и окружающего воздуха. Коэффициент γ связан с коэффициентом теплопроводности шерстяного покрова KS соотношением: $\gamma = KS / z$, где z — толщина шерстяного покрова.

Радиационный баланс поверхности шерстяного покрова:

$$R_o = R_1 + R_2 + R_3,$$

где R_1 — потоки коротковолнового излучения солнца, R_2 — потоки теплового излучения, поступающие на поверхность шерстяного покрова, R_3 — тепловой поток, излучаемый с поверхности шерсти.

С учетом принятых допущений радиационный баланс поверхности шерстяного покрова будет описываться соотношениями:

$$R_1 = 0.5(1 - A_s)(2 \cdot S_m + ds + R_p \cdot (1 - \phi) + R_t \cdot \phi),$$

$$R_2 = 0.5\beta(ta + tps \cdot (1 - \phi) + tpn \cdot \phi - 2 \cdot tk),$$

$$R_3 = -\beta \cdot ts,$$

где A_s — альbedo поверхности шерсти оленя.

При относительно низком солнцестоянии на Севере (угол стояния солнца в ареале обитания северных оленей в июне-августе днем 9.5–15.5 час. не превышает 35.5°) можно пренебречь тепловыми пото-

ками с затененной животным части поверхности почвы, положив $\phi = 0$. В результате получим:

$$R1 = 0.5(1 - As)(2 \cdot Sm + ds + Rp),$$

$$R2 = 0.5\beta(ta + tps),$$

$$R3 = -\beta \cdot ts.$$

Таким образом, уравнения баланса тепловых потоков для поверхности кожи и поверхности шерстяного покрова будут иметь вид:

$$Lm \cdot (tc - tk) - \gamma(tk - ts) - Qd = 0,$$

$$\gamma(tk - ts) - \alpha(ts - tb) = 0.5(1 - As)(2 \cdot Sm + ds + Rp) + 0.5\beta(ta + tps) - \beta \cdot ts.$$

Температуру ядра tc отождествляем с ректальной, величина которой приводится в работах [13, 17]. Радиационная температура атмосферы ta рассчитывается на основе стандартных метеоданных. Температура подстилающей поверхности tps , в первом приближении, может быть принята равной температуре воздуха. В работе [1] приведены следующие формулы для расчета коэффициента теплообмена между поверхностью шерстяного покрова и окружающим воздухом путем конвекции α и коэффициента β , характеризующего теплообмен излучением:

$$\alpha = 3(1 + 2.7 \cdot v^{0.67}), \text{ (ккал/м}^2\text{час град),}$$

$$\beta = 30 \cdot 10^{-10} (ta + 2 \cdot ts + tp + 1092)^3, \text{ (ккал/м}^2\text{час град).}$$

При фиксированных значениях коэффициентов теплообмена шерстяного покрова γ и тканей оболочки Lm , в системе уравнений баланса остаются две неизвестные величины — это температура кожи tk и температура поверхности шерстяного покрова ts . Поскольку коэффициент β зависит от ts в третьей степени, то мы получим нелинейную систему уравнения для расчета неизвестных.

Рассмотрим два подхода к решению такой системы. Первый состоит в замене точного значения коэффициента β на приближенное, при расчете которого ts принята равной температуре воздуха tb . В результате получим линейную систему уравнений относительно переменных tk и ts . Разрешив систему получим:

$$ts = ((Rs + \alpha \cdot tb)(\gamma + Lm) + \gamma(Lm \cdot tc - Qd)) / opr,$$

$$tk = ((Lm \cdot tc - Qd)(\alpha + \beta + \gamma) + \gamma(Rs + \alpha \cdot tb)) / opr,$$

где:

$$Rs = 0.5(1 - As)(2 \cdot Sm + ds + Rp) + 0.5\beta(ta + tb),$$

$$opr = (\gamma + Lm)(\alpha + \beta + \gamma) - \gamma^2.$$

Другой способ определения температур состоит в подборе переменных tk и ts с использованием оптимизационной процедуры, минимизирующей ошибку ΔQ в определении теплового баланса:

$$Qk + Qs - Ro = \Delta Q \rightarrow 0.$$

Данный способ обеспечивает заданную точность результата и не требует упрощений и линеаризации исходной системы уравнений для определения неизвестных переменных. Однако для фактического диапазона изменения температур ошибка линеаризации не превосходит 5%. После определения tk и ts по приведенным выше формулам могут быть рассчитаны все основные тепловые и радиационные потоки участков тела животного.

Работа физиологической системы терморегуляции. Система регулирования теплового баланса в модели построена в предположении, что все механизмы терморегуляции организма животного действуют одновременно, реагируя на дисбаланс величин теплопродукции и теплопотерь. Внешние погодно-климатические факторы — температура воздуха, скорость ветра, солнечная радиация и другие влияют на работу системы терморегуляции опосредованно через изменение теплопотерь организма животного. Диапазон изменения регулируемых параметров (толщины шерстного покрова, теплового сопротивления тканей оболочки, теплопотерь с дыханием) задается в соответствии с данными биологических экспериментов [16]. При проведении компьютерных экспериментов на модели первоначально устанавливаются такие значения параметров, при которых величина теплопотерь соответствует средним значениям. Затем выполняется синхронный подбор параметров таким образом, чтобы обеспечить тепловой баланс организма. Шаг подбора параметра зависит от диапазона его изменения и общего числа шагов регулирования.

На модели могут быть исследованы процессы регулирования теплового баланса как для отдельных форм поведения животного, так и для комплексов при циклическом повторении форм поведения, характерных для летнего или зимнего сезонов жизни животных. В первом случае регулировка направлена на поддержание теплового баланса для отдельной формы поведения, во втором — для поведенческого цикла в целом (при возможном нарушении баланса для входящих в цикл форм).

В модели предусмотрены также имитация «мышечной дрожи» для повышения теплопродукции при переохлаждении и прекращение питания для уменьшения теплопродукции при перегреве.

3. Потоки прямой солнечной радиации, поступающие на поверхность тела животного. Для расчета потоков прямой солнечной радиации S_m примем геометрическую модель [1], в которой тело животного аппроксимируется двумя полуцилиндрами длиной L , радиусом P с полусферическими торцами и двух прямоугольников длиной L , высотой H , торцы которых связаны полуцилиндром. Прямоугольники располагаются между полуцилиндрами и представляют плоскую часть боковой поверхности тела.

Для условий, когда животное движется в различных направлениях, т.е. изменяет азимутальное положение тела, в [1] приведена формула для нахождения средних значений потоков солнечной радиации:

$$S_m = S(((m-1) \cdot 2 / \pi \cdot E(h) + (m-1)(n-1) \cdot 2 / \pi \cdot \cos(h) + (n-1)\cos(h) + \pi / 4) / (\pi \cdot (m+n-1+2(m-1)(n-1))),$$

где: h — высота солнца в градусах, $E(h)$ — полный эллиптический интеграл, m, n — безразмерные параметры, характеризующие форму животного: $m = (L+d)/d$, $n = (H+d)/d$, $d = 2P$. Для северного оленя можно принять $H = 0$, т.е. тело может быть аппроксимировано цилиндром диаметром d , длиной L , заканчивающимся полусферами радиусом $d/2$. Соотношение $L/d \approx 4$, при этом $m = 5$, $n = 1$. Тогда:

$$S_m = S(((m-1) \cdot 2 / \pi \cdot E(h) + \pi / 4) / (\pi \cdot m)) \approx S(2.5E(h) + 0.78) / 13.7.$$

Расчет значений эллиптического интеграла выполнялся по формуле $E(h) = 1 + 0.0019(h^2/2 - h^3/270)^{0.8}$, аппроксимирующей табличные данные из [1].

4. Характеристика коэффициентов теплообмена Lm, γ . Коэффициент теплообмена тканей оболочки Lm и коэффициент теплообмена шерстяного покрова γ являются управляемыми переменными, изменяющимися в процессе регулирования теплового баланса животного. Максимальные и минимальные значения Lm и γ для различных частей тела оленя могут быть определены на основе имеющихся фактических данных [16].

Зависимость величины γ от скорости ветра может быть аппроксимирована формулой [8]:

$$\gamma = \gamma_0 + D \cdot v \cdot zzu / (\log(z/p))^2,$$

где v — скорость ветра, γ_0 — величина теплообмена при штиле (ккал/м²час град), D — коэффициент турбулентной диффузии, z/p — соотношения глубины слоев остевых волос и пуха в шерстяном покрове, z_{zi} — межсистемный параметр. В реальном диапазоне изменения температуры воздуха и скорости ветра величины D и z/p изменяются незначительно, что позволяет перейти к линейной аппроксимации:

$$\gamma = \gamma_0 \cdot (1 + c \cdot v),$$

где c — ветровой коэффициент.

Наиболее полные исследования влияния ветра на теплопроводность шерсти северных оленей были проведены К.Куилер в биологическом университете Осло [17, 18]. Эксперименты проводились на образцах меха северных оленей архипелага Свалбард (*Rangifer tarandus platyrhinchus*). Были исследованы образцы меха взрослых оленей и телят в летний, осенний и зимний периоды. Опыты проводились при скорости ветра от 0 до 14 м/сек и постоянной разности температур воздуха и кожи $\Delta t = 30^\circ\text{C}$. Результаты экспериментов показали, что зависимость теплопроводности от ветра с достаточной точностью описывается линейной зависимостью $\gamma = \gamma_0 \cdot (1 + c \cdot v)$. Для взрослых оленей в зимний период $\gamma_0 \approx 0.62$ Вт/м² °С, $c \approx 0.33$, летом $\gamma_0 \approx 2.17$, $c \approx 0.04$, осенью (ноябрь) $\gamma_0 \approx 0.73$, $c \approx 0.04$. Телята новорожденные (июнь) $\gamma_0 \approx 3$, $c \approx 0.1$, летом (август) $\gamma_0 \approx 2$, $c \approx 0.07$, осенью (октябрь) $\gamma_0 \approx 0.9$, $c \approx 0.03$, зимой $\gamma_0 \approx 0.65$, $c \approx 0.03$.

Соколов и Кушнир [16] приводят следующие сведения: о влиянии ветра на северных оленей: при температуре воздуха -40°C и отсутствии ветра теплопродукция оленя составляет около 295 ккал/ч, при скорости ветра 10 м/сек теплопродукция возрастает до 456 ккал/ч. По данным Мута [25] теплоизоляция шерстяного покрова карibu при скорости ветра 10 м/сек составляет около 58% от теплоизоляции при отсутствии ветра, по материалам Ленца и Харта [21] теплоизоляция шерстяного покрова новорожденных телят снижается при этом до 62%, по данным Маркуссена [22] — снижается до 50%.

5. Входные метео и актинометрические данные. Расчеты теплового баланса животного выполняются при некоторой совокупности погодно-климатических и актинометрических данных. Сведения о температуре воздуха, скорости ветра, облачности, влажности воздуха имеются в данных метеослужб (по метеостанциям в районе обитания животных) и данных метеонаблюдений со спутников. Суммы прямой

солнечной радиации на горизонтальную и на перпендикулярную к лучам поверхность, суммы рассеянной радиации, альbedo подстилающей поверхности, высота солнца могут быть взяты из справочников по климату России [11] или данных метеослужб по станциям, выполняющих соответствующие измерения. Полусферический поток отраженной радиации при средних значениях облачности может быть рассчитан на основе сумм прямой солнечной радиации на горизонтальную поверхность и альbedo подстилающей поверхности. Определить температуру подстилающей поверхности при мозаичности растительного покрова на Крайнем Севере весьма сложно. В качестве первого приближения можно принять ее равной температуре воздуха. Радиационная температура атмосферы может быть определена по формуле:

$$ta = (tb + 273((0.65 + 0.05e^{0.5})(1 + 0.22N^2))^{0.25} - 273,$$

где e — упругость водяного пара (мб), N — облачность в долях от единицы. Упругость водяного пара связана с относительной влажностью воздуха W соотношением: $W = e / eM \cdot 100 \%$, где eM — упругость насыщения водяного пара. Для определения упругости насыщения водяного использовалась аппроксимационная зависимость: $eM = 0.2 + 0.024((tb + 50) / 10 - 1)^{3.8} + 0.3((tb + 50) / 10 - 1)$ при $tb \geq -40^\circ\text{C}$, при $tb < -40^\circ\text{C}$, $eM = 0.2$. Среднеквадратическая ошибка аппроксимации составляет около 5%.

В качестве примера в табл. 1 приведены радиационные факторы для метеостанции Эссей (№ 24105, 68.47° С.Ш., 102.4° В.Д). при средних условиях облачности ($\text{мдж/м}^2\text{мес}$).

Таблица 1. Среднемесячные значения радиационных факторов для метеостанции Эссей

Месяц	1	3	5	7	9	11
S расч	0	400	510	710	40	0
S'	0	86.5	203	323	57.6	0
ds	0	132	418	227	100	0
h град	0	6.2	23.3	25.2	10.5	0
ta °C	-61	-44	-17	7.5	-6.5	-43
Ap	0.8	0.82	0.63	0.13	0.5	0.8
Rp	0	71	130	42	25	0
$E(h)$	1	1.03	1.15	1.17	1.05	1

Величины S' , ds , h , Ap взяты из [11], $E(h)$ — значение эллиптического интеграла. Величина прямой солнечной радиации рассчитывалась по формулам $S = S' / \sin(h)$ (с 3 по 9 месяц), $S = S' / \sin(2h)$ (для 2 и 10 месяца), а полусферический поток отраженной радиации от освещенной солнцем подстилающей поверхности - по формуле $R_p = S' \cdot Ap$.

6. Результаты идентификационных экспериментов. Для настройки параметров модели и ее верификации мы использовали результаты натуральных наблюдений и экспериментов, опубликованные в работах [8, 12, 13, 15–18].

Приведем некоторые результаты расчетов для северного оленя весом 100 кг, зима, «отдых стоя», ректальная температура 38.5 °С. Согласно результатам компьютерных экспериментов теплопродукция равна 5.46 ккал/кг^{0.75}час, энергетический метаболизм 1.73 ккал/кг час. При температуре воздуха +3°С среднее тепловое сопротивление шерстяного покрова равно 2.5 кло, тканей — 0.18 кло, при -40 °С тепловое сопротивление шерсти возрастает до 5, а тканей до 0.3 кло (табл. 2, 3). Теплопроводность шерстяного покрова на боку оленя составляет около 1 ккал/м²час (1.2 Вт/м²°С) при толщине 4.1 см и при отсутствии ветра. Полученные величины близки к результатам биологических экспериментов.

Таблица 2. Тепловые характеристики шерстяного покрова: тепловое сопротивление (кло), проводимость (ккал/м²час град, Вт), толщина (см), зима, олень стоит

Части тела	Единицы измерения	Температура воздуха °С				
		+3	-7	-20	-30	-40
Бок	кло	2.6	2.85	3.8	4.5	5.3
	(ккал/м ² час град)/Вт	2.15/ 2.5	1.93/ 2.25	1.45/ 1.7	1.2/ 1.4	1.0/ 1.2
	толщина, см	2	2.2	2.9	3.5	4.1
Верхняя часть конечностей	кло	2.45	2.7	3.7	4.4	5.2
	(ккал/м ² час град)/Вт	2.27/ 2.64	2.06/ 2.4	1.92/ 2.2	1.6/ 1.85	1.35/ 1.57
	толщина см					
Нижняя часть конечностей	кло	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2
	(ккал/м ² час град)/Вт	2.53/ 2.9	2.53/ 2.9	2.53/ 2.9	2.53/ 2.9	2.53/ 2.9
	толщина, см	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7

Таблица 3. Тепловые характеристики тканей оболочки: тепловое сопротивление (кло), проводимость (ккал/м²час град, вт), зима, олень стоит

Части тела	Единицы измерения	Температура воздуха °С				
		+3	-7	-20	-30	-40
Бок	кло	0.13	0.13	0.14	0.15	0.16
	(ккал/м ² час град)/вт	43/50	43/50	40/46.5	37/43	35/41
Верхняя часть конечностей	кло	0.16	0.17	0.2	0.22	0.25
	(ккал/м ² час град)/вт	35/40	33/38	28/33	25/29	22/26
Нижняя часть конечностей	кло	0.55	0.63	0.9	1.1	1.5
	(ккал/м ² час град)/вт	10/11.6	9/10.5	6.2/7.2	5/5.7	3.7/4.3

Так, теплопродукция северных оленей зимой по [15, 16] равна 5.2-5.7 ккал/кг^{0.75} час, энергетический метаболизм 1.66-1.8 ккал/кг час. Теплопроводность шерсти карibu около 1.2 вт/м²°С при толщине шерсти 5 см [23], теплопроводность шерсти оленей Свалбарда [18] около 0.65 вт/м²°С при толщине 6.7 см в отсутствии ветра.

Таблица 4. Температура кожи оленя в зависимости от температуры воздуха

Части тела	Температура воздуха °С			
	3	-20	-30	-40
Бок	36.7/36.6	36.3/36.3	36.2/36.2	36.1/36
Верхняя часть конечностей	36.3/36.2	35.4/35.6	35.1/35	34.9/35
Нижняя часть конечностей	31.3/30.6	21.7/21.7	15.6/13.1	9.1/9.3

В табл. 4 приведены данные о температуре кожи оленя зимой — расчеты на модели/экспериментальные данные по [15]. Среднеквадратическая величина ошибки не превосходит 1.5% при выбросе в 15% для гистальных отделов конечностей при -30°С.

Таблица 5. Нижняя критическая температура для оленей в зависимости от скорости ветра

Вес тела (кг)	Скорость ветра (м/с)				
	0	5	10	15	20
130	-62	-41	-33	-27	-20
80	-53	-38	-29	-24	-17

Нижняя критическая температура для взрослого самца северного оленя при безветрии по [16], близка к -60°C . На модели показано (табл. 5), что критическая температура существенно зависит от ветра и при скорости ветра 10 м/с возрастает почти в 2 раза — до -33°C . Вес животного в меньшей степени влияет на величину критической температуры. Для взрослой самки весом 80 кг (снижение веса на 40% относительно веса самца) критическая температура увеличивается всего на 14% — до -53°C .

На модели были проведены эксперименты по оценке величин коэффициентов пропускания солнечной радиации шерстяным покровом оленя ($\eta_{кор}$, $\eta_{дл}$). По биологическим данным разность температур кожи для освещенных солнцем и затененных частей тела животного составляет около 1°C . Модельные расчеты показали, что при нулевых значениях коэффициентов разность температур составляет около 0.1 градуса. Разогрев кожи, соответствующий данным натурных измерений происходит, если к поверхности кожи проходит около 20% потока коротковолновой солнечной радиации, поступающей на поверхность шерстяного покрова животного.

7. Заключение. Как экспериментальное средство, модель может быть использована для оценки влияния климатических факторов на энергопотери, тепловой баланс и активность животных. Модель может служить для проверки существующих и выдвижения новых гипотез о процессах терморегулирования организма животных. Одно из перспективных применений — это включение модели теплового баланса в состав программного обеспечения интегрированного мониторинга [7] для определения, отслеживания и прогнозирования расположения благоприятных для существования животных термонейтральных зон ареала.

Литература

1. *Айзенштат Б.А.* Метод расчета радиационного и теплового баланса животных. Вопросы биометеорологии, вып. 20 (101), Л.: Гидрометеоздат, 1974. С. 27-48.
2. *Бернал Дж.* Наука и история общества. М.: ИИЛ, 1956. 743 с.
3. *Будыко М.И.* О тепловом балансе живых организмов // Изв. АН СССР, сер. геогр., 1959, № 1. С. 29 – 35.
4. *Горшков В.Г.* Физические и биологические основы устойчивости жизни. М.:ВИНИТИ, 1995. 470 с.
5. *Ермакова И.И.* Математическое моделирование процессов терморегуляции у человека. Итоги науки и техники. ВИНТИ, сер. Физиология человека и животных. М.: 1987, Т. 33. С.1-136.
6. *Иванов К.П.* Биоэнергетика и температурный гомеостазис. Наука ЛО 1972. 168 с.
7. *Колтациков Л.А., Лавриненко И.А., Зеленцов В.А., Михайлов В.В., Petrov A.N.* Система интегрированного мониторинга популяции диких северных оленей Таймыра с применением аэрокосмических технологий // Труды СПИИРАН. СПб.: Наука, 2013, Вып.6
8. *Колтациков Л.А., Михайлов В.В., Мухачев А.Д.* Экосистема «человек-олень-пастбища». СПб: ГТУ, 2011. 386 с.
9. *Михайлов В. В., Мордовин В. Ю.* Модель энергозатрат животных и климат // Труды СПИИРАН. СПб: Наука, 2005. Вып. 2, т.2 .С. 407-417.
10. *Мордовин В.Ю., Михайлов В.В., Колтациков Л.А.* Влияние снежного покрова на метаболизм организма и потребление энергии диким северным оленем. //Ресурсы, экология и рациональное использование диких северных оленей в СССР СО ВАСХНИЛ, Новосибирск,1990. С. 84-90.
11. Научно-прикладной справочник по климату России (арктический регион) солнечная радиация. Под редакцией В.Ф. Радионов. СПб: Гидрометеоздат, 1987. 235 с.
12. *Овсов А.С.* Терморегуляторные механизмы природных адаптаций северного оленя. Автореф. канд. дисс. Л.:1991. 20 с.
13. *Сегал А.Н.* Терморегуляция северного оленя (*Rangifer tarandus*). Зоол. ж., 1980, т. 59, №2. С. 1718-1735.
14. *Соколов А.Я.* Суточный бюджет и основные статьи расходов у северного оленя в летний и зимний период. Журнал общей биологии, т.52, №1, 1991. С. 1-15.
15. *Соколов А.Я., Кушниц А.Р.* Биоэнергетика северного оленя. Новосибирск, 1986. 97 с.
16. *Соколов А.Я., Кушниц А.Р.* Терморегуляция и биоэнергетика северного оленя. Новосибирск: Изд. СО РАН, 1997. 178 с.
17. *Cuyler C., Oristland N.* Effect of wind on Svalbard reindeer fur insulation, *Rangifer*, 2002, 22 (1). P. 93-99.
18. *Cuyler C.* Temperature Regulation and Survival in Svalbard Reindeer (*Rangifer tarandus platyrhynchus*). Dissert. for the Degree of Doc. Scientiarum. Oslo, 1992, 119 pp. unpublished.
19. *Lars P., Folkow L., Mercer J.* Partition of heat loss in resting and exercising winter and summer insulated reindeer. The American Physiological Society. 1986. P. 32-40.
20. *Lentz P., Hart J.S.* The effect of wind on heat loss through the fur of newborn caribou. *Can. J. Zool.* 1960, 24. P. 679-687.
21. *Markussen K.A., Rognmo A., Blix A.S.* Some aspects of thermoregulation in newborn reindeer calves (*rangifer tarandus tarandus*). *Acta Physiol. Scan.* 1985, 123. P. 215-220.
22. *McEwan E.N.* Energy metabolism of barren ground caribou (*Rangifer tarandus*). *Can. J. Zool.* 1970, № 48. P. 905-913.

23. *Mikhailov V.* Simulation of Animal's Heat Balance. Trans. of IV Int. Conf. Problems of Cybernetics and Informatics (PCI'2012), Baku, 2012. P. 47-63.
24. *Moot I.* The thermal insulation of caribou pelts., Textile. Res. J., v.25, N 10, 1955. P. 823-837.
25. *White B., Daniel C, Russell D.* CARMA's integrative modeling: development and application of an energy/protein model. Proceedings of 13 Int. Arctic Ungulate Conference. Yellowknife, Canada, 2011. P.69.

Михайлов Владимир Валентинович — д.т.н, профессор; ведущий научный сотрудник лаборатории информационных технологий в системном анализе и моделировании, СПИИРАН. Область научных интересов: системный анализ, разработка моделей и методов исследования экологических и популяционных систем, разработка моделей теплового баланса организма животных, методов зооклиматического анализа и мониторинга. Число научных публикаций — 175. mwwcari@gmail.com, СПИИРАН, 14-я линия, д. 39, Санкт-Петербург, 199178, РФ; п.т. +7(812) 328–0103, факс +7(812) 328–4450.

Mikhailov Vladimir Valentinovich — Ph.D., Dc.Sci., Prof.; leading researcher, Laboratory for Information Technologies in Systems Analysis and Modeling, SPIIRAS. Research interests: systems analysis, development of models and methods for studying environmental and population systems, modeling of the thermal balance of the body of animals, methods of analysis and zooclimatic monitoring. The number of publications — 175. mwwcari@gmail.com, SPIIRAS, 14-line, 39, St. Petersburg, 199178, Russia; rt +7 (812) 328-0103, fax: +7 (812) 328-4450.

Поддержка исследования. Данная работа была выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 13-08-00702), Русского географического общества (грант 07/19/2011), программы CARMA (Circum Arctic Rangifer Monitoring and Assessment project).

Рекомендовано лабораторией информационных технологий в системном анализе и моделировании, заместитель директора по научной работе Соколов Б.В., д.т.н., проф. Статья поступила в редакцию 25.06.2013.

РЕФЕРАТ

Михайлов В.В. Модель регулирования теплового баланса северного оленя как элемент программного обеспечения интегрированного мониторинга.

Рассмотрены вопросы построения модели теплового баланса северного оленя. Проанализированы биологические данные о средствах терморегуляции животных, включая системы физиологической, химической и поведенческой регуляции. В качестве базового принято положение о наличии термонейтральных зон, в которых термический баланс поддерживается физиологической системой терморегуляции. При этом отсутствуют дополнительные затраты энергии или снижение теплопродукции, направленные исключительно на поддержание теплового баланса организма. В модели учтено влияние температуры воздуха и радиационной температуры атмосферы, скорости ветра, облачности, состояния снежного покрова, солнечной радиации, веса животных и их поведения на продуцирование и расход тепла. В качестве исходных данных для расчетов могут служить данные метеостанций, метеорологических спутников и региональных климатических моделей.

Система регулирования теплового баланса в модели построена в предположении, что все механизмы физиологической системы терморегуляции действуют синхронно, реагируя на дисбаланс величин теплопродукции и теплопотерь. При этом вклад каждого механизма в восстановление баланса определяется его терморегуляционной эффективностью.

Модель относится к классу компарментных. Модель двухслойная. Первый слой представлен компарментом «ядра», второй слой — компарментами «оболочки». Источником теплопродукции в модели является ядро, температура которого полагается постоянной. Оболочка обеспечивает теплоизоляцию ядра и регулирование тепловых потоков путем изменения теплопроводности шерстяного покрова, тканей оболочки и теплопотерь с дыханием. Модель реализована в среде MATLAB. Приведены основные расчетные формулы модели и результаты ее идентификации. Для идентификации были использованы данные натурных экспериментов и результаты машинных расчетов о величине теплопродукции, тепловых характеристиках шерстяного покрова и тканей оболочки, температуре кожи различных частей тела животного. С помощью модели была рассчитана нижняя критическая температура воздуха для животных разного веса при различной скорости ветра.

Модель может быть использована для проверки гипотез о работе систем терморегуляции, для расчета теплового баланса и оценки параметров терморегуляции при различных сочетаниях погодно-климатических факторов. Одно из перспективных применений — это включение модели теплового баланса в состав программного обеспечения интегрированного мониторинга для определения, отслеживания и прогнозирования расположения благоприятных для существования животных термонейтральных зон ареала.

SUMMARY

Mikhailov V.V. **Model of regulation of the heat balance of the reindeer as part of the software integrated monitoring system.**

The problems of constructing a model of the heat balance of reindeer. Analyzed biological data on the means of thermoregulation of animals, including a system of physiological, chemical and behavioral regulation of heat fluxes. The base made provision for the presence of thermoneutral zones in which thermal balance is maintained by physiological thermoregulation system. In this case, no additional energy costs or decrease heat production, aimed solely at maintaining the heat balance of the body. In the model into account the effect of air temperature and radiation in atmospheric temperature, wind speed, cloud cover, snow conditions, solar radiation, the weight of the animals and their behavior on the production and consumption of heat. The initial data for the calculations can serve as weather data, weather satellites, and regional climate models.

The system of regulation of the heat balance in the model is based on the assumption that all the mechanisms of physiological thermoregulation system operate synchronously in response to the imbalance values of heat production and heat loss. The contribution of each mechanism to restore balance is determined by its thermoregulatory efficiency.

The model belongs to the class of compartmental. Two-layer model. The first layer is a compartment of the "core", the second layer — the compartments of the "shell". The source of heat production in the model is the core, the temperature is assumed to be constant. The shell provides thermal insulation core and regulation of heat flows through the thermal conductivity of the coat, shell fabric and heat loss from respiration. The model is implemented in the environment of MATLAB. The basic model formulas and the results of its identification. For identification, we used data of field experiments and the results of computer calculations on the amount of heat production, the thermal characteristics of the coat and tissue membranes, skin temperature of different parts of the animal's body. The model was designed lower critical temperatures for animals of different weights for different wind speeds.

The model can be used to test hypotheses about the operation of the temperature control for the calculation of the heat balance and thermoregulation of the parameter estimates for various combinations of climatic factors. One of the promising applications - is the inclusion model of the heat balance in the software integrated monitoring to identify, track and predict the location favorable to the existence of animals thermoneutral zones of the area.