

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
УРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ВЫЧИСЛИТЕЛЬНЫЙ ЦЕНТР им. А.А. ДОРОДНИЦЫНА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

СООБЩЕНИЯ ПО ПРИКЛАДНОЙ МАТЕМАТИКЕ

**О.П. ЛЮЛЯКИН, Д.А. САРАНЧА, Р.В. ТРАЩЕЕВ,
Ю.С. ЮРЕЗАНСКАЯ**

**МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ
ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ**

ВЫЧИСЛИТЕЛЬНЫЙ ЦЕНТР ИМ. А.А. ДОРОДНИЦЫНА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
МОСКВА 2013

УДК 57.02.001.57:574.4

Ответственный редактор

канд. биол. наук

В.П. Пасеков

Предложен комплексный подход для моделирования эколого-биологических объектов. Он опирается на полный набор операций – от обоснования выбора объекта до построения набора взаимосвязанных моделей. Применение такого подхода для описания сообщества «растительность – лемминги – песцы» позволило обосновать модели разного класса, сформулировать гипотезы о ведущих механизмах, определяющих колебания численности тундровых животных. Данный подход был распространен на моделирование сообщества «растительность – северный олень».

Ключевые слова: *экология биосистем, тундровые популяции, имитационное моделирование, дискретное отображение, системная динамика.*

Рецензенты: *С. Н. Боранбаев,
Ю.В. Бибик*

Научное издание

© Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Вычислительный центр им. А.А. Дородницына
Российской академии наук, 2013

1. Принципы имитационного моделирования

В наше время уже накопились определенные традиции применения имитационного моделирования. Попробуем дать представление о том, что мы будем понимать под имитационным моделированием в этой работе. «Имитационное моделирование является методом анализа систем большой размерности, при неполной информации о структуре системы» [1, с. 220]. Имитационное моделирование – это компьютерная технология, которая позволяет создавать модели в результате конструктивного диалога между модельером, специалистом по имитационному моделированию, и экспертами, специалистами в изучаемой области знаний. Как правило, имитационные модели сложны, имеют большую размерность, много экзогенных факторов, часть которых носит случайный характер. Основной метод исследования – вычислительный эксперимент.

А что же нового дают новые имитационные технологии по сравнению со старыми аналитическими методами? Новых моментов достаточно много. Отметим следующие аспекты. Популярность идей имитационного моделирования связана со следующими моментами: с доступностью для широкого круга специалистов прикладников; с практическим отсутствием ограничений на степень детализации модели; с возможностью эффективно использовать как информацию экспертов, так и общие сведения об аналогичных объектах; с возможностью изучения динамических режимов в многомерном пространстве параметров.

Выделим следующие особенности имитационных моделей. Прежде всего, это стремление описать реальность, описать количественно (в экологии такое описание называют портретным), а не ограничиться качественной моделью. Второй аспект – это использование вычислительного эксперимента при исследовании модели.

Но эти указанные выше моменты – «стремление к реальности» и потребность в «вычислительных экспериментах» – как бы чисто внешняя сторона имитационных моделей, более глубинное – это диалоговые возможности, возможности активно подключать к моделированию лиц, далеких от математики, подключаться на «максимально возможных» уровнях. «Гораздо более важное значение имеет такая организация имитационных экспериментов, когда эксперт непосредственно участвует в имитационном эксперименте, получая от ЭВМ информацию о моделируемом процессе, анализируя ее и вводя в машину выработанные на основе этого анализа решения» [2, с. 5].

Еще один аспект, возможно и не такой существенный, но «специфически имитационный» – это возможность проведения «сценарных расчетов», активное введение в процесс моделирования экзогенных факторов. И еще одно замечание. При описании явления нередко используют несколько моделей, но это, как правило, модели разного уровня детализации. При имитационном моделировании можно (и часто нужно) описывать явление разными моделями на одном уровне детализации. Такой подход позволяет компенсировать такой (в некотором смысле) недостаток, как однозначность модели, описать однозначными моделями, но как бы многозначно, с разных сторон, выделяя различные аспекты процесса. Этот момент будет очень важен при внедрении имитационных моделей в область гуманитарных исследований.

Имитационные модели по сложности значительно превосходят классические модели. В связи с этим требования к модели, к ее структуре еще более жесткие, чем при создании аналитических моделей.

Важно подчеркнуть, что пригодность той или иной модели зависит не только от свойств объекта, но и от характера решаемой задачи [3, с. 15]. Чтобы создать модель большой размерности и в то же время понять ее ведущие механизмы, с

особой тщательностью должна проходить конкретизация постановки задачи, целей исследования. «Важно подчеркнуть, что пригодность той или иной модели зависит не только от свойств объекта, но и от характера решаемой задачи» [3, с. 15]. «...Сложность моделей, с которыми нас сталкивает практика, такова, что получить более или менее полное представление о ее общих свойствах за ограниченное время крайне трудно. Поэтому особое значение приобретает проблема «целей исследования», т.е. выделения основных вопросов, необходимых для практики» [4, с. 94].

Если при создании аналитической модели еще возможно «абстрагирование», то для имитационных моделей это недопустимо. С.В. Фомин и М.Б. Беркинблит [3, с. 13] так описывают специфику «аналитического» (в противовес имитационному) подхода к моделированию сложных объектов. «При создании математических моделей мы максимально отвлекаемся от конкретных деталей моделируемого явления. Из основной особенности математических моделей – их общности – вытекает и вторая их особенность: возможность точного и строгого исследования таких моделей. Наиболее общие модели оказываются и наиболее простыми (чем больше отброшено конкретных деталей, тем меньше сложность модели) и в силу этого допускают строго логическое математическое исследование». Но, «что возможно Юпитеру, то невозможно быку». Именно «конкретика», зауженность постановки задачи позволяет «найти иголку в стоге сена», найти (или создать) ведущее звено в имитационной модели. В имитационных моделях мечта о «строгом логическом математическом исследовании» в наши дни еще остается мечтой.

Важный момент имитационного моделирования – это возможность представить объект как в деталях, так и в целом, что позволяет подойти к пониманию системы на «физическом уровне». Существует даже термин «вычислительная физика». Говоря о вычислительном эксперименте, Н.Н.Моисеев сделал

следующее замечание: «как и во всяком эксперименте, который всегда является диалогом с Природой, большую роль играет интуиция и глубокое понимание изучаемой физики» [4, с. 95].

А что такое физический подход в отличие от математического, которым «засорены» аналитические подходы моделирования, хорошо отражено в книге Р.Фейнмана [5]. «Математик готовит абстрактные доказательства, которыми вы можете воспользоваться, приписав реальному миру некоторый набор аксиом. Но в физике вы должны понимать связь слов с реальным миром. Получив какие-то выводы, вы должны их перевести на реальный язык и на язык природы ... Только так вы сможете проверить истинность своих выводов. В математике этой проблемы не существует вовсе. Когда вы знаете, о чем идет речь, ... вы можете обратиться к здравому смыслу, к интуиции ... несчастный математик переводит все это на язык уравнений, и поскольку символы для него ничего не означают, у него лишь один компас – математическая строгость и тщательность доказательств. Физик же, который ... знает, каким должен быть ответ, может позволить себе догадки и приходит к цели довольно быстро. Излишняя математическая строгость не очень полезна в физике. Но нельзя ставить это в вину математикам» [5, с. 162].

Напрашивается сравнение: аналитический подход – подход математика, имитационный подход – подход физика. Математики находятся в поисках общих форм «описания мира», физики используют математику, но определенную и для конкретных постановок, а не вообще.

Такие сравнения навели на мысль проиллюстрировать суть имитационного моделирования, его закрытую для специалистов «кухню» через аналогию с подходом математиков при проведении рассуждений на физическом уровне строгости. В своей работе А.М.Молчанов [6, с. 196-197] отметил, что на «математическом уровне» строгости нет теории резонансов

в нелинейных колебательных системах, но что это не означает, что невозможны такие исследования «на физическом уровне строгости». Далее есть желание процитировать точно. «При таком подходе отбрасывают [7, с. 27] мешающие члены (уверяя себя и других, что это делается из физических соображений, и что отброшенные члены не существенны), после чего оставшиеся изучают» [6, с. 196-197].

Итак, и при имитационном моделировании, если что-то не получается, то начинают что-то добавлять (или устранять), якобы из экспертных оценок (у А.М. Молчанова из «физических» соображений). И далее действительно все исследуется, и если удалось что-то удачно отбросить (или добавить), то получается целостное описание явления. Это позволяет уже посмотреть на явление в целом. Начинает формироваться представление об объекте. Подыскиваются (в подсознании) аналогичные объекты, начинает работать интуиция. После получения целостной картины, начинается период критического отношения к собственной модели. Устраняются «ненужные», малообоснованные предположения, оценки («физические» или «экспертные»). Осуществляется поиск дополнительного экспериментального (или теоретического) материала для совершенствования модели.

Не будем вдаваться в дискуссию, кто и что лучше. Но при имитационном моделировании важна конкретика. В данном исследовании рассматривается проблема анализа колебаний численности животных, классическая проблема количественной экологии. Да не просто животных, а тундровых животных в рамках соответствующих моделей популяций и сообществ.

Перейдем снова к общим проблемам имитационного моделирования.

«Первой задачей имитационного исследования является точное определение проблемы и детальная формулировка целей исследования. Как правило, определение проблемы явля-

ется непрерывным процессом, который обычно осуществляется в течение всего исследования. Оно пересматривается по мере более глубокого понимания исследуемой проблемы и возникновения новых ее аспектов.

Уровень детализации модели зависит от цели ее создания. Необходимо рассматривать только те элементы, которые имеют существенное значение для решения исследуемой проблемы. Выбранный уровень детализации должен позволять абстрагироваться от неточно определенных из-за недостатка информации аспектов функционирования реальной системы» [8].

Следует помнить, что имеющиеся в распоряжении исследователя реальные данные о функционировании системы являются всего лишь выборкой из того, что могло произойти в прошлом. В ходе имитационного исследования могут быть сбои в прогнозе модели, ошибочные допущения, от которых в дальнейшем приходится отказываться, переформулировки целей исследования, повторные оценки и перестройки модели. Такой итеративный процесс позволяет разработать имитационную модель, которая дает верную оценку альтернатив. Логика построения модели должна быть простой и понятной всем участникам имитационного исследования; в случае необходимости имитационная модель должна легко модифицироваться. Имитационные модели помогают эффективно рассмотреть различные гипотезы, последствия упрощений, проанализировать следствия из них.

Главное – это диалоговые возможности. Возможность «по ходу дела» в процессе анализа результатов вычислительных экспериментов менять свойства модели, проводить «сценарные расчеты», и главное – отойти от представлений, что модели могут дать лишь качественное описание. В принципе, они могут быть количественными.

Как на этапе формулирования проблемы, так и на этапе моделирования необходимо тесное взаимодействие между ма-

тематиками и биологами. «Специалисту по системам необходимо начинать работу с интенсивных дискуссий с группой людей, конкретно знающих систему. Эти люди должны быть активными участниками моделирования ...» [9, с. 31].

Исходные (первые) модели бывают порой далеки от совершенства, но при их формировании исследователи вынуждены четко формулировать предположения. Биологи пытаются мыслить формальным выражением – создается платформа для диалога, основа «междисциплинарного» языка описания биологических процессов.

Цель первого этапа моделирования – создание замкнутого описания. Первые этапы моделирования всегда учебные – можно смело, опираясь на знание экспертов, приступать к моделированию. По ходу моделирования происходит естественное освоение предметной области. При формировании модели, ее модификации невозможно быть постоянно в контакте с экспертами. Иногда приходится принимать решение и вопреки их мнению или существующим традициям. В процессе моделирования модельер изучает систему и, по достижению определенной «стадии зрелости», становится способным критически относиться к заложенной в модель системе знаковых представлений. Он уже берет ответственность за качество используемой информации и становится способным сделать отбор среди альтернативных предложений, а в случае необходимости, дополнить недостающий знаковый материал за счет собственных экспертных оценок.

Разработчик модели должен понять структуру системы, выявить правила ее функционирования и суметь выделить в них самое существенное, исключив ненужные детали. В имитационных моделях существует соответствие между элементами модели и элементами реальной системы, поэтому проверка адекватности разработанной модели включает сравнение ее структуры со структурой системы, а также сравнение того, как реализованы элементарные функции и решения в модели и

системе. Модель должна быть простой для понимания и в то же время достаточно сложной, чтобы реалистично отображать характерные черты реальной системы. Наиболее важными являются принимаемые разработчиком решения относительно того, верны ли принятые упрощения и допущения, какие элементы и взаимодействия между ними должны быть включены в модель.

Модельер берет ответственность за математическое описание объекта, сам становится экспертом, ощущает себя «единым архитектором» набора вычислительных имитационных моделей, описывающих данное явление. Он должен отвечать за конечный продукт и обеспечить принцип «развития», модифицируемости модели. Из потребности диалога вытекает еще одно требование – принцип «наглядности»: доступности (прозрачности) исходных предпосылок и результатов моделирования для лиц, далеких от компьютерных технологий.

После создания замкнутого описания и базовой имитационной модели, начинается основной этап моделирования исследуемого объекта – создание набора взаимосвязанных моделей, создание «имитационной системы» в терминах Ю.Н.Павловского [2].

А) Критический анализ предположений модели, позволивших создать замкнутое описание. Устранение «жучков» – слабо обоснованных предположений. Поиск более обоснованных положений.

Б) Параллельно с критическим анализом модели происходит поиск ведущих механизмов рассматриваемого явления.

В) Удобнее оказывается не расширять исходную модель (избежать эффекта «динозавра»), а писать новую независимую модель. Но здесь возникает проблема стыковки различных сопряженных моделей.

Г) Эта потребность естественно приводит к построению упрощенных моделей, которые допускают параметрическое (квазианалитическое) исследование.

Работа с имитационной системой.

А) Исследование упрощенных моделей. Цели разнообразные. Первая цель – понять, как работает и основная модель, и ее «новые» подблоки. Вторая – взаимоувязка различных моделей. Третья – возможность использования упрощенных моделей для формулирования (биологических) гипотез об основных механизмах формирования данного явления.

Б) Проведение более детального исследования упрощенной модели. В ряде случаев, это может привести к более полному пониманию свойств детальных моделей, совершенствованию гипотез о моделируемом явлении, постановке новых вычислительных экспериментов.

В) Особая роль упрощенной модели в исследовании колебаний численности популяций тундровых животных привела к поиску более тесной связи функций последования и исходной (имитационной) модели. На основе совместного анализа эколого-биологической информации и результатов вычислительных экспериментов в ряде случаев удается сформулировать и решить «обратную имитационную задачу». Она состоит во введении таких дополнительных предположений, которые позволили получить формулы, связывающие параметры исходной модели сообщества с параметрами разностного уравнения.

Определение системы во многом субъективно, т.е. оно зависит не только от цели разработки модели, но и от того, кто именно определяет систему. Система рассматривается как состоящая из множества взаимосвязанных элементов, объединенных для выполнения определенной функции.

Как на этапе формулирования проблемы, так и на этапе моделирования необходимо тесное взаимодействие между разработчиками модели и экспертами. Логика построения модели должна быть простой и понятной всем участникам имитационного исследования; в случае необходимости имитационная модель должна легко модифицироваться. Тесное взаи-

модействие на этапах формулирования проблемы и разработка модели создает у эксперта уверенность в ее правильности [8, с. 13].

«При построении модели большой размерности – имитационной модели – нужно иметь в виду, что любая «математическая модель» – это всегда схема явления (процесса), из которой удалены детали, несущественные с точки зрения целей моделирования. Причем математическая модель – это не просто схема, это формальная схема. Определение «формальная» означает, что из этой схемы с помощью формальной логики можно выводить следствия, которые трансформируются затем в утверждения, касающиеся изучаемого процесса. В частности, если речь идет о модели процесса, развивающегося во времени, то с помощью модели можно (в рамках схемы) предсказывать его развитие. Адекватность математической модели – это ее способность предсказывать свойства процесса, которые соответствуют реальности, в частности, правильно предсказывать его течение. Всякая модель адекватна при некоторых условиях, в некоторых рамках, поскольку модель – это не копия реальности, и она не может быть таковой из-за своего формального характера» [2, с. 5].

«Установление адекватности имитационной модели исследуемой системе осуществляется на этапе валидации – оценки соответствия имитационной модели реальной системе» [10]. Валидация модели обычно выполняется на различных уровнях. В имитационных моделях существует соответствие между элементами модели и элементами реальной системы, поэтому проверка адекватности разработанной модели включает сравнение ее структуры со структурой системы, а также сравнение того, как реализованы элементарные функции и решения в модели и системе. В процессе валидации сравнение должно осуществляться на основе данных о функционировании системы. Но следует помнить, что имеющиеся в распоряжении исследователя реальные данные о функционировании

системы являются всего лишь выборкой из того, что могло произойти в прошлом.

Есть модель, и не важно, кто ее сделал и как, с применением вычислительной техники или без нее. Но существенно, для какой цели используются модели: для показа возможностей математических методов или для получения биологически значимых результатов. Конечно, биологически значимые результаты получали и получают и с помощью аналитических моделей, но все же, в силу «прозрачности» модели, велик соблазн заняться и математическими (общесистемными, теоретическими) проблемами.

Имитационные модели не имеют таких «математических красот». Работа в значительной степени рутинная, по сравнению с аналитическим моделированием: озарение и получение простого математического описания. В то же время создание имитационных моделей (в стиле Дж.Форрестера и не только) более технологично. Хотя есть и технологии создания аналитических моделей, но они как бы сделаны под автора, не то чтобы «ноу-хау», но все же субъективность большая.

Итак, разделение на имитационные и аналитические модели – это фактически вопрос о степени участия математиков в междисциплинарных исследованиях. При этом за чисто «математическим междусобойчиком» не нужно забывать о биологах, строящих собственные математические (в основном имитационные) модели. Они хотят получить простую и надежную методологию исследования эколого-биологических систем, простую, может быть не точно сказано, скорее понятную модель, не засоренную специальной терминологией, проиллюстрированную на решении понятных биологических задач.

Деятельность по поиску фундаментальных соотношений будет всегда в центре внимания в полуколичественных областях, к которым относится и экология. И еще долгое время будет строиться набор моделей под конкретную постановку, исходя из «физики» процесса. « ... сложность моделей, с которы-

ми нас сталкивает практика, такова, что получить более или менее полное представление о ее общих свойствах за ограниченное время крайне трудно. Поэтому особое значение приобретает проблема «целей исследования», т.е. выделения основных вопросов, необходимых для практики. Кроме того, как и во всяком эксперименте, который всегда является диалогом с Природой, большую роль играет интуиция и глубокое понимание изучаемой физики» [8, с. 94-95].

2. Современный обзор имитационного моделирования леммингов и полевок

В работе [11] отмечается эффект глобального потепления, который наиболее сильно выражен в полярных регионах и приводит к географическому сдвигу ареала распространения леммингов и полевок, а также к изменению демографической структуры популяций. Предсказания погоды были использованы при создании имитационной модели, воспроизводящей циклы леммингов и полевок. В статье [12] также исследуется влияние климатических циклов на временную, пространственную и экологическую динамику леммингов и полевок. В работе [13] флуктуации климата привязываются к периодическим вымираниям леммингов.

В работе [14] описана имитационная модель взаимодействия леммингов и песцов при меняющихся климатических условиях. Результаты моделирования показывают, что цикличность леммингов не оказывает прямого влияния на выбор кормовой базы песцов, однако избыток леммингов коррелирует с количеством размножающихся песцов и таким образом оказывает существенное влияние на динамику численности популяции песцов.

Выделение трофических связей в экосистеме арктической тундры посредством моделирования кормовой базы рассмотрено в работе [15]. Главная цель этой работы – оценить

степень воздействия трофической связи «растительность – травоядные животные» на трофические связи экосистемы в целом (влияние хищников). При этом использовались имитационные модели, учитывающие трофические взаимодействия в биоценозе. В состав травоядных животных входили лемминги, в состав хищников – песцы. Модель показывает, что меньше 10% годовой растительной продукции потребляется травоядными животными, но 20-100% годового воспроизводства травоядных животных потреблялось хищниками. Влияние травоядных животных на растительность также ослабело со временем, вероятно из-за увеличения биомассы растительности. Среди травоядных животных наибольшему воздействию хищников подвергались лемминги, но при избылии леммингов это не оказывало существенного влияния на характер динамики их численности. Один из видов леммингов поедался особенно сильно, что объясняет его постоянную низкую биомассу. Однако выедание второго вида леммингов варьировалось в зависимости от их количества. Наиболее вероятно, что это внесло вклад в высокоамплитудные периодические флуктуации при избылии данного вида. Результаты моделирования показали, что травоядные не лимитируют растительность в данном регионе, но зафиксированы сильные взаимодействия в системе «хищник – травоядные животные».

В работе [16] посредством имитационного моделирования сообщества «песцы – травоядные животные» (среди которых есть лемминги), показано, что крупномасштабные миграции жертв влияют на функционирование и воспроизводство хищников. В частности, циклы леммингов генерируют сильную временную изменчивость скорости воспроизводства песцов.

Упрощенная математическая модель, описывающая данную ситуацию, изложена в работе [17], она решается численно и аналитически. В статье [18] также учитываются сезонные потоки мигрирующих жертв (леммингов и полевков) при по-

строении имитационной модели сообщества «лемминги–полевки–песцы».

Имитационное моделирование с использованием матриц, учитывающих возрастную структуру, реализовано в статье [19].

В работе [20] построена имитационная модель, описывающая размножение леммингов в подснежный период, опираясь на размеры их фекалий, найденных в норах. В статье [21] подчеркивается, что приток ресурсов через границы экосистемы оказывает влияние на структуру ресурсов, потребляемых в экосистеме. При этом использовалась модель баланса массы, с акцентом на ведущую роль хищников в системе «лемминги–песцы».

В последние годы накопилось большое количество данных о циклических изменениях численности популяций. При этом цикличность связывают с пространственными аспектами поведения популяции, описывая их в моделях в форме периодических бегущих волн. В работе [22] используются имитационные модели типа реакции-диффузии для описания данного явления у полевок, также в статье [23] изложена имитационная модель такого типа, использующая натурные данные. В работе [24] рассматривается система «полевки–растительность».

Сравнивается вклад двух различных сезонных механизмов на динамику этой системы. Первый механизм включает в себя фиксированную продолжительность сезона размножения и переменную скорость рождения полевок в этот период, второй механизм описывает переменную продолжительность сезона размножения и фиксированную скорость рождения полевок в этот период. Исследование имитационной модели показало, что переменная длина сезона приводит к многолетней цикличности при варьировании параметров в более широких пределах, чем при переменной скорости рождения. Эти результаты подчеркивают сложность динамических эффектов

сезонного воздействия. В работе [25] исследуется, как сезонные колебания воздействуют на циклы полевых хищников. Результаты были получены при имитационных экспериментах при переменной продолжительности сезона размножения, при этом применялись бифуркационный анализ и модель «хищник–жертва». Было высказано предположение, что изменения продолжительности сезона размножения приводят к изменениям в периоде многолетних циклов и что наибольший период соответствует наименьшей продолжительности сезона размножения.

Исследование имитационной модели, описывающей динамику численности полевых хищников [26], показало, что хищники наиболее склонны к частой эмиграции из экосистемы и становятся более избирательными с выбором направления движения, когда их жертвы проявляют пространственно-временную динамику. К тому же показано, что степень рассредоточения хищников может существенно меняться во времени и пространстве. Проведенное модельное исследование показало, что популяции хищников будут наиболее уязвимы, когда динамика жертвы отклоняется от стабильной.

В работах [27, 28] рассмотрена гипотеза о подавлении размножения у некоторых видов полевых хищников при возникновении высокого риска хищничества со стороны пушных зверьков. В этом случае самки останавливают размножение, т.к. не размножающиеся самки имеют больше шансов на выживание.

В работе [29] приводится эмпирическое доказательство того, что основные виды растительности, потребляемые полевыми хищниками, содержат повышенное количество кремнезема, которое уменьшает качество корма. Проведенное с помощью имитационной модели исследование показало, что данное явление влияет на цикличность полевых хищников.

Помимо вышеперечисленных работ, следует отметить работу [30], в которой моделируется влияние климата на динамику полевых хищников в степи.

Модели, опубликованные в работах [31, 32], связывают динамику численности грызунов с таким модельным феноменом как «хаос».

Структурно-ориентированное моделирование является общей стратегией при моделировании сложных систем. При таком подходе множество структур, наблюдаемых на различных масштабах и уровнях, используется для оптимизации устройства модели, а так же для тестирования и выбора иерархии моделей ключевых процессов и для их калибровки. Это отражено в работе [33], в которой применяется агентное моделирование полевков.

Такой подход наиболее близок к методике комплексных исследований, предлагаемой авторами данного сообщения.

Агентно-ориентированная модель, описывающая динамику полевков, изложена в работе [34]. В этой работе рассмотрена имитационная модель популяции полевков, учитывающая пространственные особенности поведения особей. Она основана на учете поведенческих и экологических данных. Были сгенерированы повторяющиеся временные ряды плотности численности полевки. При этом использовали измеренные средний размер популяции и среднюю амплитуду. Эти ряды были обработаны последовательно посредством статистического авторегрессионного моделирования. Учитывалось влияние хищников, сдвиг сезона размножения и изменение уровня фрагментации ареала. Обнаружено, что в основном фрагментация ареала влияет на цикличность полевки.

3. Современный обзор имитационного моделирования северных оленей

Норвежский северный олень (*Rangifer tarandus tarandus*) фактически подразделяется на 23 изолированных популяции главным образом из-за отсутствия традиционной миграции и коридоров движения, что вызвано развитием инфраструктуры.

В работе [35] построена имитационная модель современной миграции оленей, при этом были использованы археологические находки для количественного описания долговременных изменений в занимаемой оленями площади с учетом влияния антропогенного воздействия, временной масштаб моделирования охватывает столетия. Местоположения 3113 ловушек, построенных 600-2000 лет назад и используемых до периода давности 350-400 лет, тестировали местоположения современных коридоров движения. Также использовались данные о движении оленей за последние 10 лет. Используя анализ пути животных, были охарактеризованы прямой, косвенный и суммарный эффекты различных инфраструктур множественных масштабов (радиусом 1, 5 и 10 км) на вероятность использования древних коридоров движения. Туристические кабины и дороги оказывают наиболее сильные длительные прямые воздействия на большинстве масштабов: одна туристическая кабина в радиусе 1 км приводит к полному выходу оленей с территории и к 46% уменьшению вероятности использования данной территории соответственно.

Канадский северный олень (*Rangifer tarandus caribou*) по берегу Онтарио распространен на протяжении широкого географического градиента. В статье [36] были использованы данные с высоким разрешением от 114 особей по площади 450 000 км² по берегу северного Онтарио. Они использовались для того, чтобы связать склонность животных к передвижению с основными локальными переменными окружающей среды – проницаемостью среды обитания, угрозой хищничества и доступностью корма. В этой работе было показано, что значительное количество наблюдаемой изменчивости в структурах движения в пространстве и во времени может быть вызвано локальными условиями окружающей среды. При этом существуют остаточные индивидуальные различия, которые отражают пространственную структуру популяции.

Знание о процессах, в которых учитывается плотность популяции, является важным звеном при принятии решений при управлении популяциями живой природы. Эмпирические данные демонстрируют зависимость прироста популяции от ее плотности. Используя опубликованные данные о северном олене, при помощи логистического уравнения, введенного в имитационную модель, в работе [37] исследуется влияние плотности популяции на ее рост, на управление промыслом популяции, а также на регулирование выживаемости и воспроизводства оленей.

Перед началом работ, оценивающих антропогенное воздействие на экосистему, важно определить наиболее ценные территории для северных оленей [38], что позволяет минимизировать воздействие этих факторов на экосистему. Выбор корма был оценен за пять летних периодов на Северной Аляске перед индустриальным развитием региона. Добыча нефти и газа может производиться с учетом экологических характеристик этих областей.

Радиотелеметрические ошейники часто используются для оценки демографических параметров животных, например степени выживаемости за год и рождаемости. Если животные носят радиоошейники на протяжении многих лет и статистические регулирования не производятся, то вышеупомянутые оценки могут быть смещены нехарактерной возрастной структурой и индивидуальной изменчивостью животных в ошейниках. Чтобы оценить количественно влияние различных факторов на величину этих возможных смещений, была создана имитационная модель группировки самок канадского северного оленя (*Rangifer tarandus granti*), а затем на моделируемых животных случайным образом одели ошейники [39]. Ошейники были одеты на всех самок старше двух лет, они оставались на животных около семи лет. Имитационное моделирование показало, что степень выживания была переоценена на 3,4%, а степень воспроизводства особей – на 3,3%. Величина этих от-

клонений увеличивается, когда животные остаются в ошейниках более длительный период. Увеличенная индивидуальная изменчивость приводит лишь к небольшим возрастаниям степени выживания и скорости прироста.

В работе [40] была использована долговременная крупномасштабная база данных и имитационные исследования для оценки вклада нескольких видов хищников на потребление полудомашних северных оленей в Швеции. Плотность популяции животных, широта местности и погода влияли на скорость прироста. Был сделан вывод о том, что существует биологический базис, компенсирующий влияние хищников.

Северный олень (*Rangifer tarandus*) считается исчезающим в Канаде. Изолированная популяция (Little Smoky herd) в северо-центральном регионе находится под большим риском исчезновения из-за антропогенной активности (добыча нефти, газа и лесная промышленность изменяют динамику экосистемы) [41]. Для оценки этих воздействий была разработана пространственно явная агентная имитационная модель, воспроизводящая выбор зимнего ареала обитания оленей. Данная модель состоит из оленей-агентов, наделенных искусственным интеллектом, в том числе обладающих памятью. Для расчетов использовалась сетка, воспроизводящая ландшафт движения оленя. Эта сетка содержит информацию о наличии кормов, их энергосодержании, а также о риске нападения на оленей хищников. Эта модель была откалибрована, используя данные, полученные с датчиков-ошейников оленей за полугодовой период.

Анализ наземных и спутниковых данных подчеркивает очевидность различных региональных изменений снежного покрова из-за широко распространенного потепления и увеличения объема зимних осадков, что является характерной чертой арктического климата за последние 40-50 лет. В работе [42] упомянуто, что изменение в продолжительности снежного

периода может изменять динамику численности северного оленя.

В статье [43] подчеркивается, что антропогенные линейные воздействия такие, как дороги, железнодорожные пути, сейсмические линии увеличивают риск хищничества на оленей со стороны волков. Здесь при имитационном моделировании также используются данные, полученные с датчиков-ошейников. Влияние времени года также учитывалось. Наблюдение за животными велось 8 лет.

В работе [44], используя сезонную имитационную индивидуально-ориентированную модель, исследовалось, как климатические изменения в окружающей среде влияют на выбор стратегий размножения и динамику численности популяций северных оленей.

4. Методика комплексных исследований

Метод комплексных исследований (КОИС) экологических объектов был создан при разработке методов использования ЭВМ в качестве инструмента интеллектуальной поддержки в междисциплинарном процессе создания и анализа математических моделей сложных иерархических систем при неполных, разноплановых и неизбежно искаженных данных о свойствах изучаемого объекта. Метод КОИС – это способ получения биологически значимых результатов с использованием всей палитры возможных математических и биофизических подходов, объединяющий формальные и неформальные методы, имитационные и аналитические подходы. Метод направлен на создание набора взаимосвязанных математических моделей, позволяющих сформулировать и обосновать гипотезы о ведущих механизмах изучаемого эколого-биологического процесса, в условиях дефицита и неизбежного искажения исходных данных.

Метод КОИС появился благодаря развитию компьютерных (имитационных) технологий (и прежде всего «системной динамики» Дж. Форрестера), позволяющих при моделировании использовать оценки экспертов (прежде всего биологов) и тем самым тем самым внести в модель недостающую информацию, что привело к существенному развитию методов математического моделирования по сравнению с предшествующим (аналитическим) периодом. Но наряду с большим количеством достоинств, таких как снятие ограничений на степень детализации модели, исследование ее свойств с помощью вычислительных экспериментов (и др.), имитационные модели имеют ряд существенных недостатков (ограничения численными расчетами, «необозримность моделей»...) и возможность переложить ответственность за содержательную часть модели на экспертов. Основной тезис для создания методики КОИС состоит в следующем.

Детальная имитационная модель, где каждый блок проверен, выверен со специалистами, не гарантирует правильной работы модели. Такая модель не может быть самодостаточной – это полуфабрикат, инструмент по переработке исходной биологической (и не только) информации, инструмент по предварительному исследованию объекта, по генерации «новой информации» об объекте, полученной в результате вычислительных экспериментов с исходной имитационной моделью. Для ее эффективного использования она должна быть компонентом набора взаимосвязанных моделей, состоящих из детальных имитационных моделей и сопряженных с ними упрощенных моделей. Упрощенные модели имеют небольшое количество переменных, допускают проведение подробного портретного исследования, позволяют настраивать исходную модель на соответствующие режимы, а также выдвигать гипотезы о ведущих механизмах изучаемого явления.

Стремление довести процесс моделирования сложных малоизученных эколого-биологических объектов, с далеко не-

полной информацией об их свойствах, до генерации гипотез о ведущих механизмах изучаемого явления приводит к необходимости максимизации использования всех резервов моделирования, к комплексным исследованиям.

Такие исследования включают в себя всю последовательность операций. Сбор, анализ и переработка исходной (биологической) информации. Обоснование выбора объекта, переменных и уравнений для его описания; выбор явления для раскрытия свойств объекта («тестирующего явления»); обоснование и построение детальных имитационных моделей; анализ их свойств и проведение с ними вычислительных экспериментов. Формирование имитационной системы – набора сопряженных моделей, как детальных, проясняющих и уточняющих отдельные аспекты изучаемого явления, так и создание связанных с ними упрощенных моделей для описания в целом свойств исходной (основной) имитационной модели. Формулирование гипотез о ведущих механизмах исследуемого явления.

Обоснование упрощенных (аналитических) моделей осуществляется посредством совместного анализа эколого-биологической информации и результатов вычислительных экспериментов, на основании редукции (упрощения) базовых имитационных моделей. В рамках комплексных исследований возможна постановка и решение обратной имитационной задачи: выбор таких (экологически допустимых) постулатов исходной имитационной модели, которые позволили бы получить на основе исходной модели точно, а не приближенно, предложенную упрощенную модель и связать параметры полной и упрощенной модели.

Успех моделирования во многом определяет удачный выбор объекта. Преимуществом обладают системы, развивающиеся в некоторых экстремальных условиях, поскольку «в норме» процессы коэволюции, стремление к гомеостазу затрудняют выявление ведущих механизмов. Определяющим

фактором выбора является наличие «тестирующего эффекта» (ТЭ) – яркого экологического явления, позволяющего выявить ведущие механизмы изучаемого процесса.

Исходя из анализа ТЭ, осуществляется выбор уровня описания объекта и методов его математического описания, под которые подбирается информация об объекте, дополненная экспертными оценками. Тем самым возникает триада – тестирующий эффект, методы моделирования, информация об объекте. Наличие ТЭ создает возможность для реализации принципа минимальности – использования минимально возможной математической структуры, необходимой для имитации изучаемого явления. Для построения содержательной модели, кроме принципа минимальности, используются два других: системность (учет многообразия связей внутри и вне изучаемого объекта) и принцип экологического соответствия – привлечение предположений, не противоречащих доступным экологическим данным.

5. Модель «растительность – лемминги – песцы»

В данной статье в качестве объекта моделирования была выбрана тундра – популярный экологический объект [45-47]. Главное достоинство выбранного объекта – наличие ярко выраженных регулярных колебаний численности животных, в частности, песцов и их основного корма – леммингов (тундровых грызунов, широко известных своими миграциями), что является надежным тестирующим эффектом при исследовании динамики численности животных.

Биофизический анализ структуры пастбищной (наземной) части тундрового биоценоза указал на возможность автономного рассмотрения сообщества «растительность–лемминги–песцы» (РЛП) [48]. Структура математической модели выбиралась в виде системы трех обыкновенных диффе-

ренциальных уравнений первого порядка (экологический конструктор):

$$\frac{dF_x}{dt} = R_x - M_x - D_x, \quad (1)$$

где R_x – прирост, M_x – естественное отмирание, D_x – отчуждение. Динамика биомасс каждого трофического уровня определяется тремя аддитивными компонентами – скоростями репродукции, отчуждения и естественного отмирания, а каждая из компонент, в свою очередь, формируется как произведение константы и соответствующей функции (в том числе и экспертно оцененной).

Такой подход соответствует степени изученности биофизики экологических процессов, многообразию предположений и позволяет учитывать различные представления экологов в различных модификациях модели. Было создано большое количество версий модели: первоначально буквальный перенос идеи сильных трофических взаимодействий (типа «хищник-жертва») с последующим использованием гипотезы о пороговой зависимости прироста биомассы леммингов от биомассы растительности [48, 49] и других гипотез.

Процесс перестройки модели развивался в двух основных направлениях: в расширении (углублении) биофизических представлений о биологических свойствах биоценоза и в поиске эффективных математических способов их выражения. Анализ результатов вычислительных экспериментов и экологической информации выявил определяющее значение внутривидовой динамики леммингов в формировании колебаний численности животных тундрового сообщества. Большое число других модифицирующих предположений было связано с увеличением стабильности (ограниченности траекторий) модели. При отборе предположений использовались два биофизических критерия (независимых от экспертных оценок и постулатов классических моделей) – удержание траекторий в положительном квадрате и воспроизводство соот-

ветствующих динамических режимов. Описание этой версии модели «растительность – лемминги – песцы» (РЛП) дано в работах [48, 50].

Для того чтобы дополнительно проанализировать популяцию леммингов (ведущий блок сообщества «растительность – лемминги – песцы»), была построена и проанализирована модель популяции леммингов с учетом возрастной структуры, привязанная к конкретному региону: пос. Тарей (Западный Таймыр). В основу модели были положены данные В.А. Орлова [51], дополненные литературой и экспертными оценками. Рассматривались два вида леммингов, обитающих в данном регионе: копытные и сибирские.

Проведенные на ЭВМ расчеты воспроизвели характерные для Западного Таймыра трехлетние колебания численности для сибирских и копытных леммингов [52, 53].

Результаты моделирования, представленные в стандартном виде временной динамики колебаний численности, удобны для сопоставления с динамикой численности реальных популяций, но непригодны для анализа механизмов ее формирования. Для представления результатов моделирования колебаний численности животных, возникающих за счет сезонных изменений параметров (неавтономности модели), удобно использовать функции последования, которые хорошо аппроксимируют исходную имитационную модель.

В результате аппроксимации результатов вычислительных экспериментов (рис.1) были получены две функции последования. Кривые 1, 1' – зависимость плотности в конце сезона размножения от плотности перезимовавших соответственно копытного и сибирского лемминга (выраженные в процентах от максимальной численности копытных леммингов). Кривая 2 – зависимость плотности в начале сезона размножения от плотности в конце предыдущего сезона для обоих видов леммингов. Пунктиром *ABCDEQA* выделен 3-х летний цикл.

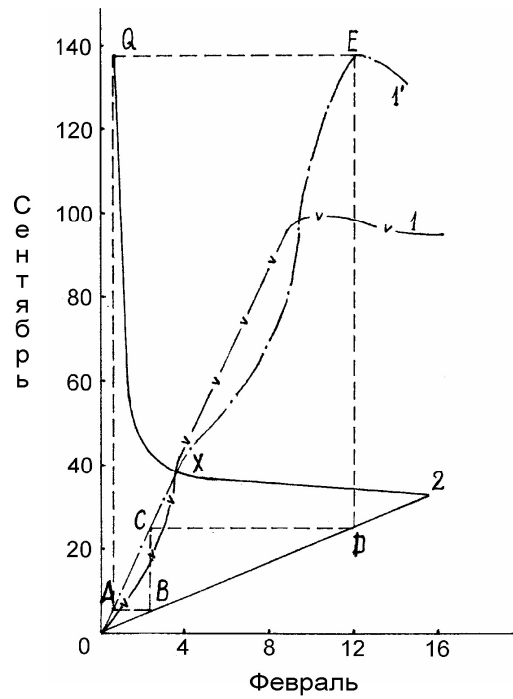


Рис. 1. *Функции последования и схема (пунктир) цикла леммингов*

Для кривой 1 значения аргумента берутся по горизонтальной оси, а значения функции – по вертикальной; для кривой 2 – наоборот: значения аргумента находятся на вертикальной оси, а значения функции – на горизонтальной оси. Значения плотностей сибирского и копытного леммингов нормированы на максимальную плотность копытного лемминга.

Использование функций последования позволяет выделить вклад видовых и региональных особенностей в процессе формирования циклов численности, а также понять специфику динамики сравниваемых видов в периоды репродукции

и зимовки. Кривая 1, соответствующая периоду размножения, хотя и несколько отличается у двух видов леммингов, имеет S-образный вид, характерный для большинства животных (иногда его называют логистическим законом роста) [54]. В то же время кривая зимней выживаемости 2 в большей мере отражает не только особенности леммингов, но и специфику ее появления в данном регионе. Это не означает исключительного значения смертности в период отсутствия размножения в целом для формирования циклов леммингов, а скорее указывает на возможный путь сопряженной эволюции формы взаимодействия процессов рождаемости и смертности в популяции при данном типе динамики численности.

Эти две функции последования (рис. 1) могут быть заменены одномерным разностным уравнением классического типа – функцией последования, связывающей численности леммингов в двух соседних годах (рис. 2), здесь P – прирост биомассы леммингов в благоприятный год, d – нормированная биомасса леммингов в оптимальном биотопе (понятие «оптимальный биотоп» было введено в работах [48, 55] и подразумевает область пространства обитания с «оптимальными условиями проживания», в оптимальном биотопе при любых условиях выживает определенное количество зверьков). Анализ свойств полученного разностного уравнения представляет самостоятельный интерес.

Функции последования выступают как интегральные характеристики, в формализованном виде отражающие тот факт, что для возникновения существующих в природе колебаний численности важен не какой-то отдельно взятый параметр или фактор, а влияние их комплекса со всеми сложностями их взаимодействия (например, репродукция может компенсировать смертность, и т.п.).

Кроме того, эти функции являются удобным языком общения математиков, биофизиков и биологов. Они интегральны по своей сути и не зависят от многих «мелких предположе-

ний» о параметрах смертности и размножения: случается, что взаимные ошибочные постулаты при наложении могут взаимно нейтрализоваться, давая правильную динамику. Основные возражения количественных экологов против дискретных уравнений снимаются в рамках данной модели.

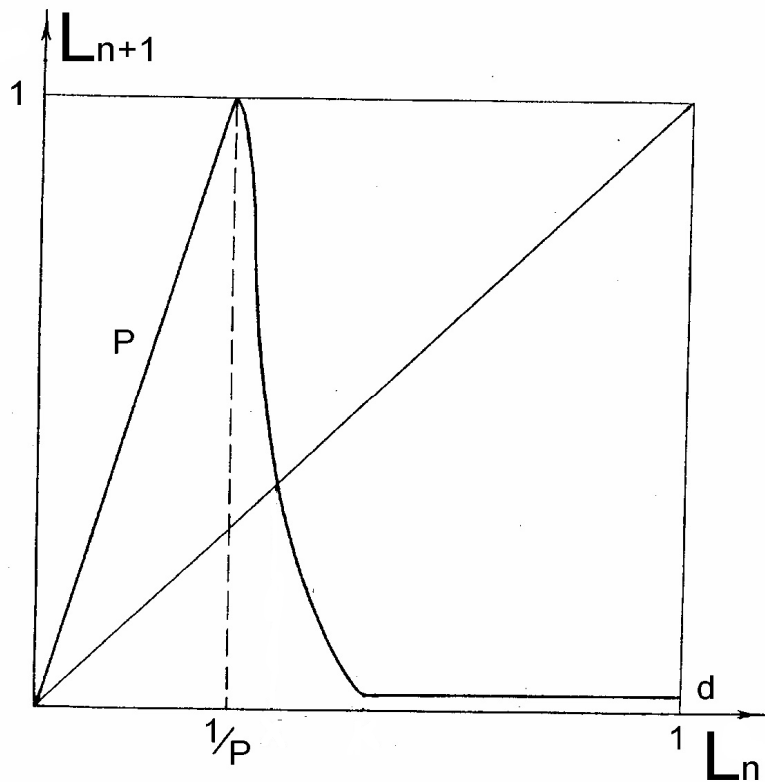


Рис. 2. *Функция последования, связывающая численность леммингов L_n в двух соседних годах*

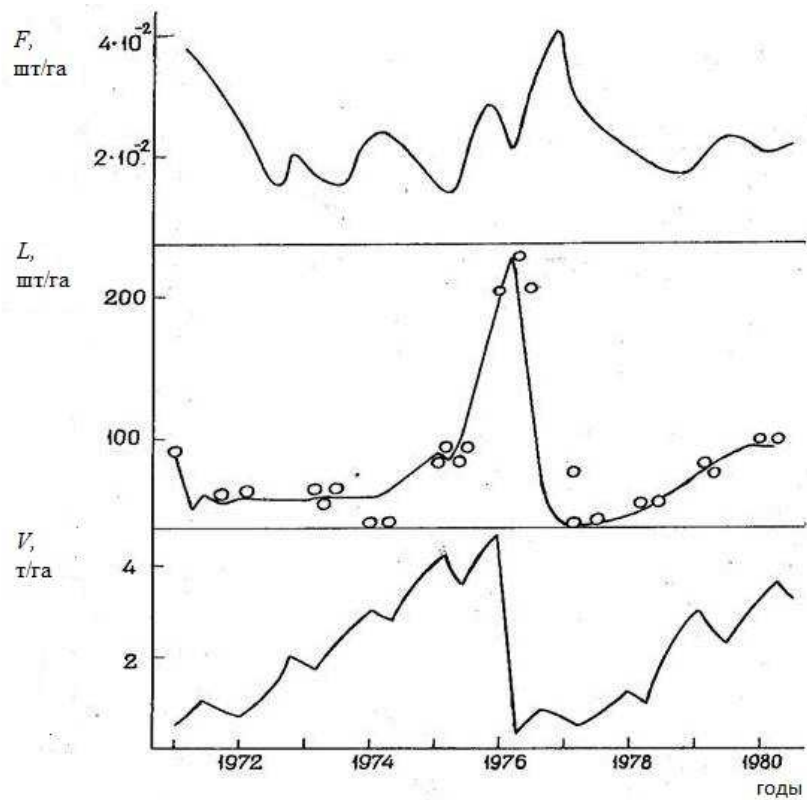


Рис. 3. Результаты вычислительного эксперимента с моделью РЛП и зарегистрированная на острове Врангеля динамика изменения численности копытного лемминга [56], отмеченная «кружками»

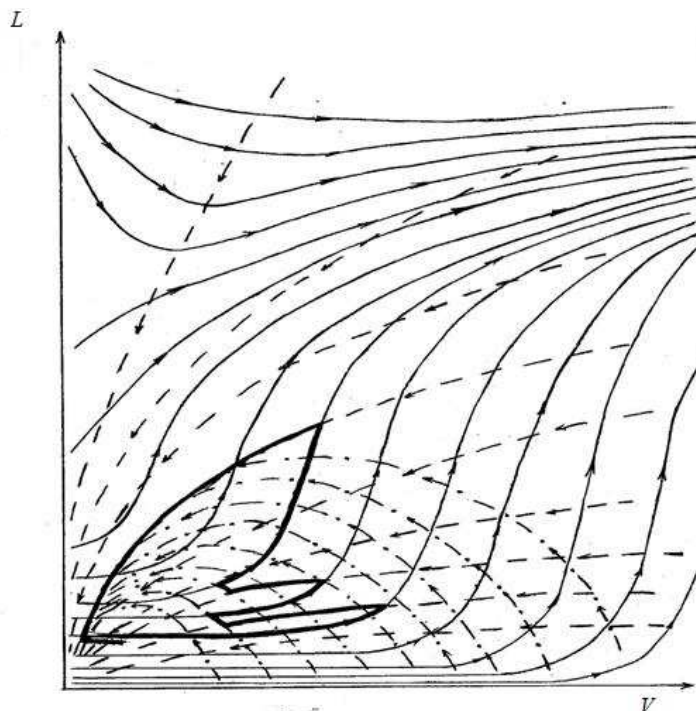


Рис. 4. Фазовый портрет подсистемы «растительность V – лемминги L »

В результате вычислительных экспериментов с имитационной моделью были получены характерные для тундры трех-, четырехлетние циклы колебаний численности леммингов и песцов. На рис. 3 представлены результаты одного из имитационных экспериментов с моделью «растительность V – лемминги L – песцы F » (РЛП) и зарегистрированная на острове Врангеля [56] динамика изменения численности копытного лемминга, отмеченная «кружками», а на рис. 4 изображен фазовый портрет подсистемы «растительность – лемминги», который был построен с помощью численных расчетов полной модели для каждого из сезонов. Здесь жирная линия представляет собой одну из реализованных траекторий, а тонкие – фа-

зовые кривые в различные сезоны: штриховая линия – зимний период, лемминги не размножаются; штрихпунктирная – период подснежного размножения; сплошная – летний период.

Стремление приблизиться к пониманию механизмов формирования динамики численности тундровых животных привели к созданию завершающих этапов метода КОИС. Была построена модель популяции леммингов с возрастной структурой [56], определяющая характер колебаний численности животных тундрового сообщества, что дало возможность обосновать в качестве упрощенной модели одномерное разностное уравнение, связывающее численности леммингов (ведущего блока в модели РЛП) в двух соседних годах [32, 57]. Особая роль упрощенной модели в исследовании колебаний численности популяций тундровых животных привела к поиску более тесной связи функций последования и исходной (имитационной) модели РЛП. На основе совместного анализа эколого-биологической информации и результатов вычислительных экспериментов удалось сформулировать и решить «обратную имитационную задачу». Она состоит во введении таких дополнительных предположений, которые позволили получить формулы, связывающие параметры исходной модели сообщества с параметрами разностного уравнения.

5.1. Обратная имитационная задача (построение упрощенной модели)

В ходе решения обратной имитационной задачи удалось получить формулы, связывающие исходную имитационную модель РЛП и разностное уравнение, исходя из результатов вычислительных экспериментов (и в соответствии с эколого-биологическими данными) [55].

Для этого были проведены следующие упрощения:

1) из рассмотрения была удалена подсистема песцов, т. к. их влияние на динамику леммингов мало;

2) считалось, что во все периоды, кроме зимы и весны после пика численности, кормовая база (растительность) не лимитирует динамику численностей леммингов;

3) используется положение – в конце летнего периода биомасса растительности достигает максимального значения $V = V_{\max}$;

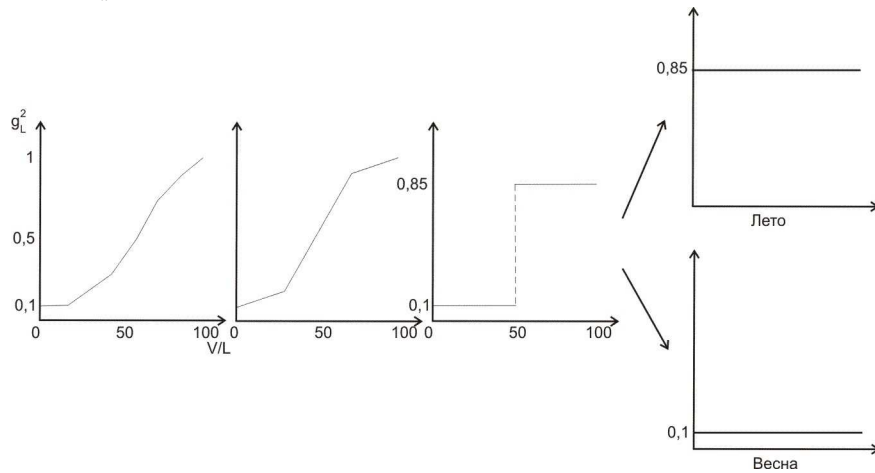


Рис. 5. Последовательные этапы линейзации трофической функции леммингов

4) трофическая функция, описывающая взаимодействие леммингов с растительностью и формализующая снижение ценности кормов при их дефиците, характеризуется двумя константами – одной в случае нехватки корма и второй, когда корма достаточно; на рис. 5 представлены последовательные этапы аппроксимации трофической функции леммингов; кусочно-линейная аппроксимация делается все более грубой и заканчивается сезонным разбиением трофической функции; по оси абсцисс – обеспеченность пищей; по оси ординат – прирост биомассы леммингов;

5) зависимость смертности леммингов от обеспеченности кормами описывалась двумя способами: либо корма достаточ-

но (минимальная смертность), либо он вообще недоступен (максимальная смертность);

б) функция, отражающая зависимость смертности леммингов от сезона, в каждом из сезонов заменялась на константу.

Использование приведенных выше упрощающих предположений позволило получить искомое разностное уравнение. Оно состоит из трех участков. Первый (корма достаточно весь год) – происходит линейный рост биомассы леммингов (численности), третий – корма не хватает уже в зимний период, выживают только особи в оптимальном биотопе, биомасса (численность) постоянна в этом диапазоне (горизонтальный участок – «ступенька»), и между ними находится второй участок: переходная зона – корма не хватает в весенний период.

В результате получаем разностное уравнение, связывающее численность леммингов в двух соседних годах [55]. Для нормированной переменной $\tilde{L} = L/L_{max}$ оно имеет вид:

$$\tilde{L}_{n+1} = \begin{cases} P\tilde{L}_n, & \tilde{L}_n \leq 1/P, \\ 1 - r(\tilde{L}_n - 1/P), & 1/P < \tilde{L}_n \leq \tilde{B}, \\ d, & \tilde{L}_n > \tilde{B}. \end{cases} \quad (2)$$

Здесь P – прирост биомассы леммингов в благоприятный год; величина \tilde{B} определяется из условий возникновения бескормицы в конце зимы; d – нормированная биомасса леммингов в оптимальном биотопе, коэффициент r – характеризует изменение биомассы леммингов в условиях нехватки кормов в весенний период.

На рис. 6 представлена связь параметров моделей разной степени детализации. Уровень 1 – имитационная модель. Уровень 2 – аналитическая модель. Уровень 3 – разностное уравнение. Полная расшифровка параметров модели представлена

в работе [55], наиболее значимые параметры описаны в табл. 1.

Таблица 1. *Расшифровка некоторых параметров имитационной и аналитической моделей*

t_w	Продолжительность зимы
t_p	Продолжительность весны
t_s	Продолжительность лета
\hat{g}_2^1	Константа, заменяющая трофическую функцию для весеннего и зимнего периодов
\hat{g}_2^2	Константа, заменяющая трофическую функцию для летнего периода
\hat{g}_3^1	Константа, заменяющая функцию зависимости смертности леммингов от сезона в зимний период
\hat{g}_3^2	Константа, заменяющая функцию зависимости смертности леммингов от сезона в весенний период
\hat{g}_3^3	Константа, заменяющая функцию зависимости смертности леммингов от сезона в летний период
p_p	Изменение численности (биомассы) леммингов за весну, если корма достаточно
p_{p2}	Изменение численности (биомассы) леммингов за весну, если корм не доступен
p_s	Изменение численности (биомассы) леммингов за лето
p_w	Изменение численности (биомассы) леммингов за зиму, если корма достаточно

p_{w_2}	Изменение численности (биомассы) леммингов за зиму, если корм не доступен
$\eta = \exp(p_s t_s)$	Изменение численности леммингов в течение летнего сезона
$\mu_1 = \exp(p_p t_p)$	Изменение численности леммингов в течение весеннего сезона, если корма достаточно
$\mu_2 = \exp(p_{p_2} t_p)$	Изменение численности леммингов в течение весеннего сезона, если корм не доступен
$\nu = \exp(p_w t_w)$	Изменение численности леммингов в течение зимнего сезона, если не было подрыва корма
$P = \eta \mu \nu$	Изменение численности популяции леммингов в благоприятный год
β	Емкость оптимального биотопа
$d = \frac{\beta \mu_2}{P}$	Уровень оптимального биотопа для разностного уравнения. Минимальная численность популяции леммингов.
r	Линейный коэффициент переходной зоны
B	Индикатор наступления бескормицы зимой

Формулы пересчета параметров имитационной модели в параметры разностного уравнения представлены на рис. 7.

5.2. Разностное уравнение

Наличие упрощенных моделей в форме разностных (дискретных) уравнений позволило устранить требования о необходимости введения в модель РЛП нелинейности во взаимо-

действие видов в «жесткой» внутривидовой регуляции и показало возможность возникновения периодичности за счет особенностей сезонного поведения модели.

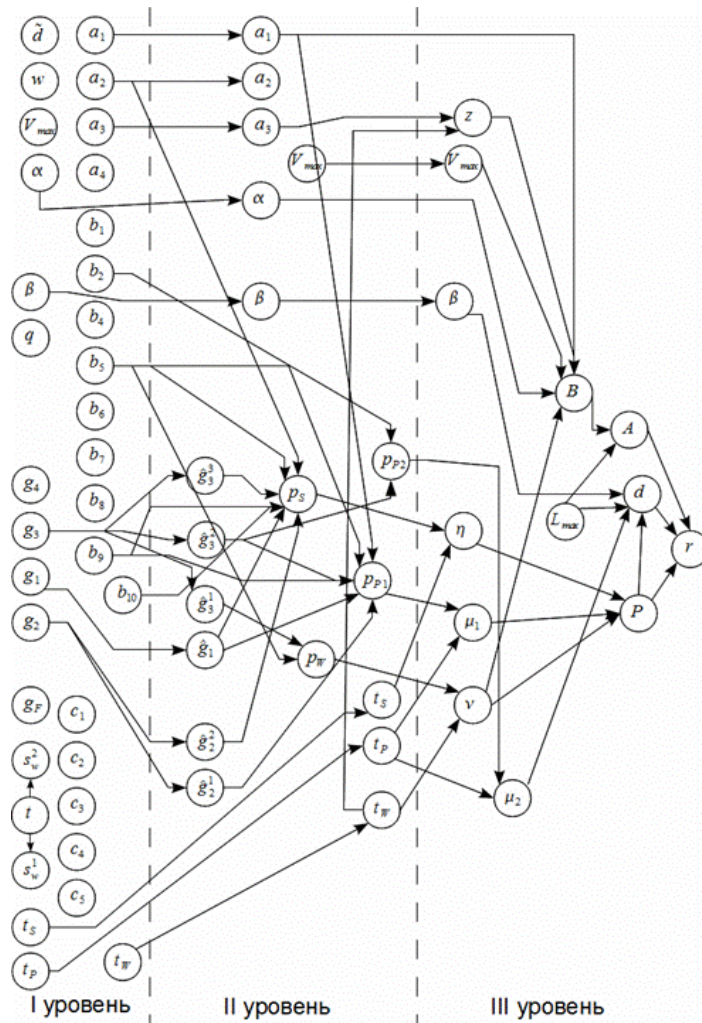


Рис. 6. Связь параметров моделей разной степени детализации

Анализ полученного разностного уравнения позволил обосновать гипотезу: ведущее значение в формировании колебаний численности тундровых животных имеют два безразмерных показателя – относительная скорость прироста биомассы популяции леммингов P и доля выживших леммингов в наиболее неблагоприятных условиях d (нормированная биомасса леммингов в оптимальном биотопе – минимальная численность популяции леммингов).

Полученные выводы хорошо согласуются с одной из распространенных гипотез о том, что формирует колебания численности популяций не какой-то отдельно взятый фактор, а некоторая их комбинация. При этом указаны эти комбинации, и показано (количественно), как они влияют на формирования динамики численности животных.

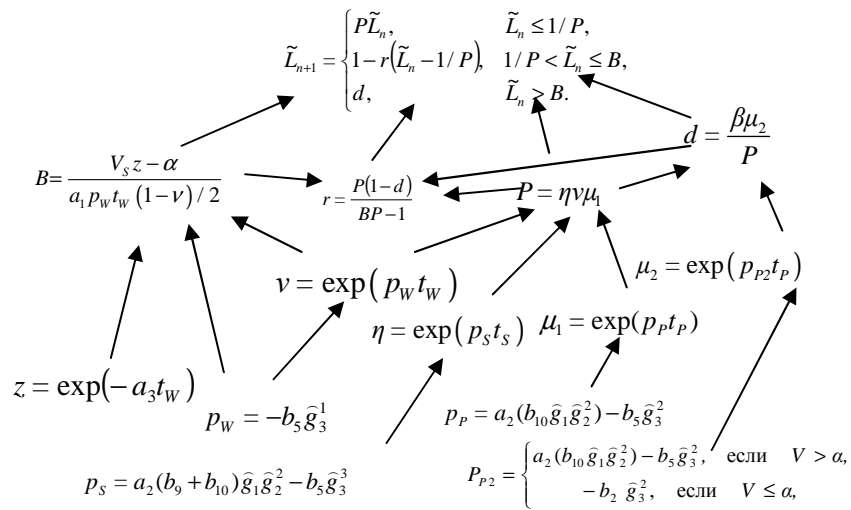


Рис. 7. Формулы пересчета параметров имитационной модели в параметры разностного уравнения

Были проведены вычислительные эксперименты с моделью (2) при сценарии изменения параметра d от 1 до 0. На рис. 8 представлена зависимость траекторий модели от величины d . По оси абсцисс отложена величина d . Вертикальное сечение графика при выбранном значении d представляет собой точки траектории. Видно, что в этом случае последовательно возникают зоны стабильности с устойчивыми циклами. Внутри зоны стабильности период циклов постоянный, при переходе от одной зоны к другой период изменяется в последовательности натурального ряда (1, 2, 3, 4, ...). Зоны стабильности отделены друг от друга переходными зонами с более сложными режимами.

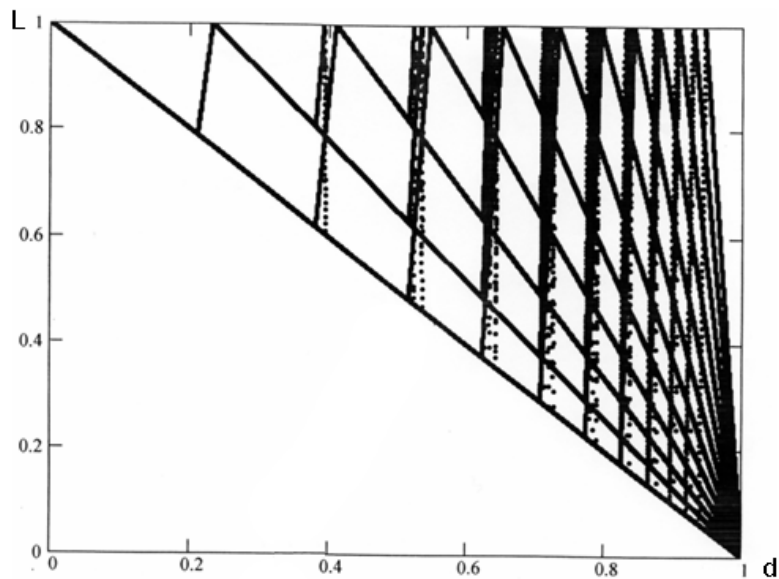


Рис. 8. Зависимость траекторий расчетной модели (2) от параметра d . Результаты вычислительных экспериментов

Наличие переходных зон находится в некотором соответствии с зарегистрированной динамикой реальных популяций. При отсутствии четкого трехлетнего цикла (в более теплых по

сравнению с Таймыром регионах) встречаются двух и пяти-летние временные интервалы между пиками численности [47, 52].

Полученное разностное уравнение может служить простым инструментарием для прогноза возможной численности леммингов (и песцов). Для оценки же, например, последствий антропогенных показателей необходимо использовать полную имитационную модель.

Был проведен вычислительный эксперимент (рис. 9) с имитационной моделью «растительность–лемминги–песцы» для выявления зависимости длины периода колебаний от уровня оптимального биотопа β (минимальная численность популяции леммингов).

Как следует из рис. 9, зоны стабильности наблюдаются при значениях β : [0,05; 0,17] – (4), [0,2; 1,8] – (3), [2; 8,2] – (2), [8,9; 10] – (1) (в скобках указано среднее расстояние между пиками численности). Переходные зоны наблюдаются при значениях β : [0; 0,05], [0,17; 0,2], [1,8; 2], [8,2; 8,9].

Похожая картина наблюдается и в индивидуально ориентированной модели, описанной ниже.

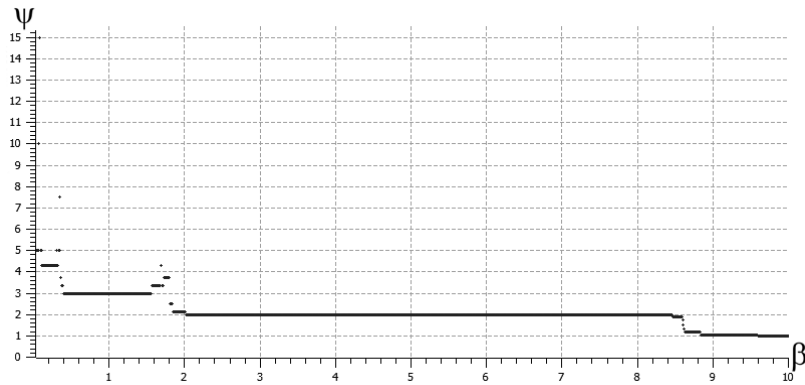


Рис. 9. Зависимость среднего расстояния между пиками численности (Ψ) от уровня оптимального биотопа (β).

В результате создания имитационной системы – набора моделей разной степени детализации и решения обратной имитационной задачи удастся произвести параметрический анализ (качественное исследование) исходной имитационной модели с помощью сопряженного разностного уравнения.

Сначала исследуем упрощенное разностное уравнение (без переходной зоны).

$$L_{n+1} = \begin{cases} PL_n, & L < B, \\ d, & L \geq B. \end{cases}$$

На рис. 10 представлена зависимость периода цикла от параметров P и d (табл. 1).

Для определения зависимости периода цикла от параметров разностного уравнения с переходной зоной был проведен вычислительный эксперимент (рис. 11).

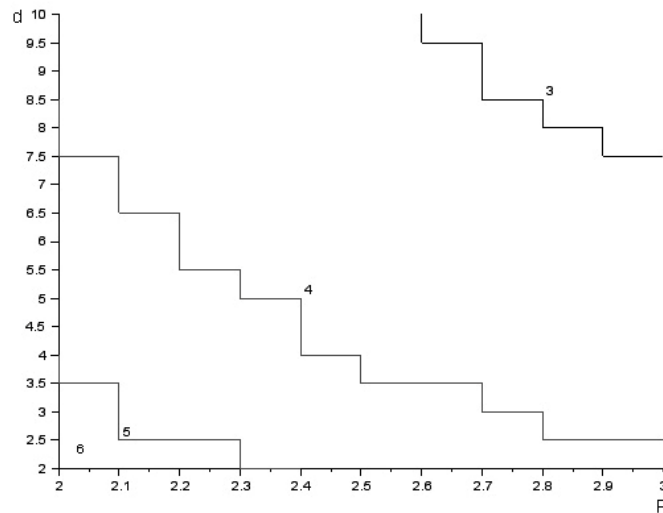


Рис. 10. Зависимость периода цикла от параметров P и d . Цифрами на рисунке указан период цикла

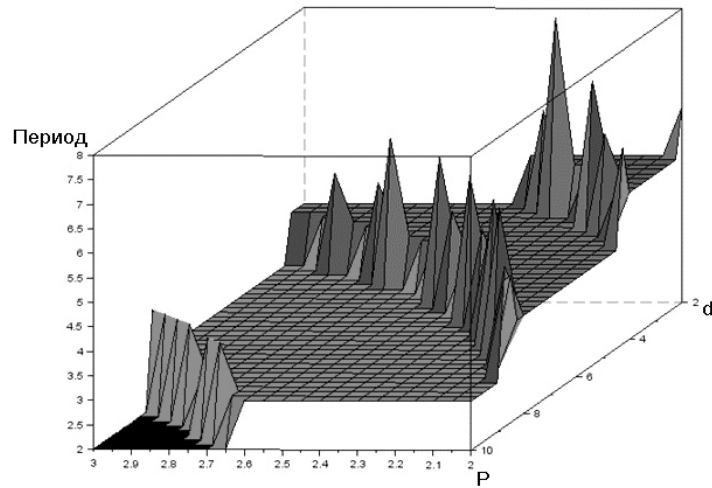


Рис. 11. Зависимость периода цикла от параметров P и d разностного уравнения с переходной зоной

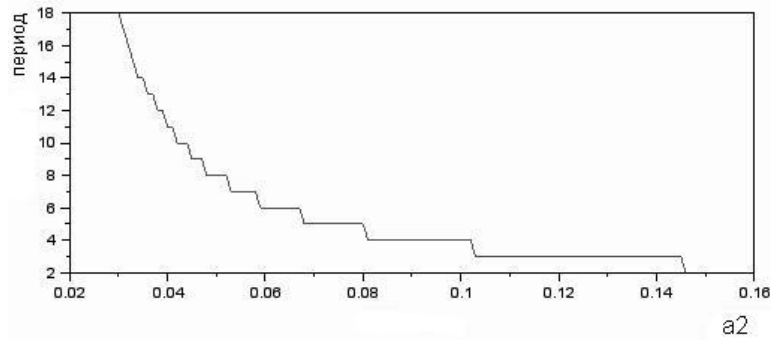


Рис. 12. Зависимость периода цикла от параметра a_2 – скорости выедания растительности леммингами летом

Параметр P разностного уравнения в свою очередь пересчитывается в параметры имитационной модели (рис. 7). С помощью разностного уравнения удалось произвести параметрический анализ имитационной модели РЛП и определить за-

висимость периода цикла от биологически значимых параметров имитационной модели «растительность–лемминги–песцы» (рис. 12-15).

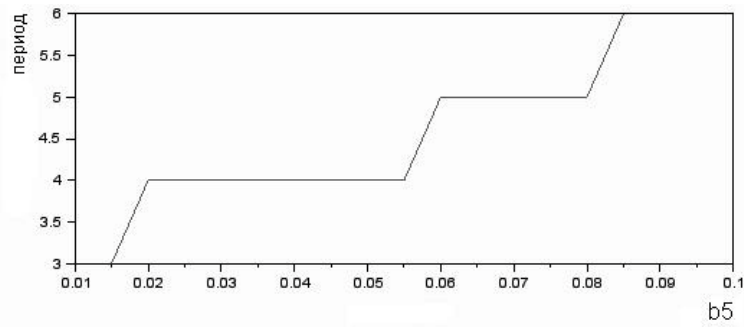


Рис. 13. Зависимость периода цикла от параметра b_5 – коэффициента смертности, если корма достаточно

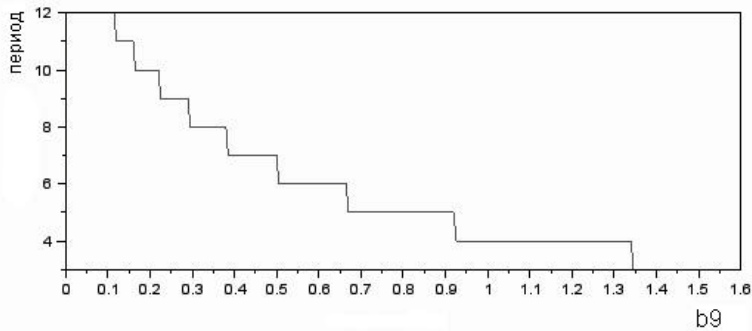


Рис. 14. Зависимость периода цикла от параметра b_9 – коэффициента перехода биомассы растительности в биомассу леммингов для весны и лета

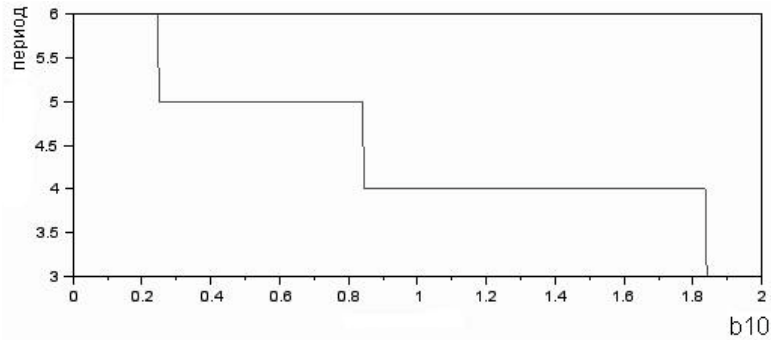


Рис. 15. Зависимость периода цикла от параметра b_{10} – коэффициента перехода биомассы растительности в биомассу леммингов для зимы

5.3. Индивидуально-ориентированные модели

Обоснование упрощенных моделей в виде разностных уравнений позволило использовать для описания популяций леммингов индивидуально-ориентированные модели [46, 58].

Разностные уравнения показали механизм явления. После того как механизм известен, можно строить более сложные модели.

Использование индивидуально-ориентированных моделей (ИОМ) позволяет перейти на новый уровень детализации, позволяющий учитывать: эколого-физиологические свойства особей; особенности их взаимодействия (социальные механизмы); влияние на их поведение окружающей среды (в том числе пространственных особенностей ареала); сезонные факторы. Динамика индивидуума определяется набором поведенческих правил, определяющих поведение индивидуума, взаимодействующего с окружающей средой и/или другими индивидуумами.

Подробное описание свойств индивидуально-ориентированных моделей дано в предыдущей публикации [50]. Приведем основные моменты.

В модели год разделен на два периода: период размножения (с 1 февраля по 31 августа) и период перезимовки, лемминги описываются возрастом, полом, стадией полового развития и потенциалом жизнестойкости (ПЖ). Популяционные изменения связаны с передвижением.

Выходя из норы, особь двигается в случайном направлении. При встрече с другими особями возможны стычки, что приводит к снижению ПЖ и при достижении нулевого значения особь гибнет. Гибель также происходит при достижении предельного возраста. Если в период размножения встречаются разнополые особи, то способная к размножению самка с некоторой вероятностью беременеет.

Через определенное время появляется потомство. Около двух недель оно находится в материнской норе. Стадия половой зрелости наступает, если особь достигает определенного возраста и находит собственную нору (более детально модель описана в [46, 47, 58]).

Проведенные вычислительные эксперименты с ИОМ позволили воспроизвести колебания численности, в том числе и с периодом 3.

Исследование ИОМ было продолжено. Было изучено влияние генотипа особей, состоящее в разделении популяции на группы с различными особенностями, такими как повышенная плодовитость, сопротивляемость внешним условиям и т. д.

Рассмотрено три варианта модели. В первом производится случайное равномерное распределение различных генотипов особей. При этом при рождении каждый потомок, если у родителей разный генотип, получают особенности только одного из родителей.

Во втором варианте была рассмотрена ситуация внедрения, когда на стартовом распределении вводится только один генотип, а второй появляется спустя некоторое время после начала вычислительного эксперимента. Далее по результатам

вычислительного эксперимента определяются параметры модели, при которых возможно сосуществование генотипов, а также область параметров, при которых происходит вытеснение одного генотипа другим.

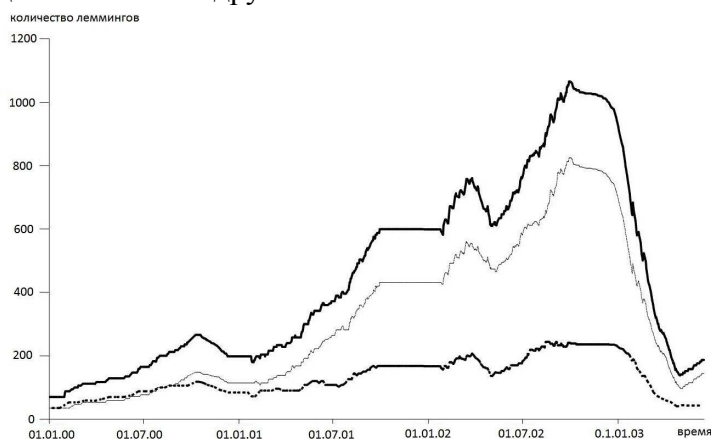


Рис. 16. Типичный трехлетний цикл (жирная линия – численность всей популяции, жирная линия с пунктиром – численность особей с повышенной сопротивляемостью стычкам, тонкая линия – повышенная плодовитость)

В третьем варианте потомки получают усредненные свойства обоих родителей. При этом спустя некоторое время популяция становится однородной по генотипу. Также было изучено влияние корма и доминирующих особей.

В итоге получилось выделить параметры, при которых существуют стабильные трехлетние и четырехлетние циклы. Ниже приведен типичный трехлетний цикл (рис. 16). При этом видно, что оба генотипа выживают.

6. Модель сообщества «растительность – северный олень»

Методику КОИС мы попытались распространить на другие экологические объекты. Для этого была выбрана популя-

ция северного оленя, рассмотренная в статье [59]. В качестве тестирующего эффекта использовалась динамика численности северного оленя, зарегистрированная в Мурманской области (Лапландский заповедник) в 1929-1995 годы.

В работе [59] рассмотрена дискретная математическая модель динамики неэксплуатируемой группировки северного оленя, основанная на взаимоотношении популяции с кормовыми ресурсами и учитывающая возрастную структуру особей.

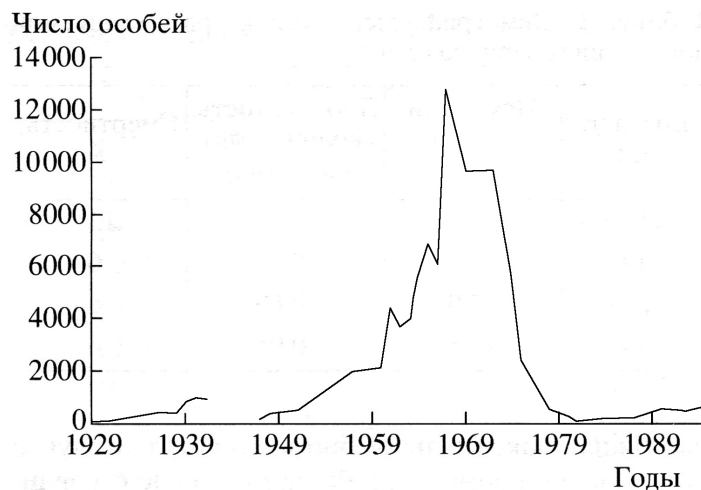


Рис. 17. Экспериментальные данные. Зарегистрированная динамика численности изолированной западной группировки северного оленя в Мурманской обл. (Лапландский заповедник) в 1929-1995 годы. Разрыв в 1942-1947 связан с Отечественной войной, когда производились заготовки оленей на мясо

Данная работа отличается тем, что удастся воспроизвести схожие динамические режимы без учета возрастной структуры, численно решая неавтономную систему двух обыкновенных дифференциальных уравнений первого порядка, построенную на основе метода комплексных исследований.

Анализ исходных данных (рис. 17) показал, что динамика имеет циклический характер с периодом колебаний 35-40 лет, подъемы численности продолжительностью 25-30 лет чередуются со спадами численности 10 лет. В модели [59] воспроизводятся динамические режимы близкие к зарегистрированным в природе.

Схожесть циклических колебаний с моделью «растительность–лемминги–песцы» послужила основанием для применения метода КОИС. Как и при моделировании сообщества РЛП при формировании модели использовались три принципа: минимальность, системность, экологическое соответствие. Кроме того, привлекалась гипотеза о критических уровнях растительности [45].

В рамках этих принципов было выделено сообщество «растительность – северный олень». И в этом случае оказалось возможным использовать математический аппарат экологического конструктора (1).

6.1. Описание имитационной модели сообщества

В исходной имитационной модели три режима: корма достаточно (увеличение численности популяции), корма недостаточно (рождаемость равна нулю), корм не доступен (высокая смертность, уменьшение численности популяции). В модели присутствует одна экспертная функция fdv (рис. 18), формализующая предположение о критических уровнях растительности [15]. На основе анализа численных экспериментов с имитационной моделью были введены дополнительные предположения, которые позволили упростить имитационную модель до модели, которую можно исследовать аналитически. Получено аналитическое решение данной системы дифференциальных уравнений, оно имеет простой вид, когда корм не доступен, но в случае достаточной обеспеченности кормом решение выражается через функции Бесселя [60]. Аналитиче-

ское решение может служить инструментом настройки параметров имитационной модели.

Для моделирования выбрана площадь в 100 км². Максимальная численность популяции на данной площади составляет 120 особей. Максимальная биомасса лишайников 10 ц/га. Рост популяции оленей ведет к снижению биомассы лишайников до 3 ц/га. Затем рост сменяется падением. Таким образом, средняя биомасса лишайников 3 ц/га является критической для данной популяции, при этом считается, что корма недостаточно, а ниже 2,4 ц/га корм не доступен, в этом случае плодовитость особей падает до нуля и существенно увеличивается смертность. В соответствии с предположением о критических уровнях растительности [45], выедание запасов лишайников не может быть полным, и их восстановление начинается раньше, чем популяция оленей достигает минимума. Период роста популяции 25-30 лет. Падение численности популяции до минимального значения происходит за 10 лет.

Исходная имитационная модель имеет вид (V – биомасса лишайников, R – число особей оленей):

$$\begin{cases} \frac{dV}{dt} = R_V - M_V - D_V, \\ \frac{dR}{dt} = R_R - M_R, \end{cases} \quad (3)$$

где слагаемые данной системы уравнений вычисляются по следующим формулам.

Прирост растительности: $R_V = a_1 \cdot \left(1 - \frac{V}{V_{\max}}\right) \cdot V$. Естественное отмирание растительности: $M_V = a_2 \cdot V$. Отчуждение растительности, если корма достаточно: $D_V = b_1 \cdot R$. Отчуждение растительности, если корма недостаточно: $D_V = V \cdot f_{dv}(V)$.

Прирост популяции оленей, если корма достаточно ($V \geq \alpha$): $R_R = D_V \cdot kpb_r$. Прирост популяции оленей, если корма недос-

таточно ($V < \alpha$): $R_R = 0$. Отмирание оленей, если корма достаточно ($V \geq \alpha \cdot 0.8$): $M_R = R \cdot b_2$. Отмирание оленей, если корм не доступен ($V < \alpha \cdot 0.8$): $M_R = R \cdot b_3$.

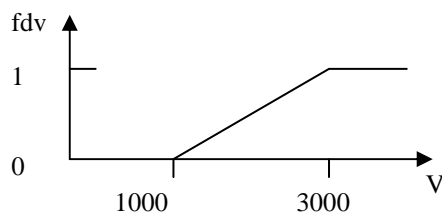


Рис. 18. Функция fdv . Снижение ценности кормов (V) при их дефиците

Переменные и коэффициенты:

V – биомасса лишайников (т/100 кв.км.);

V_{max} – максимальная биомасса лишайников;

R – численность популяции оленей;

a_1 – коэффициент прироста растительности;

a_2 – коэффициент отмирания растительности;

b_1 – коэффициент скорости потребления лишайников, (тонн на особь в год);

b_2 – коэффициент смертности, если корма хватает;

b_3 – коэффициент смертности, если не корма хватает;

k_{pbr} – коэффициент перехода биомассы ягеля в биомассу оленей (коэффициент конверсии);

$fdv(V)$ – функция, формализующая снижение ценности кормов при их дефиците.

На рис. 19 изображены колебания растительности V (тонн/100 км²) и оленей R (особей/100 км²), близкие к наблюдаемым в природе (рис. 17).

6.2. Описание аналитической модели сообщества

В имитационной модели 3 режима: корма достаточно (увеличение популяции); корма недостаточно (рождаемость равна нулю); корм не доступен (высокая смертность, уменьшение численности популяции). Кроме того, есть одна экспертная функция fdv .

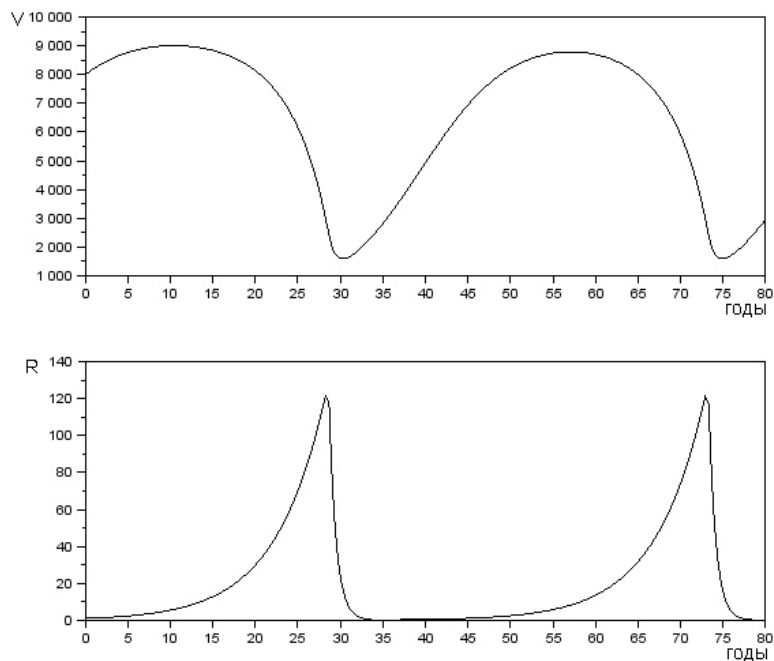


Рис. 19. Результаты одного из вычислительных экспериментов с моделью

Анализ результатов вычислительных экспериментов показал, что модель можно упростить следующим образом. Будем считать, что в модели 2 режима: корма достаточно (увеличение численности популяции), $V \geq \alpha$; корм не доступен (уменьшение численности популяции), $V < \alpha$.

А функцию fdv в режиме «корм не доступен» заменим на константу c_2 .

Система уравнений для аналитической модели имеет вид (3). Отличаются следующие слагаемые этой системы. Отчуждение растительности, если корма достаточно: $D_v = V \cdot c_2$. Отмирание оленей, если корма достаточно ($V \geq \alpha$): $M_R = R \cdot b_2$. Отмирание оленей, если корм не доступен ($V < \alpha$): $M_R = R \cdot b_3$.

6.3. Аналитическое решение

Корм не доступен.

$$R(t) = C_1 e^{-C_8 t},$$

$$\frac{V(t)}{C_6 - C_2 V(t)} = E_2 e^{C_6 t}.$$

Корма достаточно.

$$R(t) = C_6 e^{C_8 t},$$

$$V(t) = e^{C_3 t/2} \left[C_1 J_\nu(2C_8^{-1} \sqrt{C_2 C_5} e^{C_8 t/2}) + C_2 Y_\nu(2C_8^{-1} \sqrt{C_2 C_5} e^{C_8 t/2}) \right].$$

7. Заключение

В данной работе решалась задача по разработке методов использования ЭВМ в качестве инструмента интеллектуальной поддержки в междисциплинарном процессе создания и анализа математических моделей сложных иерархических систем при неполных, разноплановых и неизбежно искаженных данных о свойствах изучаемого объекта и их применения для создания комплекса взаимосвязанных моделей тундровых популяций и сообществ.

Эколого-биологическая область может считаться одним из лидеров в поисках эффективных способов применения точ-

ных методов в междисциплинарных исследованиях. Уже первые модели А. Лотки и В. Вольтерра показали свою эффективность в решении биологически значимых задач. Но ограниченные возможности аналитических (докомпьютерных) методов не позволили развить этот успех.

Ситуация изменилась после создания Дж. Форрестером модели «Мировой динамики», с привнесением им в экологические исследования культуры использования ЭВМ, методов построения моделей большой размерности – имитационных моделей.

Использование для исследования моделей вычислительных экспериментов существенно изменило технологию моделирования – позволило снять ограничения на степень детализации модели, создало возможность изучения динамических режимов в многомерном пространстве параметров.

«Диалог, модифицируемость, наглядность», характерные для метода Форрестера, позволяют эффективно подойти к пониманию сути описываемого явления и выражению этого понимания в форме математической модели. В рамках такого подхода реализуется постоянная готовность к пересмотру модели, к проверке всевозможных вариантов, догадок и гипотез, возникает возможность учитывать практически все предложения экспертов в количественной или качественной форме. Достоинства нового метода уравниваются его недостатками, преодоление которых и стимулирует его совершенствование.

Ряд моментов связан с «болезнями роста» (с процессами освоения нового метода моделирования): несогласованность различных блоков, избыточное доверие к экспертам, «эффект динозавра» (неконтролируемое расширение количества анализируемых факторов) и т.д., и может быть сравнительно легко устранен. Но есть принципиальный, неустранимый момент – «угроза необозримости модели».

Основной тезис. Большая имитационная модель, где каждый блок проверен, выверен со специалистами, не гарантирует правильной работы модели. Такая модель не может быть самодостаточной – это полуфабрикат, инструмент по переработке исходной биологической (и не только) информации, инструмент по предварительному исследованию объекта, по генерации «новой информации» об объекте, полученной в результате вычислительных экспериментов с исходной имитационной моделью. Для ее эффективного использования она должна быть компонентом набора взаимосвязанных моделей, состоящих из детальных имитационных моделей и сопряженных с ними упрощенных моделей. Упрощенные модели имеют небольшое количество переменных, допускают проведение подробного портретного исследования, позволяют настраивать исходную модель на соответствующие режимы, а также выдвинуть гипотезы о ведущих механизмах изучаемого явления.

Стремление довести процесс моделирования сложных малоизученных эколого-биологических объектов, с далеко неполной информацией об их свойствах, до генерации гипотез о ведущих механизмах изучаемого явления приводит к необходимости максимизации использования всех резервов моделирования, к комплексным исследованиям (КОИС).

А зачем эти длинные исследования, обоснование создания набора моделей? Можно сразу построить разностное уравнение (аналогичное представленному на рис. 2). Можно, но что с этим делать? В данной работе предлагается способ через набор моделей, через решение обратной имитационной задачи.

Метод КОИС возник и разрабатывался в процессе моделирования тундровых популяций и сообществ, прежде всего сообщества «растительность – лемминги – песцы». Это типичная математическая модель трехуровневого сообщества, связанного трофическими взаимодействиями типа «хищник – жертва». Собственно с описания взаимодействий такого типа (правда двухуровневого) и начиналась количественная эколо-

гия. Какая деформация, точнее модернизация взаимодействий такого типа появилась в процессе данного моделирования? В процессе попытки воспроизвести колебания численностей тундровых животных были реализованы многочисленные итерации. Уже в первом варианте был отход от классической «вольтеровской схемы» – трофические функции зависели не от биомасс взаимодействующих видов, а от обеспеченности кормами, т.е. от отношения биомассы «жертв» к биомассе «хищников». В дальнейшем вид трофических функций еще более трансформировался – при достаточном количестве корма представитель более высокого трофического уровня («хищник») выедал пропорционально собственной биомассе.

Да и сам характер взаимодействия типа «хищник – жертва» пересматривался. Взаимодействие «растительность – фитофаги (лемминги)» проходило по следующему сценарию – корма, как правило, хватало. Иногда (после пика численности) происходил подрыв кормовой базы. Т.е. взаимодействие происходило следующим образом: «хищники» и «жертвы» развивались независимо; растительность изменяла свою биомассу по внутренне присущим законам, леммингам (как правило) пищи хватало. Затем подрыв кормовой базы – сильное взаимодействие («удар») – идет вымирание леммингов, восстановление растительности. После восстановления начинается снова «выпас» фитофагов и собственная динамика растительности со слабым воздействием фитофагов до зимы после пика численности. И так повторяется.

Теперь рассмотрим взаимодействие песцов и леммингов. Здесь тоже нет чисто вольтеровского взаимодействия. Гипотеза встреч применяется, когда мало леммингов. А если леммингов достаточно, то отчуждение пропорционально численности песцов. Параметры взаимодействия таковы, что динамика численности песцов подстраивается под соответствующую динамику леммингов.

В литературе можно найти разного сорта «физикализмы» – взяли независимо оцененные параметры, подставили в модель, удалось воспроизвести режимы близкие к реальным. Ошибки при измерениях параметров трудно оценить. Главный постулат – долговременное существование сообщества. Это определяющее условие адекватности модели.

В процессе создания различных вариантов модели одним из центральных был вопрос о сохранении биоценоза. В математических терминах – «создание барьеров от нуля и бесконечности», причем воссоздание в модели экологически обоснованных механизмов.

В результате проведенных исследований были сформулированы следующие положения.

Для растительности были использованы следующие положения. В период вегетации использовалось уравнение Ферхюльста, тем самым формировался «барьер от бесконечности». Основные проблемы были связаны с введением экологически обоснованных механизмов, затрудняющих подрыв кормовой базы. Сначала было введено разграничение на зимнюю и летнюю растительность. Потом было введено положение, что существует некоторая биомасса растительности, ниже которой выедание невыгодно. Затем было введено разделение на надземную и подземную растительность, которая недоступна для выедания.

Переходим к леммингам. Для выживаемости существенна зависимость от обеспеченности кормом и от мест перезимовки. В модели использовались следующие показатели: доля мест, благоприятных для перезимовки, зависимость смертности от сезона. Затем ввели предположение зависимости показателей (размножения и смертности) от того, сколько растительности приходится на одного лемминга. Лемминги идут и косят все подряд, и если нет ограничений, они съедают столько, сколько им нужно. Когда корма не хватает, реализуется промежуточный режим. Когда корма недостаточно, прекраща-

ется выедание, смертность увеличивается. Основной модельный фактор, обеспечивающий выживаемость – принцип Олли, что позволяет «отгородиться» от нуля и от бесконечности. В версии модели с этим принципом «подгонка» к нужной динамике осуществлялась за счет подбора оптимальной плотности леммингов. На сколько правомерно такое варьирование? Ошибка в оценке плотности при полевых исследованиях может доходить до 300%. Можно говорить о моментах наступления пиков и о депрессии численности животных, но на оцененные по экспериментальным данным численности опираться нельзя: ловят животных там, где их легко поймать. В силу отсутствия достоверных экспериментальных определений оптимальной численности модельные результаты могут дать более точные оценки.

После получения упрощенного описания, понимания механизмов формирования циклических колебаний оказалось возможным отказаться от использования сильных нелинейностей – и принцип Олли заменили на константу.

Песец – полифаг. Но известно, что интенсивное размножение происходит, когда леммингов много, а когда леммингов мало, песцы размножаются вяло. Чтобы песцы не вымирали, ввели неспецифическое питание – в формальном выражении была «добавка к корму», пропорциональная биомассе песцов.

Вернемся к общей структуре модели. Наиболее сложный момент, фактически определяющий цикличность популяции леммингов, – это падение численности после достижения максимального значения. Замеры популяционных характеристик в подснежный период затруднительны. Необходимо было придумать такой популяционный механизм, чтобы численность (после достижения своего пикового значения) сильно сократилась, но при этом необходимо, чтобы лемминги не вымерли. Эти соображения привели к сложному расчету смертности в зимний период (5 режимов смертности). При моделировании популяции леммингов с учетом возрастной структуры был

предложен вариант описания интегрального поведения в период перезимовки. Он представлен на рис.2.

Применение комплексного подхода показывает, как можно использовать компьютер не только для просчета следствий из известных фактов, для ввода огромного количества уточняющих показателей, но и для упрощения модели, для генерирования гипотез о механизмах изучаемого явления. Использование этого подхода при моделировании тундровых популяций и сообществ позволило реализовать идею об эффективности использования имитационных технологий для обоснования упрощенных уравнений, допускающих параметрические исследования. Был создан особый класс моделей, учитывающих сезонность [49, 61], а также тип разностных уравнений, для которых при определенном сценарии изменения параметров последовательно возникают зоны стабильности с устойчивыми циклами, и их периоды изменяются в последовательности натурального ряда, а зоны стабильности отделены друг от друга переходными зонами с более сложными режимами [32].

Данная работа поддержана программой ОМН-3.

Литература

1. Лапко А.В., Цугленок Н.В., Цугленок Г.И. Имитационные модели пространственно распределенных экологических систем. Новосибирск: Наука, 1999, 190 с.
2. Павловский Ю.Н. Имитационные системы и модели. М.: Знание, 1990, 45 с.
3. Фомин С.В., Беркенблит М.Б. Математические проблемы в биологии. М.: Наука, 1973, 200 с.
4. Моисеев Н.Н. Алгоритмы развития. М.: Наука, 1987, 304 с.
5. Фейнман Р. Характер физических законов. М.: Мир, 1968, 232 с.

6. Молчанов. А.М. Нелинейность в биологии. Пушино: Пушкинский научный центр, 1992, 222 с.
7. Паули В. Общие принципы волновой механики. М.: Гостехиздат, 1947, 121 с.
8. Прицкер А. Введение в имитационное моделирование и язык СЛАМ II. М.: Мир, 1987, 644 с.
9. Форрестер Дж. Мировая динамика. М.: Наука, 1978, 268 с.
10. Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. Математические модели биологических продукционных процессов. М.: Изд-во МГУ, 1993, 302 с.
11. Prost S., Guralnick R.P., Waltari E. et al. Losing ground: past history and future fate of Arctic small mammals in a changing climate // *Global Change Biology*. 2013. V. 19. N. 6. P. 1854-1864.
12. Hope A.G., Takebayashi N., Galbreath K.E. et al. Temporal, spatial and ecological dynamics of speciation among amphi-Beringian small mammals // *Journal of Biogeography*. 2013. V. 40. N. 3. P. 415-429.
13. Brace S., Palkopoulou E., Dalen L. et al. Serial population extinctions in a small mammal indicate Late Pleistocene ecosystem instability // *Proc. of the National Academy of Sciences of the USA*. 2012. V. 109. N.50. P. 20532-20536.
14. Tarrow A., Bety J., Gauthier G. et al. The marine side of a terrestrial carnivore: intra-population variation in use of allochthonous resources by arctic foxes // *Plos One*. 2012. V. 7. N. 8. Article Number: e42427. DOI: 10.1371/journal.pone.0042427.
15. Legagneux P., Gauthier G., Berteaux D. et al. Disentangling trophic relationships in a High Arctic tundra ecosystem through food web modeling // *Ecology*. 2012. V. 93. N. 7. P. 1707-1716.
16. Giroux M.A., Berteaux D., Lecomte N. et al. Benefiting from a migratory prey: spatio-temporal patterns in allochtho-

nous subsidization of an arctic predator // *Journal of Animal Ecology*. 2012. V. 81. N. 3. P. 533-542.

17. *Nevai A.L., Van Gorder R.A.* Effect of resource subsidies on predator-prey population dynamics: a mathematical model // *Journal of Biological Dynamics*. 2012. V. 6. N. 2. P. 891-922.

18. *Samelius G., Alisauskas R.T., Lariviere S.* Seasonal pulses of migratory prey and annual variation in small mammal abundance affect abundance and reproduction by arctic foxes // *Polar Biology*. 2011. V. 34. N. 10. P. 1475-1484.

19. *King C.M., Powell R.A.* Managing an invasive predator pre-adapted to a pulsed resource: a model of stoat (*Mustela erminea*) irruptions in New Zealand beech forests // *Biological Invasions*. 2011. V. 13. N.12. P. 3039-3055.

20. *Duchesne D., Gauthier G., Berteaux D.* Evaluation of a method to determine the breeding activity of lemmings in their winter nests // *Journal of Mammalogy*. 2011. V. 92. N. 3. P. 511-516.

21. *Gauthier G., Berteaux D., Bety J.* The tundra food web of Bylot Island in a changing climate and the role of exchanges between ecosystems // *Ecoscience*. 2011. V. 18. N. 3. Special Issue: SI. P. 223-235.

22. *Sherratt J.A.* Generation of periodic travelling waves in cyclic populations by hostile boundaries // *Proc. Roy. Soc.* 2013. Ser. A. V. 469. N. 2154. Article Number: 20120756.

23. *White T.A., Lundy M.G., Montgomery W.I.* Range expansion in an invasive small mammal: influence of life-history and habitat quality // *Biological Invasions*. 2012. V. 14. N. 10. P. 2203-2215.

24. *Reynolds J.J.H., Sherratt J.A., Jonathan A., White A.* A comparison of the dynamical impact of seasonal mechanisms in a herbivore-plant defence system // *Theoretical Ecology*. 2013. V. 6. N. 2. P. 225-239.

25. *Taylor R.A., White A., Sherratt J.A.* How do variations in seasonality affect population cycles? // *Proc. Roy. Soc.* 2013. Ser. B. V. 280. N. 1754. Article Number: 20122714.
26. *Travis J.M.J., Palmer S.C.F., Coyne S.* Evolution of predator dispersal in relation to spatio-temporal prey dynamics: how not to get stuck in the wrong place! // *Plos One.* 2013. V. 8. N. 2. Article Number: e54453.
27. *Jochym M., Halle S.* To breed, or not to breed? Predation risk induces breeding suppression in common voles // *Oecologia.* 2012. V. 170. P. 943-953.
28. *Khan Q.J.A., Al-Lawatia M., Al-Senaidi M.H.M.* Breeding adjustment of small mammals to avoid predation // *Computers & Mathematics with Applications.* 2011. V. 62 N. 12. P. 4337-4355.
29. *Reynolds J.J.H., Lambin X., Massey F.P. et al.* Delayed induced silica defences in grasses and their potential for destabilising herbivore population dynamics // *Oecologia.* 2012. V. 170. N. 2. P. 445-456.
30. *Goswami V.R., Getz L.L., Hostetler J.A. et al.* Synergistic influences of phase, density, and climatic variation on the dynamics of fluctuating populations // *Ecology* V. 92. N. 8. P. 1680-1690.
31. *Le Gouar P.J., Schekkerman H., van der Jeugd H.P. et al.* Long-term trends in survival of a declining population: the case of the little owl (*Athene noctua*) in the Netherlands // *Oecologia.* 2011. V. 166. N. 2. P. 369-379.
32. *Недоступов Э.В., Саранча Д.А., Чигерёв Е.Н., Юре-занская Ю.С.* О некоторых свойствах одномерных унимодальных отображений // *ДАН.* 2010. Т. 430. №1. С. 23-28.
33. *Topping C.J., Dalkvist T., Grimm V.* Post-hoc pattern-oriented testing and tuning of an existing large model: lessons from the field vole // *Plos One.* 2012. V. 7. N. 9. Article Number: e45872.

34. *Dalkvist T., Sibly R.M., Topping C.J.* How predation and landscape fragmentation affect vole population dynamics // *Plos One*. 2011. V. 6. N. 7. Article Number: e22834.
35. *Panzacchi M., Van Moorter B., Jordhoy P., Strand O.* Learning from the past to predict the future: using archaeological findings and GPS data to quantify reindeer sensitivity to anthropogenic disturbance in Norway // *Landscape Ecology*. 2013. V. 28. N. 5. P. 847-859.
36. *Avgar T., Mosser A., Brown G.S., Fryxell J.M.* Environmental and individual drivers of animal movement patterns across a wide geographical gradient // *Journal of Animal Ecology*. 2013. V. 82. N. 1. P. 96-106.
37. *Guthery F. S., Shaw J.H.* Density dependence: Applications in wildlife management // *Journal of Wildlife Management*. 2013. V. 77. N. 1. P. 33-38.
38. *Wilson R.R., Prichard A.K., Parrett L.S. et al.* Summer re-source selection and identification of important habitat prior to industrial development for the teshekpuk caribou herd in Northern Alaska // *Plos One*. 2012. V. 7. N. 11. Article Number: e48697.
39. *Prichard A.K., Joly K., Dau J.* Quantifying telemetry collar bias when age is unknown: A simulation study with a long-lived ungulate // *Journal of Wildlife Management*. 2012. V. 76. N. 7. P. 1441-1449.
40. *Hobbs N.T., Andren H., Persson J.* Native predators reduce harvest of reindeer by Sami pastoralists // *Ecological Applications*. 2012. V. 22. N. 5. P. 1640-1654.
41. *Semeniuk C.A.D., Musiani M., Hebblewhite M. et al.* Evaluating risk effects of industrial features on woodland caribou habitat selection in west central Alberta using agent-based modelling // 18th biennial isem conference on ecological modelling for global change and coupled human and natural system. 2012. Book Series: *Procedia Environmental Sciences*. V.13. P. 698-714.

42. Callaghan T.V., Johansson M., Brown R.D. et al. The changing face of Arctic snow cover: a synthesis of observed and projected changes // *Ambio*. 2011. V. 40 N.1. P. 17-31.
43. Whittington J., Hebblewhite M., DeCesare N.J. Caribou encounters with wolves increase near roads and trails: a time-to-event approach // *Journal of Applied Ecology*. 2011. V. 48. N. 6. P. 1535-1542.
44. Bardsen B.J., Henden J.A., Fauchald P. et al. Plastic reproductive allocation as a buffer against environmental stochasticity - linking life history and population dynamics to climate // *Oikos*. 2011. V. 120. N. 2. P. 245-257.
45. Лопатин В.Н., Абатуров Б.Д. Математическое моделирование трофически обусловленной цикличности популяции северного оленя (RANGIFER TARANDUS) // *Зоологический журнал*. 2000. Т. 79. №.4. С. 452-460.
46. Саранча Д.А., Сорокин П.А., Фролова А.А. Математическое моделирование динамики численности популяции животных. М.: ВЦ РАН, 2005, 27 с.
47. Pitelka F.A., Batzli G.O. Population cycle of lemmings near Barrow, Alaska: a history review // *Acta Theriologica*. 2007. V. 52. N. 3. P. 323-336.
48. Саранча Д.А. Количественные методы в экологии. Биофизические аспекты и математическое моделирование. М.: МФТИ, 1997, 283 с.
49. Глушков В.Н., Недоступов Э.В., Саранча Д.А., Юфорова И.В. Компьютерные методы анализа математических моделей экологических систем. М.: ВЦ РАН, 2006, 74 с.
50. Saranča D.A., Lyulyakin O.P., Trashcheev R.V. Interaction of simulation and analytic methods in modelling of ecological and biological objects // *Russian Journal of Numerical Analysis and Mathematical Modelling*. 2012. V. 27. N. 5. P. 413-522.
51. Орлов В.А. Биологические особенности леммингов в тундрах Западного Таймыра. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИИ охраны природы и заповедного дела, 1985, 16 с.

52. Орлов В.А., Саранча Д.А., Шелепова О.А. Математическая модель динамики численности популяции леммингов (*Lemmus Dicrostonyx*) и ее использование для описания популяций Восточного Таймыра // Экология. 1986. №2. С. 43-51.

53. Саранча Д.А. Построение и анализ модели сложных иерархических систем (СИРС) на примере эколого-биологических систем. Вычислительная математика и информатика. М.: ВЦ РАН, 1996, С. 106-118.

54. Одум Ю. Экология: в двух томах. М.: Мир, 1986, 328 с., 376 с.

55. В.Н. Глушков, Д.А. Саранча. Комплексный метод математического моделирования биологических объектов. Моделирование тундрового сообщества // Автоматика и телемеханика. 2013. №2. С. 94 -108.

56. Чернявский Ф. Б. Лемминговые циклы // Природа. 2002. №10. С. 23-34.

57. Глушков В.Н., Недоступов Э.В., Саранча Д.А, Юфферова И.В. Компьютерные методы анализа математических моделей экологических систем. М.: ВЦ РАН, 2006, 74 с.

58. Перминов В. Д., Саранча Д. А. Об одном подходе к решению задач популяционной экологии // Математическое моделирование. 2003. №11. С.45-53.

59. Абатуров Б.Д. О механизмах естественной регуляции взаимоотношений растительноядных млекопитающих и растительности // Зоологический журнал. 1975. Т. 54. №5. С. 342-351.

60. Зайцев В.Ф., Полянин А.Д.. Справочник по нелинейным дифференциальным уравнениям. М.: Наука, 1993, 464 с.

61. Бибик Ю.В., Попов С.П., Саранча Д.А. Неавтономные математические модели экологических систем. М.: ВЦ РАН, 2004, 120 с.

СОДЕРЖАНИЕ

1. Принципы имитационного моделирования.....	3
2. Современный обзор имитационного моделирования леммингов и полёвок	14
3. Современный обзор имитационного моделирования северных оленей.....	18
4. Методика комплексных исследований	22
5. Модель «растительность – лемминги – песцы».....	25
5.1. Обратная имитационная задача (построение упрощенной модели)	33
5.2. Разностное уравнение.....	37
5.3. Индивидуально-ориентированные модели	45
6. Модель сообщества «растительность – северный олень»	47
6.1. Описание имитационной модели сообщества	49
6.2. Описание аналитической модели сообщества	52
6.3. Аналитическое решение.....	53
7. Заключение	53
Литература	59