

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

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

**МЕТОД КОМПЛЕКСНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ
НА ПРИМЕРЕ МОДЕЛИРОВАНИЯ
ПОПУЛЯЦИЙ ЛЕММИНГОВ**

ВЫЧИСЛИТЕЛЬНЫЙ ЦЕНТР ИМ. А.А. ДОРОДНИЦЫНА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
МОСКВА 2014

УДК 57.02.001.57:574.4

*Ответственный редактор
канд. биол. наук В. П. Пасеков*

В работе использована особая роль разностных уравнений в исследовании колебаний численности популяций тундровых животных, которая привела к поиску более тесной связи функций последования и исходной модели «растительность–лемминги–песцы». На основе анализа вычислительных экспериментов удалось сформулировать и решить «обратную имитационную задачу» – так модифицировать исходную имитационную модель сообщества, чтобы получить формулы, связывающие параметры модифицированной модели с параметрами разностного уравнения.

Ключевые слова: экология биосистем, тундровые популяции, имитационное моделирование, дискретное отображение, системная динамика, метод Монте-Карло.

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

Научное издание

© Федеральное государственное бюджетное учреждение
науки Вычислительный центр им. А.А. Дородницына
Российской академии наук, 2014

Введение

Данное исследование посвящено адаптации и развитию способов использования точных методов в описательных науках. В качестве объекта применения выбрана эколого-биологическая область. В центре статьи рассматривается классическая для математической экологии проблема моделирования колебаний численностей животных, выполненная в контексте моделирования тундровых популяций и сообществ.

В рамках этих исследований рассмотрены общесистемные проблемы. Как вводить количественные методы в описательные науки? Как при этом использовать эволюционные (в математическом смысле) уравнения? А также такие, как влияние на моделирование ЭВМ; распределение усилий между имитационными (вычислительными) и аналитическими подходами; обоснование уравнений имитационных и аналитических моделей; роль междисциплинарного диалога в этом процессе; проблема построения моделей разного уровня и нахождения взаимосвязей между ними.

«В наше время задача «информатизации» описательных наук ... внедрения методов информатики в описательные науки является одной из важнейших, может быть, самой важной проблемой близкого будущего» [1, с.28]. Любая научная дисциплина начинала свое существование как описательная, даже такая абстрактная наука, как математика. Физика была чисто описательной наукой всего несколько столетий тому назад. Перейдя на количественную основу, она долгое время наряду с астрономией оставалась основным источником математических проблем, основным полем применения математики. В последнее время положение меняется. Область приложения математики неуклонно расширяется. Появились математическая лингвистика, математическая экономика и ряд других дисциплин, широко использующих математические методы. И в биологических науках часть новых результатов получается с помощью математического моделирования.

Чем же стала привлекательна для математики биология? С.В. Фомин и М.Б. Беркенблит выделяют следующие аспекты, связанные с изменениями как в биологических, так и в математических исследованиях. Переход из стадии чисто описательной науки был обусловлен прежде всего большой работой внутри биологии. Были достигнуты большие успехи в понимании основных биологических закономерностей. Была выработана универсальная и достаточно абстрактная терминология. Получило широкое распространение работа с модельными объектами. Были выявлены глубокие внутренние связи между отдельными фактами и разделами биологии. Например, генетика и теория естественного отбора легли в основу современных представлений об эволюции. «Эти успехи повысили интерес к общим проблемам биологии, усилили стремление выявить общие принципы функционирования биологических систем, понять сущность жизни. Все это и послужило предпосылками к созданию теоретической биологии, создало условия к проникновению в биологию математических методов» [2, с.9].

Другим важным фактором «притяжения математических методов» в биологию послужило развитие «пограничных» дисциплин: биофизики, биохимии, математической генетики; а также появление научных направлений, общих для биологии и техники: теории информации, бионики, проблемы управления. Кроме того, произошло обновление методов исследования, появились новые приборы, широко стала использоваться электроника и вычислительная техника. Все эти моменты привели к увеличению контактов биологов с физиками, химиками, инженерами и математиками.

Кроме изменений в биологии произошли большие изменения и в самой математике, значительно расширился круг ее интересов и методов исследований. Возникло много новых направлений, имеющих дело с исследованием сложных систем. И во многом это связано с прогрессом наук биологиче-

ского профиля. Количественная биология в последнее время стала одним из наиболее динамично развивающихся направлений прикладной математики. Результаты, полученные в этой области, послужили мощным толчком в развитии междисциплинарных исследований, стали во многом определяющими при создании новомодных (для своего времени) теорий от почти забытой кибернетики до синергетики и теории диссипативных структур.

Внедрение точных методов в эколого-биологическую область имело свои особенности, которые оказывают свое влияние и на современное развитие этой области. Возникновение, первые успехи, последующие разочарования и в то же время популярность количественной экологии вплоть до наших дней связаны с моделью Лотки-Вольтерра «хищник-жертва» [3, 4]. Как отмечает Г.Ю.Ризниченко: «Уравнения Вольтерра послужили отправной точкой для создания большинства динамических моделей как в экологии, так и микробиологии вплоть до сегодняшнего дня» [5, с.8]. Эта модель породила надежды на быстрый перевод экологии в разряд точных наук. До критического анализа она удовлетворяла всех. Биологи надеялись получить те преимущества, которые имела физика от внедрения точных методов: стройную теорию, инструмент для обсуждения и генерации эколого-биологических гипотез, способы сопоставления экспериментальных данных и предсказаний теории, возможности предсказать течение биологических процессов, исходя из выверенных теоретических построений. В свою очередь математики надеялись получить еще одно поле приложений своих теорий, прежде всего для методов исследования динамических систем.

Математические модели экологических систем являются одним из первых примеров успешного применения физико-математических методов. Подходы А. Лотки, В. Вольтерра и их последователей (Г.Ф. Гаузе, В.А. Костицына, А.Н. Колмогорова в том числе) стимулировали как биологиче-

ские исследования (после их исследований биологи начали пересматривать свои теории), так и математические, предлагая новые постановки задач, новую область приложения математических идей.

Но после первых успехов появилось скептическое отношение к эффективности математического моделирования. Выяснилось, что предложенные модели не могли претендовать (как в физике, механике) на точное количественное описание, а являлись лишь концептуальными, помогали разобраться, расклассифицировать эколого-биологический материал. Они могли дать лишь качественное описание процессов.

Элемент недоверия между биологами и математиками появился еще в довоенные годы, в "золотой век" количественной экологии, после того, как была раскритикована и биологами (А. Н. Северцевым [6] в том числе), и математиками (например, [6]) до тех пор многими горячо любимая модель Лотки-Вольтерра «хищник-жертва». Затруднения, возникшие при переходе от показа возможностей математических моделей к приближению их к биологическим реалиям, которые связывают с ограниченными возможностями аналитической техники, не позволили развить эти традиции. Это привело к уменьшению степени доверия биологов к математическим моделям, что, в свою очередь, способствовало усилению общесистемных тенденций в моделировании, к снижению интереса к обоснованию уравнений, к сужению круга исследований до рассмотрения чисто модельных задач.

Поиск новых подходов привел, в частности, к созданию модели биосферных процессов В.А. Костицына [7], при построении которой он опирался на гипотезу о возможности использования системы дифференциальных уравнений первого порядка для описания широкого круга явлений (гипотеза Вольтерра-Костицына); к построению А.Н. Колмогоровым [6] собственной версии модели «хищник-жертва», при создании которой он предложил отказаться от параметрического описа-

ния (вольтерровский подход), устранить «зависимость от специального и неизбежным образом произвольного выбора математических выражений» и использовать «возможность и важность получения качественных результатов из качественных предпосылок» [6, с.101] (колмогоровский подход). Но последующие модели, в том числе и указанные выше, не обладали широтой и комплексностью модели В. Вольтерра. И были восприняты биологами как попытки ухода от поиска адекватных моделей, от приближения математических моделей к экспериментально-теоретическому анализу эколого-биологических систем, как свидетельство разногласий и неуверенности математиков и даже как доказательство неспособленности точных наук для описания эколого-биологических явлений.

В свою очередь, недоверие биологов к эффективности методов математического моделирования, нежелание искать компромиссы привело и в среде математиков к тенденциям оценивать модели прежде всего с математической точки зрения, к смещению акцентов в моделировании на общесистемные (чисто теоретико-математические, спекулятивные) проблемы, отводя прикладным аспектам второстепенную роль. Это естественно только усиливает «сепаратизм» биологов, мешает междисциплинарным исследованиям. В предисловии к своей работе "Эволюция атмосферы, биосферы и климата", В.А. Костицын пишет: «Я попытаюсь рассмотреть проблему с математической точки зрения Логический аппарат и результаты, которые он дает, представляются не менее ценными, чем эмпирические сведения» [7, с.8]. И этот «поствольтерровский раскол» – разделение на биологов и математиков – не преодолен и в настоящее время.

Потеря целостности количественной экологии начала проявляться еще более ярко после возрождения интереса к внедрению точных методов в экологию, связанного с работами Дж. Форрестера [8] и его последователей, с деятельностью

Римского клуба. Новые компьютерные технологии создания имитационных моделей, позволяющие снять претензии биологов о слишком упрощенном описании, казалось, должны были устранить все препятствия, мешающие диалогу, препятствующие приблизить математические модели к реальным объектам.

Но сложность междисциплинарных исследований, неустановившиеся традиции построения и анализа имитационных моделей, методов обоснования исходных уравнений подтолкнули к тому, что математики «новой волны» стали искать привычные объекты исследований. Это с неизбежностью привело к работам докомпьютерного (аналитического) направления, к развитию подходов А. Лотки, В. Вольтерра, А.Н. Колмогорова, В.А. Костицына [2, 3, 6, 7], к возврату тенденций к приоритету общесистемных (математических) ценностей над биологическими и, как следствие, к некоторому размежеванию (и даже противопоставлению) новых имитационных моделей. Такое положение дел уводит от анализа конкретных биологических проблем представителей точных наук, мешает биологам принять математические модели, препятствует сотрудничеству.

Потребность современного этапа развития количественной экологии – устранение внутренних противоречий в применении точных методов. Они могут быть разрешены только при возврате доверия биологов к работам математиков, в результате совместной работы по созданию формализованных описаний в рамках удовлетворительной процедуры обоснования уравнений, при успешном применении ее в анализе реальных эколого-биологических явлений.

Хотя центральными в переходной период являются проблемы обоснования уравнений, разработки способов количественного анализа реальных явлений, но для гармоничного развития количественной экологии необходимы и чисто модельные исследования – развитие методов моделирования не

может быть утилитарно прикладным. Исследования модельного плана эффективны при вводе в экологические модели новых факторов, при показе того, что они могут дать для понимания эколого-биологических процессов, при обосновании используемых формализованных конструкций, гипотез. Исследования модельного плана позволяют находиться в общем русле применения точных методов, дают конструктивные предложения по эффективному применению точных методов в период перевода описательных наук в точные, обеспечивают экологическое наполнение математических исследований, позволяют привлечь и развить общесистемные идеи.

Нужны различные подходы. «Математические методы исследования еще только-только начали применять в экономике и экологии, здесь еще ничего не устоялось, и пока нет никаких веских оснований предпочитать одни исследования в ущерб другим» [9, с. 258]. Проблема заключается в гармоничном сосуществовании различных методов, в их взаимном обогащении.

Представленные исследования являются продолжением работ классического («вольтерровского периода»), распространением их идей на широкий класс явлений, рассматриваются как модельные объекты, так и модели реальных объектов. Развитие классических подходов – это прежде всего применение вычислительных технологий, но не как альтернатива аналитических подходов, а как их развитие, дополнение и обоснование аналитических моделей через базовые имитационные.

Современный этап развития методов математического моделирования в эколого-биологической области во многом связан с развитием вычислительной техники и методов ее применения. Определяющую роль играет возможность детального учета свойств моделируемого объекта, возможность создания подробных имитационных моделей. Кроме этого основного направления следует отметить еще два ведущих на-

правления, связанных с развитием вычислительной техники. Первое – это создание биологами собственных имитационных моделей. Второе – это широкое использование численных методов для исследования «маломерных» моделей с существенной нелинейностью, для исследования которых аналитические методы неэффективны. Хотя прорыв в моделировании сложных объектов (в частности, эколого-биологических объектов) обоснованно связывают с введением Дж. Форрестером техники имитационного моделирования, но и для моделей небольшой размерности произошли существенные изменения, связанные с совершенствованием как ЭВМ, так и численных методов.

В данной работе рассмотрены в основном два подхода, активно использующих ЭВМ. Это создание комплекса взаимосвязанных моделей для описания реальных эколого-биологических объектов и поиск наиболее эффективных методов исследования эволюционных уравнений, возникающих при этом, описание подходов к изучению существенно нелинейных моделей как аналитическими, так и вычислительными методами.

Как вводить количественные методы в описательные науки? Как при этом использовать эволюционные (в математическом смысле) уравнения? Какие естественные проблемы при этом возникают? Первый и, по-видимому, главный момент – это соответствие математических моделей описываемому объекту, в данном контексте эколого-биологическому. Возникает вопрос: а что такое соответствие (адекватность) модели в области знаний с неустановившимися традициями применения точных методов в ситуации, когда не проработаны зависимости параметров модели от характеристик среды, когда отсутствуют синхронные регистрации необходимых показателей, в ситуации, когда само понятие «сопоставление с экспериментальными» данными теряет смысл?

В этом случае ставить вопрос о том, правильна или нет данная модель, неправомерно, и в плане сопоставления модели и реального поведения системы цель одна – стремиться заинтересовать биологов. Заинтересовать их, сделать для них предлагаемую модель достойной для всесторонней экспериментальной проверки. Решающее значение имеет создание условий для подключения экспертов-биологов на максимально большем числе этапов, чтобы анализировать свойства как модели в целом, так и отдельных функциональных зависимостей. Для создания атмосферы доверия особое значение приобретают требования к процедуре создания математических моделей. В эту процедуру должны быть заложены принципы, обеспечивающие оптимальные условия для междисциплинарного диалога. Используемые модели должны быть легко модифицируемы, сама модель и способы ее построения должны обладать таким свойством, как наглядность («прозрачность»).

Существуют определенные трудности при внедрении точных методов в эколого-биологическую область. Сложность объектов, их малая изученность – это отговорки. Главное – «проклятие специализации». С одной стороны, биологи: основные знания в области математики связаны со статистическими методами, а знакомство с математическим моделированием, как правило, весьма поверхностное – проку от нее мало, и затраченные на освоения силы вряд ли окупятся. С другой стороны, математики. «...Биология не только служит ареной для применения математических методов, но и становится все более существенным источником новых математических задач» [2, с.5]. Ход рассуждений у математиков может быть примерно следующий. Возьмем постановку задачи из экологии, а затем насладимся результатами применения новейших математических теорий, докажем теоремы, создадим теорию. Нет, биологи тоже не будут забыты, результаты моделирования проинтерпретируем в понятных для них терминах. А «кухня» неинтересна для неспециалистов.

Недоверие биологов к работам математиков в большой степени связано с историей развития количественной экологии, с ролью модели Лотки – Вольтера, с теми надеждами, которые она породила и у биологов, и у математиков, с надеждами на быстрый перевод экологии в точную науку (экологическую биофизику) и с теми разочарованиями, которые возникли после попыток сделать модель более реалистичной, которые привели к недоверию биологов, к эффективности методов математического моделирования. Это недоверие – нежелание искать компромиссы – привело и в среде математиков к собственным критериям ценности модели и к оценке модели прежде всего с математической точки зрения, отводя прикладным аспектам второстепенную роль, что естественно только усиливает «сепаратизм» биологов, мешает междисциплинарным исследованиям.

Итак, проклятие специализации. Новые вычислительные технологии взламывают размежевание. Приведем по этому поводу высказывание Г.Г. Малинецкого. «Лавина информации, порожденная компьютерами, заставила начать поиски того, как ее понять, осмыслить, упорядочить Как разумно распорядиться открывшимися возможностями?». «Что вы думаете, использовать триаду: «модель – алгоритм- программа»? Нет» [10, с.5]. Далее Г.Г. Малинецкий, забыв на минуту, что он из такого славного учреждения, как ИПМ, пишет под чьим-то неведомым давлением буквально следующее. «Решение оказалось по-эпшеровски парадоксальным (вот, оказывается, чье давление) Выход состоит в разработке междисциплинарных подходов» [10, с.5]. Трудно не согласиться и с эпшероновским парадоксальным высказыванием Г.Г. Малинецкого.

У имитационных моделей масса достоинств (как, впрочем, и недостатков), но главное достоинство – уникальные возможности для междисциплинарных исследований, многократно превышающие возможности докомпьютерного, анали-

тического периода развития математического моделирования. Именно создание уникальных возможностей для междисциплинарного диалога и есть главное последствие компьютерной революции.

Эти возможности отмечает и Н.Н. Моисеева при обсуждении возможностей имитационных моделей: «Мы стремились развить прежде всего методы междисциплинарных исследований ... с самого начала ориентировались на некоторую человеко-машинную систему, позволяющую объединить методики формальные и неформальные Эта система должна служить архитектурным скелетом, позволяющим связать воедино разноплановые исследования (исследования разной физической природы)» [9, с. 162].

«Междисциплинарность» – ключевое слово. На этого «идола» нужно молиться и надеяться, что он поможет восстановить целостное развитие количественной экологии, утерянное со времен А. Лотки и В. Вольтерра.

В количественной экологии существует такой казус, анекдот, как разделение математических моделей на аналитические и имитационные. Одно направление (аналитическое) не использует в своих исследованиях новые компьютерные технологии. Для второго (имитационного) подхода вычислительный эксперимент – основной инструмент исследования. Отличие не только в методах исследования. Часто имитационная модель – это алгоритм, а не модель в классическом понимании (нет параметрической записи уравнений и т.д.). Если же существует неопределенность в выборе структуры, есть альтернативные способы описания, то такие модели уже существенно отличаются от классических.

Конечно, важно увеличение размерности, даже одной размерности. Переход размерности модели от двух к трем даже для обыкновенных дифференциальных уравнений приводит к качественно новым эффектам, появляется такой «зверь», как «странный аттрактор». Но дело даже не в этом.

Разница между аналитическими и имитационными моделями прежде всего в степени «междисциплинарности». Она, как правило, выше на порядок для имитационных моделей.

Компьютерные технологии создают уникальные возможности для междисциплинарного диалога, значительно превосходящие возможности предшествующего «аналитического» периода. Но простое использование ЭВМ, без соответствующей проработки, может дать и обратный эффект – искажение свойств исследуемого объекта. Использование ЭВМ накладывает требования на процедуру моделирования значительно более жесткие требования, чем в предшествующий аналитический период. Имитационные модели создают возможности для детального учета свойств. Это, конечно, приближает модели к реальным объектам, но при этом теряется простота («прозрачность») аналитических моделей, может возникнуть эффект «необозримости». Сильные стороны имитационных и аналитических моделей объединяются в рамках создания имитационных систем, которые представляют собой наборы взаимосвязанных моделей разной степени детализации. В рамках построенных имитационных систем удастся сочетать указанные выше требования для успешного сотрудничества математиков и биологов. Наличие в наборе детальных имитационных моделей позволяет рассматривать различные варианты исходных предположений. С помощью сопряженных упрощенных моделей удастся оценить свойства модели в целом, оценить степень используемых допущений [11-14].

Остановимся более детально на описании особенностей имитационной системы. Она основана на комплексных исследованиях, которые включают в себя всю последовательность операций: сбор, отбор, анализ и переработка исходной (биологической) информации; обоснование выбора объекта, переменных и уравнений для его описания; выбор явления для раскрытия свойств объекта; обоснование и построение детальной имитационной математической модели; анализ ее свойств и

проведение с ней вычислительных экспериментов, и на их основе обоснование упрощенных моделей, для которых возможны аналитические исследования; использование полученного набора моделей для анализа изучаемого (биологического) явления в целом – экологической интерпретации свойств моделей и результатов вычислительных экспериментов, выбора иерархии (безразмерных) показателей для ее описания, формулирования гипотез о ведущих механизмах исследуемого объекта.

В имитационных системах важен весь набор взаимосвязанных моделей, с прослеженными связями от исходной базовой имитационной модели, до упрощенной аналитической. Первая позволяет приблизить процесс создания модели к биологам, удобна для учета дополнительной информации, а вторая позволяет подойти к анализу ведущих механизмов, к оценке допустимости тех или иных предположений в исходной базовой модели.

Имитационная система – единственный метод, сочетающий максимальную приближенность к биологам и сохраняющий преемственность с предыдущими этапами развития математического моделирования экологических объектов. Этот подход исходит прежде всего из стремления максимально приблизить модель к реальному объекту, приблизить, используя все доступные математические средства – достижения имитационных и аналитических методов. При этом имитационная система является полноправной преемницей всех предыдущих этапов развития количественной экологии. При создании системы используется методология точных наук, в качестве подблоков применяются аналитические модели. В результате анализа детальной имитационной модели, совместного анализа результатов вычислительных экспериментов и эколого-биологической информации происходит обоснование упрощенных моделей, которые имеют небольшое количество переменных и позволяют провести подробное портретное исследование.

дование. Тем самым имитационные системы вводят и обосновывают новые классы моделей для анализа аналитическими методами. Имитационная система является инструментом эффективного объединения разных направлений количественной экологии: биологов-экспериментаторов, «имитационщиков» – как биологов, так и математиков, представителей аналитических методов. Ведущий момент – это стремление создать благоприятные условия для междисциплинарного диалога, стремление создать возможности для подключения экспертов-биологов на возможно большем числе этапов моделирования, создать возможности для учета пожеланий по учету дополнительных свойств эколого-биологических объектов, дать возможность критически подойти к анализу как отдельных зависимостей, так и модели в целом. Оценка допустимости или неизбежности используемых в модели предположений не только на интуитивном уровне, но и на количественном, показ следствий из предложенных альтернативных предположений с помощью анализа варианта имитационной модели – это центральный момент моделирования. Уникальность имитационной системы состоит в том, что она, с одной стороны, открыта для всех пожеланий и уточнений, а с другой – дает возможность избежать эффекта необозримости детальной имитационной модели, используя процедуру обоснования упрощенных моделей, которые позволяют оценить поведение модели в целом.

Данное исследование посвящено разработке методов количественного анализа сложных иерархических систем на примере эколого-биологических объектов, изучению возможностей использования для их описания эволюционных (в математическом смысле) уравнений. Предложена методика количественного описания (моделирования) эколого-биологических явлений. Она основана на комплексном подходе к описанию сложной системы: от переработки исходной информации об объекте, формирования постулатов модели и

построения базовых имитационных моделей до обоснования набора взаимодополняющих моделей, включающих в себя как детальные (имитационные) модели, так и упрощенные (аналитические); и на его основе проведение анализа изучаемого явления: выделения важнейших параметров, формулирования гипотез о ведущих механизмах этого явления. Эффективность комплексного подхода показана на примере моделирования тундровых популяций и сообществ [15-18].

1. Метод комплексных исследований

Метод комплексных исследований (КОИС) экологических объектов был создан 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, анализ которого позволяет сформулировать и обосновать гипотезы о ведущих механизмах изучаемого эколого-биологического процесса, в условиях дефицита и неизбежного искажения исходных данных [19].

Основной тезис. Большая имитационная модель, в которой каждый блок выверен специалистами, не гарантирует правильной ее работы. Такая модель не может быть самодостаточной, это инструмент для формализации исходной биологической информации, *инструмент по предварительному исследованию* объекта. Для эффективного использования имитационной модели она должна быть компонентом набора взаимосвязанных моделей, состоящих из детальных имитационных

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*.

Метод комплексных исследований позволяет объединить имитационные и аналитические методы моделирования, он включает в себя всю последовательность операций (рис. 1.1): сбор и анализ исходной (биологической) информации; построение и анализ детальных имитационных моделей; формирование имитационной системы – набора взаимосвязанных моделей разной степени детализации, которые включают в себя упрощенные модели, допускающие проведение аналитического и параметрического исследования; формулирование на основе анализа этих моделей гипотез о ведущих механизмах исследуемого явления.

Цель комплексных исследований – помочь сформировать представление об изучаемом объекте, максимально снять алгоритмические проблемы, создать возможности для широкого использования неформальных (интуитивных) методов, провести согласованное объединение этапов формирования и анализа свойств набора моделей с генерированием на их основе гипотез о ведущих механизмах изучаемого явления.

Технология КОИС позволяет специалистам из прикладной области активно участвовать в формировании модели, в обсуждении ее свойств и анализе результатов моделирования, создает возможность перестраивать модель в ходе вычислительного эксперимента, позволяет сформировать несколько моделей для количественного описания явления, что создает возможность рассмотрения объекта с различных ракурсов.

Имитационные технологии снимают зависимость от «математического аппарата», позволяют выбирать зависимости «любого типа», требуемый уровень детализации.



Рис. 1.1. Этапы метода КОИС

Для реализации метода должны быть учтены следующие факторы: ответственность главного разработчика, который выступает и в роли эксперта, за весь процесс создания моделей, в частности за отбор информации с единых позиций, за согласование экологических и математических требований; наличие «*тестирующего эффекта*» – яркого экологического явления (например, релаксационные колебания численности для тундровых моделей), позволяющего выявить ведущие механизмы изучаемого процесса.

Для разрешения компромисса между экологическим и математическими требованиями при построении модели использовались три достаточно универсальных принципа: *системность* (учет многообразия связей внутри и вне изучаемого объекта); *экологическое соответствие* (привлечение предположений, не противоречащих доступным экологическим данным); *минимальность* (использование минимально возможной математической структуры, необходимой для имитации изучаемого явления).

В данной работе метод комплексных исследований был усовершенствован. Акцент сделан на биологическое обоснование получаемых аналитических моделей в ходе упрощения исходной имитационной модели и на возможность проведения приближенного параметрического исследования исходной имитационной модели.

Аналитическая модель получается на основе редукции базовой имитационной модели, в которой нелинейные функции заменены на константы. Константы подбираются таким образом, чтобы динамика была как можно более близкой.

Биологическая обоснованность достигается тем, что параметры, входящие в состав полученной аналитической модели, прошли проверку в ходе дискуссий с экспертами-биологами. И упрощение модели происходит на основе анализа исходных биологических постулатов и результатов вычислительных экспериментов.

Приближенное параметрическое исследование возможно за счет того, что могут быть получены переходные формулы, которые включают в себя параметры исходной имитационной модели и параметры упрощенной аналитической модели. В свою очередь, упрощенная модель позволяет проведение параметрических исследований. Переходные формулы хоть и не являются точными, но тем не менее позволяют приближенно определять необходимые области параметров исходной имитационной модели.

2. Биологические характеристики популяции леммингов

2.1.1. Основные характеристики. Ареал обитания

Рассматриваются следующие виды леммингов: сибирский лемминг (*Lemmus sibiricus*), копытный лемминг (*Dicrostonyx torquatus*), а также близкородственные виды полевков. Леммингов относят к отряду грызунов подсемейства полевковых. Они обитают в тундре и лесотундре Евразии, Северной Америки и на островах Северного Ледовитого океана. У леммингов плотное телосложение, короткие лапы и хвост, длина тела 10–15 см, масса 20–70 г. Лемминги активны круглый год, при этом чрезвычайно плодовиты. Зимой проводят в гнездах, устроенных прямо на земле под снегом, питаются прикорневыми частями растений. Летом питаются осоками, кустарничками и мхами, зачастую сильно выедая окружающую растительность, что является причиной катастрофического падения численности популяции.

Ф.Б. Чернявский отмечает, что правильная периодичность пиков численности леммингов (раз в 3–5 лет) является четко выраженной тенденцией и хорошо заметным феноменом в жизни тундровых экосистем [20].

2.1.2. Демографические характеристики

Основные демографические характеристики, от которых зависит численность любой популяции – это показатели размножения, смертности и половозрелой структуры.

Подснежное размножение

Для популяции леммингов характерно подснежное размножение. По возрастному составу выборки из популяций сибирского и копытного леммингов, отловленных в июне, видно, что весной эта уникальная особенность проявляется на всех стадиях цикла, но с разной интенсивностью: самая высокая рождаемость бывает в годы роста численности (у взрослых самок не менее пяти–шести подснежных пометов), самая низкая – в годы спада. Оба вида леммингов регулярно приносят выводки в январе – апреле, хотя на всех фазах цикла активнее размножаются в марте – апреле. Репродукция разной степени интенсивности происходит в марте – апреле. Наиболее существенный рост численности лемминговых популяций происходит под снегом в основном на протяжении одного или двух зимних периодов перед пиком численности [21, 22]. Спад численности популяций леммингов может идти, по крайней мере, двумя путями: путем крутого падения по типу «краха» или более пологого, или ступенчатого, снижения [20].

В популяциях сибирского и копытного леммингов (по крайней мере, в фазе роста численности) отмечается не менее 5–6 подснежных пометов. Эти данные подтверждают точку зрения о том, что подснежное размножение тундровых леммингов, несмотря на пониженную плодовитость самок в указанный период, является основным фактором, обеспечивающим интенсивный рост лемминговых популяций [21, 22].

Размножение в летний период

Сроки начала летней репродукции колеблются по годам весьма незначительно и, по-видимому, не зависят от плотности популяции и погодных условий. Характерно, что как на о. Врангеля, так и в материковой тундре эти сроки приходятся на I декаду июня [23, 24].

Толчком, стимулирующим начало этого процесса, может быть некоторое повышение температуры воздуха в конце мая – начале июня, подсыхание почвы, а также повышенная

концентрация грызунов в определенных участках тундры. Независимо от фазы цикла практически все половозрелые особи обоих видов леммингов синхронно включаются в летнее размножение и дружно приносят первый летний помёт. Большая часть взрослых самок рождает второй выводок, а в материковых тундрах Северо-Востока Сибири и третий [23, 24].

Помимо продолжительности периода летнего размножения в зависимости от фаз цикла существенно меняется его интенсивность. В фазе пика энергично начавшееся летнее размножение быстро заканчивается. Фазы спада и депрессии характеризуются сравнительно низкой репродуктивной активностью, несмотря на значительную продолжительность летнего размножения [22]. В Колымской низменности в фазе нарастания численности летняя репродукция у леммингов обоих видов проходила с большой интенсивностью (1981 – 1996 гг.). За летние месяцы перезимовавшие самки сибирского и копытного леммингов принесли по 3 выводка, самки весенних генераций – по 2–3 выводка. У бурого лемминга (Чукотка), кроме того, в размножении участвовали самки-сеголетки, тоже давшие по одному помёту. В фазе пика интенсивность летней репродукции заметно снизилась – взрослые самки имели лишь по 2 помёта, а сеголетки участия в размножении не принимали [23].

Плодовитость

У тундровых леммингов отмечается значительная возрастная и сезонная изменчивость плодовитости [21, 25-30].

Ф.Б. Чернявский отмечает, что средняя летняя плодовитость у сибирского и копытного леммингов показывает некоторую изменчивость. А именно: низкие ее значения наблюдаются в фазах спада и депрессии, заметное увеличение происходит в фазе роста и высокий уровень в период максимума. Наряду с отмеченным ранее повышением ранневесенней пло-

довитости сибирского и копытного леммингов в фазах роста и пика, увеличение летней плодовитости на этих же стадиях популяционной динамики имеет важное демографическое значение и вместе с другими причинами служит источником резких подъемов численности лемминговых популяций [20].

Смертность

Смертность взрослых особей особенно велика зимой, наступающей непосредственно после пика. Кроме того, выживаемость взрослых леммингов понижена летом в фазе депрессии [20].

Отмечается влияние процессов протаивания и промерзания (что приводит к образованию ледовой корки) на смертность леммингов в зимний период [31].

Структура популяции

Возрастная структура популяций упомянутых видов подвержена сильной изменчивости в зависимости от фаз цикла и соответственно от интенсивности процессов рождаемости и смертности.

Как было сказано выше, основной причиной скачкообразного роста численности популяций леммингов является подснежное размножение, особенно четко выраженное в фазе популяционного роста [20]. Появление на свет до 5–6 (а иногда и более) подснежных пометов наряду с заметно повышенной интенсивностью летнего размножения в фазе роста численности создает главные предпосылки для достижения популяцией стадии пика. Для фазы роста обнаружены и другие важные изменения демографических параметров, а именно: некоторое увеличение плодовитости, ускорение полового созревания молодняка, изменение соотношения полов в сторону преобладания самок (присущее лишь некоторым популяциям *Dicrostonyx*), усложнение и омоложение возрастной структуры. Можно предполагать, кроме того, уменьшение естественной смертности во всех возрастных группах. Действие упомя-

нутых процессов в их совокупности, продолжающееся, как правило, один-два года, приводит к тому, что популяция леммингов в летний период фазы пика достигает максимальной численности. При этом наблюдается раннее прекращение летней репродукции, причем под снегом размножение обычно не возобновляется. Параллельно значительно увеличивается смертность во всех возрастных группах, что ведет, в итоге, к резкому падению численности. Год-два (а иногда и более) после «краха» общая интенсивность размножения леммингов, как правило, продолжает оставаться на среднем уровне или даже бывает несколько пониженной, а смертность сравнительно высокой, и лишь спустя упомянутый промежуток времени популяция вновь вступает в фазу роста. Правильная периодичность лемминговых пиков и спадов приводит к выводу об известной автономности отмеченных популяционно-демографических перестроек, формирующих циклы, от факторов среды. **Это говорит о прямой связи их лишь с самой плотностью популяции** [20].

2.1.3. Характеристика кормовой базы

Сравнительно низкая продуктивность тундровых экосистем и огромная численность обитающих там леммингов (в фазе пика до 550 экземпляров сибирского и копытного леммингов на 1 га) позволили предположить, что острая нехватка кормов может стать ведущим фактором в динамике численности грызунов. Действительно, имеются данные о том, что при максимальной численности в некоторых ассоциациях они стравливают растительность на 50 – 90%. Особенно это характерно для наиболее обедненных тундровых экосистем (подзона арктических тундр) в местах зимней концентрации зверьков [32].

О.Ф. Садыков и И.Е. Бененсон для травоядных грызунов выделяют гипотезу «подрыва кормовой базы» [33]. Смысл гипотезы состоит в том, что **повышение численности популяции не сдерживается какими-либо внутренними причинами**

ми и продолжается до тех пор, пока не будет превышена кормовая емкость среды. Превышение емкости приводит к подрыву кормовой базы, голоданию и гибели животных. После снижения численности грызунов растительность восстанавливается в течение одного-двух лет. За восстановлением растительности следует подъем численности животных, и цикл повторяется.

Мышевидные грызуны употребляют значительную часть растительной продукции лишь в редких случаях. Даже на пике численности потребление, как правило, стимулирует развитие растительности, и к следующему году продукция интенсивно используемых видов на эксплуатируемых участках оказывается выше, чем на неэксплуатируемых. При экстремально интенсивной эксплуатации продуктивность предпочитаемых видов снижается.

Существует предположение о том, что корм может лимитировать численность популяции мелких грызунов зимой, особенно в северных широтах. В зимних условиях очень ограничено используемое мышевидными грызунами пространство, растительность на котором может лимитировать животных, несмотря на большие запасы корма на остальной территории, используемой летом [23].

Дефицит кормов, как и воздействие хищников, традиционно рассматривается в роли фактора, оказывающего существенное воздействие на ход динамики численности мелких грызунов на Севере [20]. Отмечается предположение о ведущей роли пищевого фактора в формировании лемминговых циклов [34 -36]. Более поздние исследования, проведенные в Финской Лапландии, на севере Кольского полуострова и на Северной Аляске, выявили значительное количество фактов, косвенно подтверждающих упомянутую гипотезу [37-44].

К настоящему времени для разных районов тундровой зоны голарктики получены данные, свидетельствующие о том, что лемминги (главным образом представители рода *Lemmus*)

в фазе пика оказывают чрезвычайно сильное деструктивное воздействие на растительность, потребляя и стравливая ее в некоторых ассоциациях, в частности осоково-пушицевых, на 50–90% [45–49]. Максимальные показатели изъятия характерны главным образом для сравнительно обедненных тундровых экосистем (подзона арктических тундр) и относятся к местам зимней концентрации леммингов. В то же время для ряда районов в подзонах типичных и южных тундр даже в фазе пика леммингов существенной деградации растительного покрова не происходит [24, 30, 50, 51]. Что касается восстановления тундровой растительности после потравы ее леммингами при максимуме их численности, то, хотя экспериментальные данные такого рода единичны [52], считается, что в случае изъятия примерно 50–70% фитомассы она может восстановиться лишь к следующему пику численности грызунов [39, 48].

2. 1. 4. Гипотеза о критических уровнях растительности

Б.Д. Абатуров сформулировал гипотезу о критических уровнях растительности [53], она заключается в следующем.

Пастбищная растительность допускает изъятие в большинстве ландшафтов 75% растительной массы без ущерба для своей продуктивности, тогда как растительноядные млекопитающие способны изъять без вреда для себя не более 60–70% запасов растительности. Таким образом, оказывается, что растительноядные животные более чувствительны к уменьшению запасов растительности, чем сама растительность, для них чрезмерное изъятие растительной массы губительнее, чем для самой растительности, и они раньше реагируют на величину изъятия, снижая свою численность, мигрируя, залегая в спячку и т.д. **Отсюда следует существенный вывод о том, что млекопитающие в большинстве случаев не способны снизить продуктивность растительного покрова.** Продуктивность растительности, как правило, не зависима от ее потребителей – растительноядных млекопитающих – и определяется состоянием материально-энергетических ресурсов окружающей

среды. Растительноядные млекопитающие в силу различных причин могут лишь увеличивать продуктивность растительного покрова, но и то в пределах, обеспечиваемых ресурсами среды.

Таким образом, зависимость продуктивности растений и их потребителей имеет лишь односторонний характер: состояние растительноядных животных полностью зависит от продуктивности растительности, но растительность, если иметь в виду снижение ее продуктивности, не зависима от них как ее потребителей.

Все сказанное, по-видимому, относится не только к связям между растениями и их потребителями, но и к отношениям «хищник – жертва». Сейчас накапливается все больше данных, показывающих, что и здесь продуктивность жертвы не зависит от потребителя и определяется лишь состоянием кормовых ресурсов жертвы, тогда как продуктивность хищника полностью определяется численностью жертвы [53].

Вместе с тем, давление хищников выступает одним из механизмов регуляции численности, который популяция жертвы использует для того, чтобы избежать подъемов численности, губительных прежде всего для нее, но не для продуктивности ее кормового ресурса. Примеры таких губительных всплесков численности при исключении хищников общеизвестны (например, всплески численности леммингов). Другими словами, хищников следует рассматривать, по-видимому, как один из факторов, предотвращающих нерациональный для популяции жертв колебательный характер динамики численности, но не снижающий их продуктивности.

На основании всего сказанного напрашивается вывод о том, что **кормовые запасы могут использоваться животными лишь до определенного критического для них уровня**, соответствующего тому минимальному запасу, при котором животные еще не способны собрать необходимое количество пищи. Дальнейшее снижение кормовых запасов губи-

тельно для данной популяции и поэтому обычно невозможно [53].

2.1.5. Влияние хищников на популяцию

Изучение взаимоотношений хищников-миофагов и леммингов в тундровых экосистемах касается классической экологической проблемы «хищник–жертва», а также одного из важнейших внешних факторов, от которого зависит формирование лемминговых циклов [20].

О.Ф. Садыков и И.Е. Бененсон отмечают, что стабилизация численности мышевидных грызунов за счет хищничества может быть объяснена только при существенной роли факультативных хищников. **В остальных случаях хищники не могут задержать популяционный рост и «следят» за изменением численности жертвы.** Если роль оседлых стенофагов велика, то они могут существенно затянуть и усилить фазу депрессии, в противном случае они, по-видимому, мало модифицируют структуру популяционного цикла [23].

Было установлено [20], что на о. Врангеля, как и в большинстве других районов Арктики, основными потребителями леммингов являются средний (*Stercorarius pomarinus*) и длиннохвостый (*S. longicaudus*) поморники, белая сова (*Nyctea scandiaca*) и песец (*Alopex lagopus*) – все они относятся к числу хищников, специализирующихся на питании упомянутыми грызунами. Чайка бургомистр (*Larus hyperborus*) на острове использует леммингов лишь в незначительной степени, а короткохвостый поморник (*S. parasiticus*) и серебристая чайка (*L. argentatus*) вследствие своей малочисленности, практически не оказывают воздействия на лемминговые популяции.

Среди экологов, отсутствует единая точка зрения в отношении роли хищников как регулятора численности лемминговых популяций. По мнению многих авторов, хищники являются одной из главных причин падения численности грызунов, достигших ее максимума [39, 41, 54-57]. Высказывалось также мнение о том, что **пернатые хищники в тунд-**

ровых экосистемах лишь «срезают верхушку» лемминговой популяции в фазе пика, тогда как дальнейшее сокращение численности грызунов связано с хищнической деятельностью песца, а в материковой тундре – мелких кунных, горноста и ласки [47, 58-60].

Хищническая деятельность пернатых и песца в бесснежный период несомненно может быть отнесена к весьма значительным факторам смертности грызунов. По-видимому, именно хищнический пресс наряду с причинами демографического характера приводит к тому, что численность лемминговых популяций летом, как правило, не повышается, несмотря на интенсивную репродукцию [20].

Относительно невысокая доля изъятия хищниками леммингов из популяции (в масштабе всего года), характерная, по-видимому, для большинства тундровых экосистем, объясняется главным образом коротким периодом времени, в течение которого грызуны доступны для пернатых хищников (около 3,5 мес. в году).

Согласно предположению О.Р. Пирсона [58] хищники являются фактором, определяющим амплитуду и периодичность колебаний численности леммингов, поскольку воздействие пресса песца и мелких кунных наблюдается в фазе депрессии, иногда пролонгируя эту фазу. В период низкой численности леммингов пернатые хищники практически не оказывают воздействия на островные популяции грызунов. Подсчет прямых потерь от песцов затруднителен. Наблюдения показали, что песцы при низкой численности леммингов переходят на питание другими животными (зайцы, гуси, куропатки, кулики, и др.).

2.1.6. Другие факторы, влияющие на популяцию

Погода

Ф.Б. Чернявский утверждает что, погодные условия оказывают воздействие не на общий ход популяционного цикла, а

лишь на изменение численности леммингов в отдельные его фазы [20]. При этом многие экологи обоснованно отрицают существование зависимости между погодными показателями того или иного сезона года и динамикой численности лемминговых популяций [25, 50, 55, 61].

Болезни

Эпизоотии, как правило, происходят в фазе пика. Чрезвычайно высокая плотность популяции леммингов в фазе пика способствует возникновению той или иной эпизоотии. Таким образом, эпизоотии являются одним из значимых факторов смертности леммингов, но отнюдь не генератором или непременным элементом популяционного цикла [20].

Миграции

Массовые миграции норвежских леммингов (*Lemmus lemmus*) принесли этим зверькам широкую известность задолго до того, как ими заинтересовались ученые. На этот счет существуют многочисленные легенды и предания [62]. Действительно, норвежские лемминги, основные биотопы которых расположены в горных тундрах, в фазе пика во вторую половину лета и осенью сходят с обширных плато, следуя обычно по речным долинам в расположенную ниже лесную зону. Поскольку большинство зверьков при этом погибает, такие миграции, естественно, резко снижают численность популяции. Для сибирского и копытного леммингов характерны сравнительно короткие сезонные перекочевки, которые существенно не меняют общий ход цикла [20].

2.1.7. Гипотезы формирования циклов.

Многофакторная модель циклов

Ф.Б. Чернявский сформулировал гипотезу о многофакторной модели циклов [20], она заключается в следующем.

Обычно экологи для объяснения феноменологии и механизмов популяционных циклов мелких грызунов используют два методологических подхода: один предусматривает поиск единого механизма, лежащего в основе циклов, другой допус-

кает возможность взаимодействия ряда факторов. Согласно современным представлениям о структуре и функционировании сообществ и экосистем, взаимодействие факторов в динамике численности популяций – скорее, правило, чем исключение. Значит, численность большинства животных-фитофагов регулируется за счет внутривидовых механизмов и отражает многочисленные биоценотические связи.

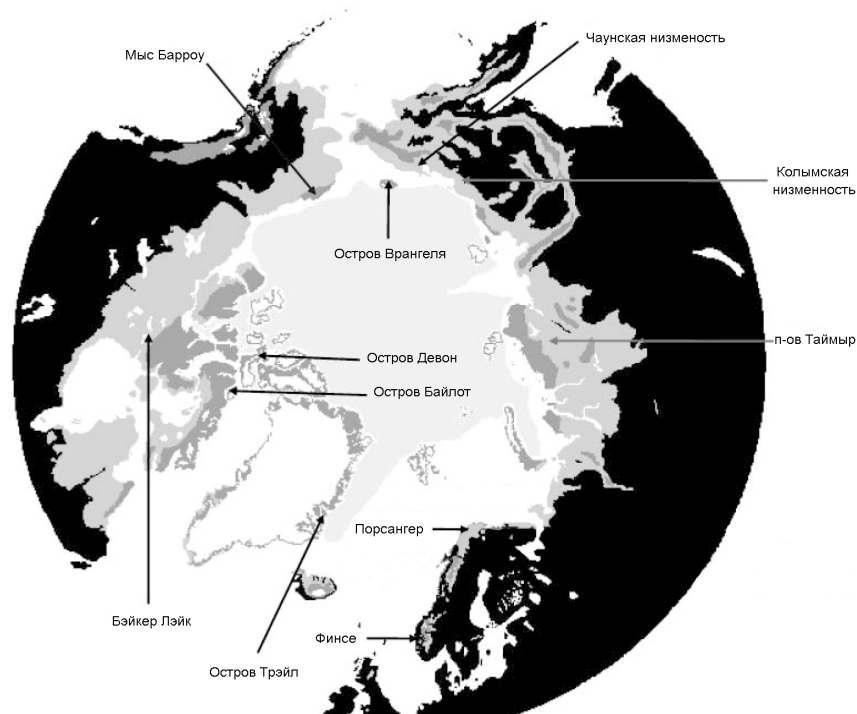


Рис. 2.1. Пункты исследования, где были получены данные, используемые в работе [63]

Огромный репродуктивный потенциал леммингов (реализуемый, в частности, за счет подснежного размножения), позволяющий им существовать в суровых условиях тундры, обуславливает наличие того или иного механизма контроля

над численностью. Без этого достаточно скудный растительный покров тундры мог бы исчезнуть бесследно. Такого, как мы знаем, не происходит. Ряд внешних факторов в фазе пика значительно повышает смертность в популяциях леммингов, а адаптивные механизмы внутрипопуляционной регуляции (эндокринные и, возможно, генетические) воздействуют на все демографические параметры. В итоге численность грызунов периодически пульсирует с примерно равными промежутками между пиками. С точки зрения изложенных представлений популяционные циклы – это результат многоуровневых адаптивных реакций и связей, явление, в котором организменные и популяционные механизмы связаны с процессами, происходящими в биоценозе [20].

Из сказанного выше следует, что колебания численности леммингов зависят от многих факторов. В данной работе определена совокупность биологически значимых параметров, от которых зависят колебания численности леммингов.

2.1.8. Анализ рядов численности леммингов

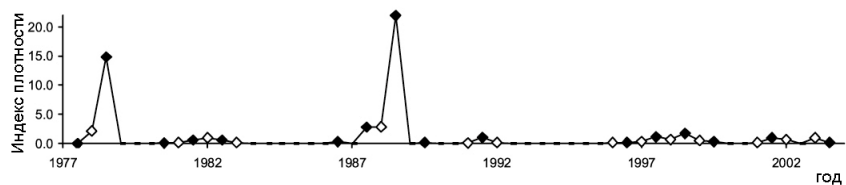


Рис.2.2. Динамика численности *Lemmus lemmus*, Порсангер, Норвегия. График из работы [63]. Нестабильные колебания численности

Ряды численности леммингов наиболее полно представлены в работе [63]. На рис. 2.1 изображены пункты исследования, в которых были получены данные, используемые в [63]. Светло-серый: арктическая тундра в низких широтах и ее высотные аналоги на бореальных горах. Темно-серый: арктическая тундра в высоких широтах и ее высотные аналоги на низких арктических и бореальных горах. Черный: бореальные ле-

са и районы с умеренным климатом. Белый: лед и вода. Светло-серая: постоянно замерзшее море.

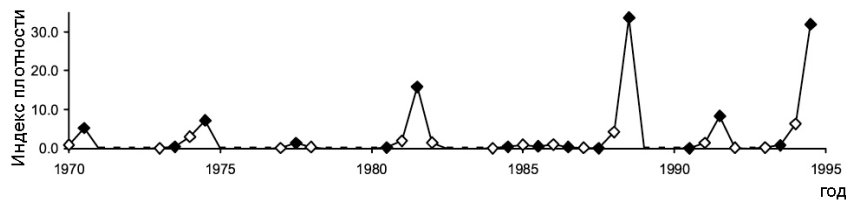


Рис.2.3. Динамика численности *Lemmus lemmus*, Финсе, Норвегия. График из работы [64] цит. по [63]. Шесть пиков численности за 25 лет. Средний период 4, 16

Ниже приведены ряды данных из работы [63]. Индексы плотности для арктических популяций леммингов. Значения на Таймыре показывают средние значения, представленные различными частями полуострова. Для облегчения сравнения все наборы данных представлены в виде полугодовых записей, удалены летние записи, если осенние записи были доступны. Белые символы представляют весенние данные, черные символы – осенние. Зимние пики на Барроу (белые треугольники) рассматривались как весенние данные в анализе. Летние записи для о. Врангеля в моменты времени, когда осенью отлова не было, обозначены серыми символами.

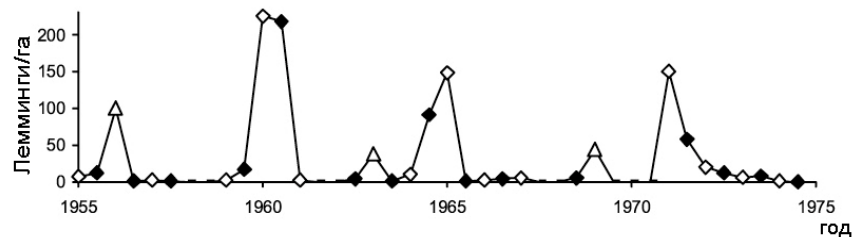


Рис.2.4. Динамика численности *Lemmus chrysogaster*, Мыс Барроу, США. График из работы [65] цит. по [63]. Шесть пиков численности за 25 лет. Средний период 4,16. Шесть пиков численности за 20 лет. Средний период 3,33

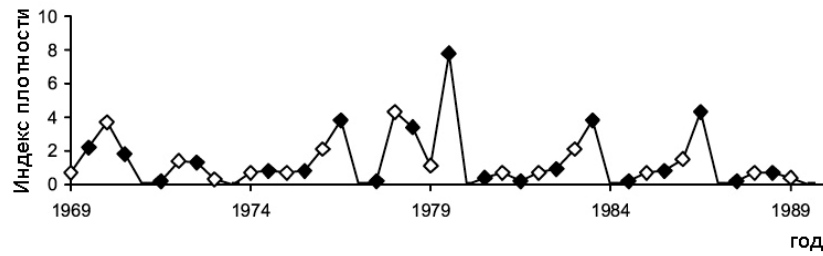


Рис.2.5. Динамика численности *Lemmus chrysogaster*, Чаунская низменность, РФ. График из работы [66] цит. по [63]. Нестабильные колебания численности

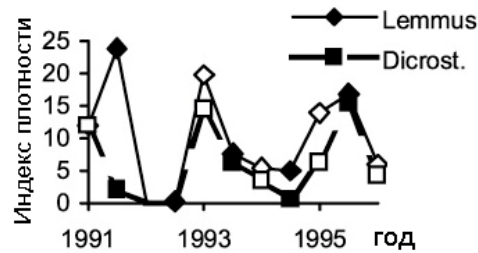


Рис.2.6. Динамика численности *Lemmus bungei* и *Dicrostonyx torutus*, Колымская низменность, РФ. График из работы [66] цит. по [63]. На графике 3 пика за 6 лет. Средний период 2 года

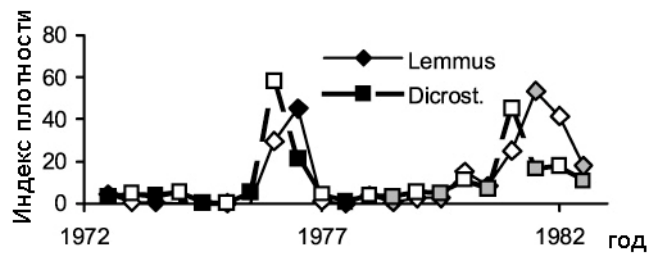


Рис.2.7. Динамика численности *Lemmus bungei* и *Dicrostonyx groenlandicus*, остров Врангеля, РФ. График из работы [66] цит. по [63]. На графике 2 пика за 10 лет. Средний период 5 лет

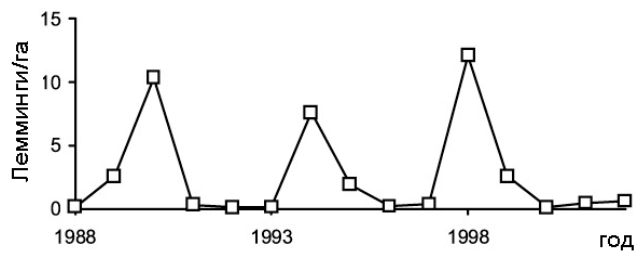


Рис.2.8. Динамика численности *Dicrostonyx groenlandicus*, остров Трэйл, Гренландия. График из работы [67] цит. по [63]. На графике 3 пика за 10 лет. Средний период 3,33 года

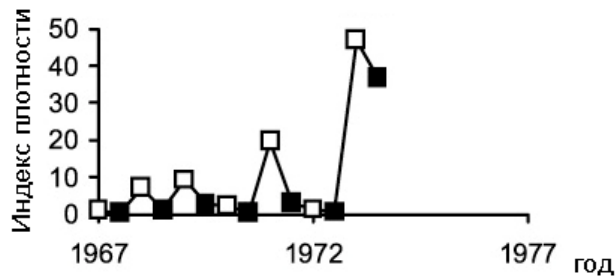


Рис.2.9. Динамика численности *Dicrostonyx groenlandicus*, остров Девон, Канада. График из работы [67] цит. по [63].
Нестабильные колебания численности

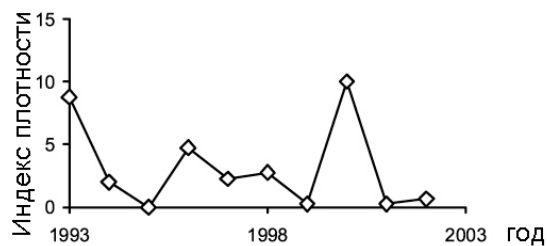


Рис.2.10. Динамика численности *Lemmus chrysogaster*, остров Байлот, Канада. График из работы [67] цит. по [66]. Нестабильные колебания численности

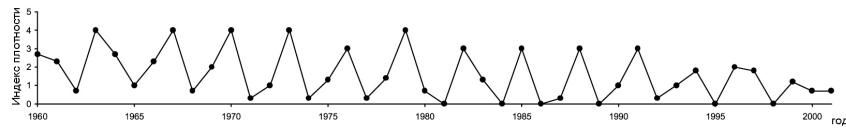


Рис.2.11. Полуостров Таймыр, РФ. График из работы [68] цит. по [63]. На графике 13 пиков за 40 лет. Средний период 3 года

Как можно видеть из рис.2.2-2.11, популяции леммингов характерны колебания численности. Изучение этого явления затрудняется тем, что этот объект недостаточно исследован, среди биологов нет единого мнения по поводу формирования колебаний численности леммингов.

На основе анализа рядов динамики численности леммингов (рис.2.2-2.11) можно сказать следующее: популяция устойчива во времени; популяции характерны колебания численности; наблюдаются регулярные колебания численности леммингов (расстояние между пиками численности сравнительно постоянно (рис. 2.3, 2.4, 2.6-2.8, 2.11)); наблюдаются регулярные пики численности леммингов в среднем от 2 до 5 лет. На п. Таймыр вспышки численности леммингов фиксируются с регулярным периодом раз в 3 года; наблюдаются нерегулярные колебания численности леммингов (колебания напоминают стохастический процесс (рис. 2.2, 2.5, 2.9, 2.10)).

3. Обзор современного имитационного моделирования леммингов и полевов

В работе [69] отмечается эффект глобального потепления, который наиболее сильно выражен в полярных регионах и приводит к географическому сдвигу ареала распространения леммингов и полевов, а также к изменению демографической структуры популяций. Предсказания погоды были использованы при создании имитационной модели, воспроизводящей циклы леммингов и полевов. В статье [70] также исследуется влияние климатических циклов на временную, пространствен-

ную и экологическую динамику леммингов и полевков. В работе [71] флуктуации климата привязываются к периодическим вымираниям леммингов.

В работе [72] 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 [73]. 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 изобилии 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 изобилии данного вида. Результаты

моделирования показали, что травоядные не лимитируют растительность в данном регионе, но зафиксированы сильные взаимодействия в системе «хищник – травоядные животные».

В работе [74] 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 [75], она решается численно и аналитически. В статье [76] также учитываются сезонные потоки мигрирующих жертв (леммингов и полевых) при построении имитационной модели сообщества «лемминги–полевки–песцы».

Имитационное моделирование с использованием матриц, учитывающих возрастную структуру, реализовано в статье [77].

В работе [78] построена имитационная модель, описывающая размножение леммингов в подснежный период, опираясь на размеры их фекалий, найденных в норах. В статье [79] 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 [80] используются имитационные модели типа реакции-диффузии для описания данного явления у полевых, также в статье [81] изложена имитацион-

ная модель такого типа, использующая натурные данные. В работе [82] 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 [83] исследуется, как сезонные колебания воздействуют на циклы полевок. 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 полевок [84], 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 [85, 86] рассмотрена гипотеза о подавлении размножения у некоторых видов полевок при возникновении высокого риска хищничества со стороны пушных зверьков. В этом случае самки останавливают размножение, так как неразмножающиеся самки имеют больше шансов на выживание.

В работе [87] приводится эмпирическое доказательство того, что основные виды растительности, потребляемые полевкой, содержат повышенное количество кремнезема, которое уменьшает качество корма. Проведенное с помощью имитационной модели исследование показало, что данное явление влияет на цикличность полевок.

Помимо перечисленных выше работ следует отметить работу [88], в которой моделируется влияние климата на динамику полевок в степи.

Модели, опубликованные в работах [89, 90], 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 также для тестирования и выбора иерархии моделей ключевых процессов и для их калибровки. Это отражено в работе [91], в которой применяется агентное моделирование полевок.

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

Агентно-ориентированная модель, описывающая динамику полевок, изложена в работе [92]. В этой работе рассмотрена имитационная модель популяции полевок, 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.

На основе анализа литературного обзора можно сказать следующее: зачастую имеет место анализ динамики популяций полевых и леммингов с помощью конкретных имитационных моделей, способных анализировать лишь отдельные аспекты их жизнедеятельности. Однако метод комплексных исследований направлен на анализ набора взаимосвязанных моделей разного типа (и разной степени детализации). Как было указано, наиболее близким к методике комплексных исследований является исследование С.Дж. Топпинга и др. [91].

Можно утверждать, что предложенная методика комплексных исследований в данный момент не применяется для исследования популяции леммингов и полевых.

4. Система сопряженных моделей популяции леммингов

4.1. Описание имитационной модели «растительность–лемминги–песцы»

В отличие от предыдущей версии модели [93] в данной версии: отсутствует функция Олли; явно описан каждый сезон; популяция леммингов характеризуется двумя режимами (корма достаточно – увеличение численности популяции, корм вообще недоступен – катастрофическое снижение численности популяции, как правило, до минимального значения в зимний период после пика численности); используется гипотеза о критических уровнях растительности [53]; используется предположение о разных уровнях доступной растительности в каждом из сезонов [33].

Введены следующие предположения: лемминги не способны снизить продуктивность растительности; увеличение численности леммингов продолжается до тех пор, пока не бу-

дет превышена кормовая емкость среды; существует определенный критический уровень растительности, ниже которого наступает нехватка корма; в зимних условиях весьма ограничено пространство, растительность на котором может лимитировать леммингов; хищники (песцы) не могут задержать популяционный рост леммингов и «следят» за изменением их численности; влияние погодных факторов, миграции и болезней на популяцию не учитывается.

Выделяется три трофических уровня: биомасса растительности, численность популяции леммингов, численность популяции песцов.

Основная особенность тундровой экосистемы – это сезонность. Выделяется три сезона (табл. 4.1). Переключение сезонов отражено на рис. 4.1.

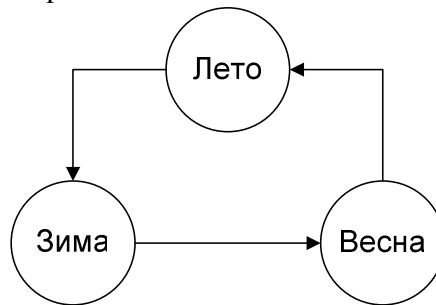


Рис.4.1. Диаграмма состояний, отражающая переключение между сезонами в модели «растительность–лемминги–песцы» (табл. 4.1)

Для каждого сезона определяются доступные уровни растительности (коэффициенты: d_1 весной, d_2 летом, d_3 зимой).

Биомасса доступной растительности V_d , для каждого из сезонов, определяется следующим образом:

$$V_d = V \cdot d.$$

Кроме того, считается, что у популяции есть два режима (рис.4.2): корма хватает ($V_d > \alpha$), происходит увеличение численности популяции; корм вообще не доступен ($V_d \leq \alpha$), про-

исходит снижение численности популяции до минимального значения β , как правило, катастрофическое (в зимний период).

Таблица 4.1. Характеристики сезонов

Сезон	Месяцы	Описание
Весна	2,3,4,5	Подснежное размножение леммингов.
Лето	6,7,8	Биомасса растительности достигает максимального значения. Лемминги активно размножаются.
Зима	1,9,10,11,12	В этот период лемминги не размножаются. Если биомасса леммингов достигает критического уровня, из-за подрыва кормовой базы, зимой она снижается до уровня оптимального биотопа, иначе отмирает небольшая часть леммингов.

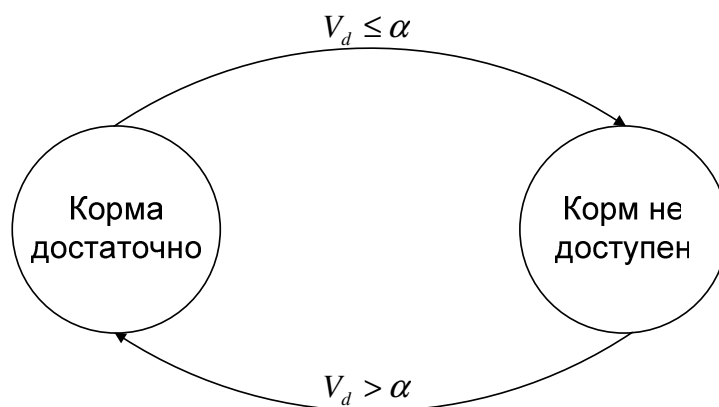


Рис.4.2. Диаграмма состояний, отражающая режимы работы модели: корма достаточно ($V_d > \alpha$) и корм недоступен ($V_d \leq \alpha$)

Если V_d опускается ниже критической величины α , это означает нехватку корма (как правило, это происходит зимой), после чего численность леммингов опускается до минимального значения β (но не ниже этого значения).

Имитационная модель сообщества «растительность–лемминги–песцы» строится с помощью метода системной динамики Дж. Форрестера. Имитационная диаграмма для данной модели представлена на рис. 4.3. Здесь a_i , b_i , c_i – параметры подсистемы растительности, леммингов и песцов соответственно, g_i – экспертно оцененные функции. R_X , D_X , M_X – функции, определяющие скорости прироста, отчуждения и естественного отмирания соответственно на каждом трофическом уровне X .

Математическая модель, формализующая имитационную диаграмму (рис.4.3), имеет следующий вид:

$$\begin{cases} \frac{dV}{dt} = R_V - M_V - D_V, \\ \frac{dL}{dt} = R_L - M_L - D_L, \\ \frac{dR}{dt} = R_F - M_F - D_F. \end{cases} \quad (4.1)$$

Модель описывает три трофических уровня. Каждый трофический уровень X описывается тремя слагаемыми, величиной прироста R_x , естественного отмирания M_x и отчуждения D_x . Недостающая информация представлена в виде экспертных функций (рис. 4.4).

В имитационной модели используются 4 экспертные функции [17] (рис. 4.4). Функция g_2 формализует снижение рождаемости у леммингов при снижении удельного количества корма. Функция g_3 формализует изменение годовой смертности леммингов. В июне происходит сход снежного покрова,

и подтопление нор, в результате чего наблюдается повышенная смертность (пик на графике).

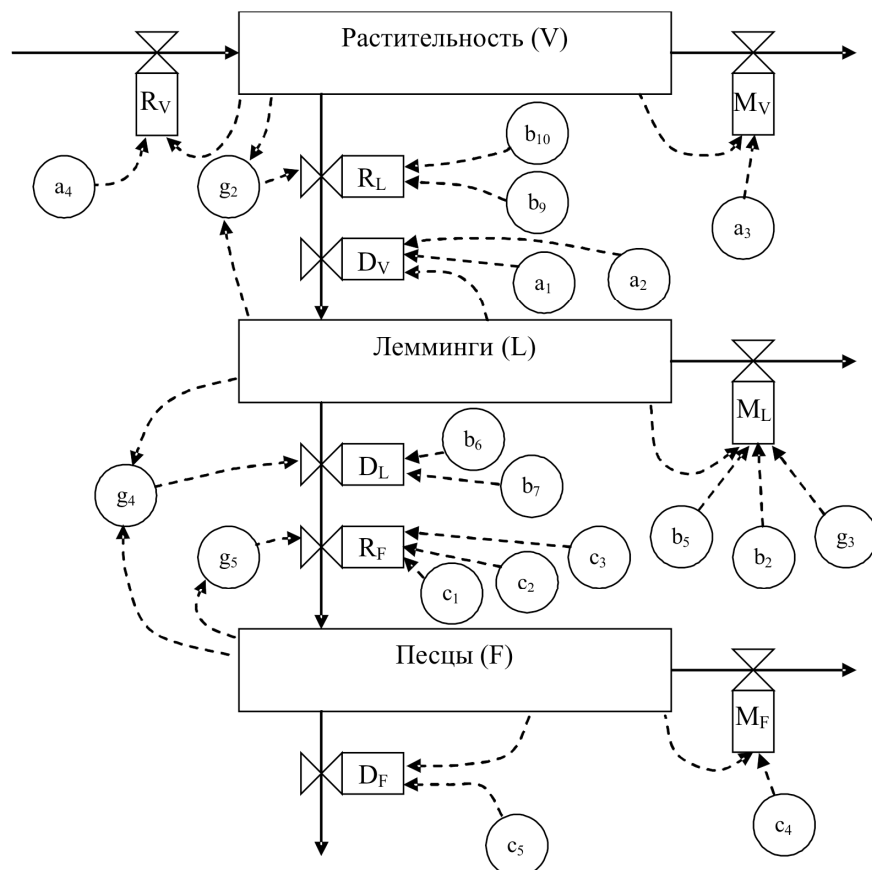


Рис. 4.3. Имитационная диаграмма модели «растительность–лемминги–песцы»

Функция g_4 отражает снижение рождаемости песцов при снижении удельной численности леммингов. Функция g_5 отражает снижение рождаемости у песцов при повышении их численности.

Слагаемые системы (4.1) в зависимости от сезона принимают следующие значения.

4.1.1. Зима

Зимой устанавливается снежный покров. Площадь, на которой питаются лемминги, резко сокращается. Считается, что в этот сезон лемминги не размножаются. Если численность леммингов достаточно высока, происходит подрыв кормовой базы и резкое снижение численности до минимального значения β .

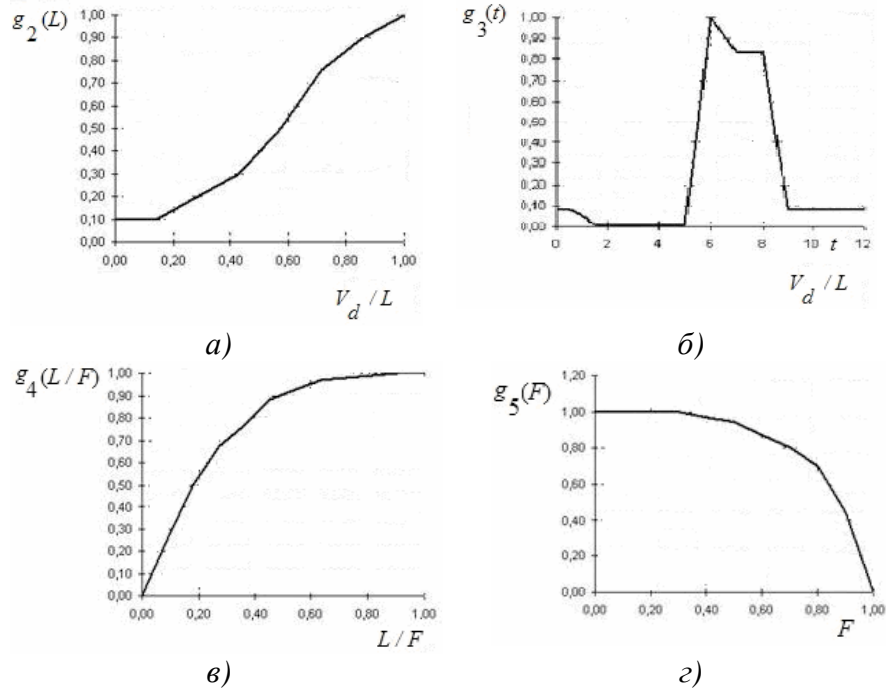


Рис. 4.4. Функция, формализующая снижение ценности кормов при их дефиците (а), функция зависимости смертности леммингов от сезона (б), функция насыщения выедания леммингов песцами (в), функция самолимитирования песцов (г)

Биомасса растительности не увеличивается.

$$R_V = 0.$$

Отмирание биомассы растительности вычисляется следующим образом:

$$M_V = a_3 \cdot V.$$

Величина отчуждаемой леммингами растительности определяется следующим образом:

$$D_V = a_1 \cdot L, \text{ при } V_d > \alpha.$$

Если биомасса растительности ниже некоторого критического уровня, ее выедание прекращается.

$$D_V = 0, \text{ при } V_d \leq \alpha$$

Зимой прироста численности леммингов нет.

$$R_L = 0.$$

Если корма достаточно, смертность леммингов вычисляется следующим образом:

$$M_L = b_5 \cdot g_3(t) \cdot L, \text{ при } V_d > \alpha.$$

Если произошел подрыв кормовой базы, наблюдается «крах» популяции.

$$M_L = b_2 \cdot L, \text{ при } V_d \leq \alpha.$$

Если численность популяции леммингов выше минимальной численности β (уровня оптимального биотопа), то отчуждение леммингов песцами определяется следующим образом:

$$D_L = F \cdot g_4(L/F) \cdot b_6, \text{ при } L > \beta.$$

Если численность популяции леммингов ниже либо равна минимальному значению численности β (уровню оптимального биотопа), то отчуждение леммингов песцами прекращается.

$$D_L = 0, \text{ при } L \leq \beta.$$

Увеличение численности популяции песцов зависит от потребляемых ими леммингов и от другого (неспецифического) питания.

$$R_F = C_1 \cdot g_5(F) \cdot D_L + C_2 \cdot F.$$

Смертность песцов определяется следующим образом:

$$M_F = C_4 \cdot F.$$

Отчуждение песцов (например, из-за охоты) определяется следующим образом:

$$D_F = C_5 \cdot F.$$

4.1.2. Весна

Весна характеризуется подснежным размножением леммингов. Прирост растительности вычисляется следующим образом:

$$R_V = a_4 \left(1 - \frac{V}{V_{\max}} \right) V.$$

Отмирание биомассы растительности вычисляется следующим образом:

$$M_V = a_3 \cdot V.$$

Отчуждение растительности леммингами, если корма достаточно

$$D_V = a_2 \cdot L, \text{ при } V_d > \alpha.$$

Отчуждение растительности леммингами, если корм недоступен

$$D_V = 0, \text{ при } V_d \leq \alpha.$$

Прирост численности леммингов равен

$$R_L = D_V \cdot g_2(V_d / L) \cdot b_9.$$

Если корма достаточно, смертность леммингов вычисляется следующим образом:

$$M_L = b_5 \cdot g_3(t) \cdot L, \text{ при } V_d > \alpha.$$

Если произошел подрыв кормовой базы, наблюдается «крах» популяции.

$$M_L = b_2 \cdot L, \text{ при } V_d \leq \alpha.$$

Если численность популяции леммингов выше минимальной численности β (уровня оптимального биотопа), от-

чуждение леммингов песцами определяется следующим образом:

$$D_L = F \cdot g_4(L/F) \cdot (b_6 + b_7), \text{ при } L > \beta.$$

Если численность популяции леммингов ниже либо равно минимальной численности β (уровню оптимального биотопа), отчуждение леммингов песцами прекращается.

$$D_L = 0, \text{ при } L \leq \beta.$$

Увеличение численности популяции песцов зависит от потребляемых ими леммингов и от другого неспецифического питания.

$$R_F = C_1 \cdot g_5(F) \cdot D_L + (C_2 + C_3) \cdot F.$$

Смертность песцов определяется следующим образом:

$$M_F = C_4 \cdot F.$$

Отчуждение песцов (например, из-за охоты), определяется следующим образом:

$$D_F = C_5 \cdot F.$$

4.1.3. Лето

Летом полностью сходит снежный покров. Происходит подтопление нор, из-за чего повышается смертность. Начинается вегетационный период и, как следствие, активное размножение леммингов.

Прирост растительности вычисляется следующим образом:

$$R_V = a_4 \left(1 - \frac{V}{V_{\max}} \right) V.$$

Летом отмирание биомассы растительности равно нулю.

$$M_V = 0.$$

Отчуждение растительности леммингами, если корма достаточно

$$D_V = a_2 \cdot L \text{ при } V_d > \alpha.$$

Отчуждение растительности леммингами, если корм недоступен

$$D_V = 0 \text{ при } V_d \leq \alpha.$$

Прирост численности леммингов вычисляется по формуле

$$R_L = D_V \cdot g_2(V_d / L) \cdot (b_9 + b_{10}).$$

Если корма достаточно, смертность леммингов вычисляется следующим образом:

$$M_L = b_5 \cdot g_3(t) \cdot L, \text{ при } V_d > \alpha.$$

Если произошел подрыв кормовой базы, наблюдается «крах» популяции.

$$M_L = b_2 \cdot L, \text{ при } V_d \leq \alpha.$$

Если численность популяции леммингов выше минимальной численности β (уровня оптимального биотопа), отчуждение леммингов песцами определяется следующим образом:

$$D_L = F \cdot g_4(L / F) \cdot (b_6 + b_7), \text{ при } L > \beta.$$

Если численность популяции леммингов ниже минимальной численности β (уровня оптимального биотопа), отчуждение леммингов песцами прекращается.

$$D_L = 0, \text{ при } L \leq \beta.$$

Увеличение численности популяции песцов зависит от потребляемых ими леммингов и от другого неспецифического питания.

$$R_F = C_1 \cdot g_5(F) \cdot D_L + (C_2 + C_3) \cdot F.$$

Смертность песцов определяется следующим образом:

$$M_F = C_4 \cdot F.$$

Отчуждение песцов (например, из-за охоты), определяется следующим образом:

$$D_F = C_5 \cdot F.$$

Описание параметров модели «растительность–лемминги–песцы» представлено в табл. 4.2.

Таблица 4.2. Параметры, используемые в модели

Параметр	Описание
a_1	коэффициент выедания растительности зимой, ц/(га · экз. на 100 ловушко-суток · мес.)
a_2	коэффициент выедания растительности летом, ц/(га · экз. на 100 ловушко-суток · мес.)
a_3	коэффициент отмирания растительности, 1/мес.
a_4	коэффициент интенсивности прироста растительности, 1/мес.
α	крит. уровень биомассы, ниже которого выедание становится энергетически не выгодно, ц/га
$V_{\max}$	максимальное значение биомассы растительности, ц/га
b_2	коэффициент смертности при отсутствии корма, 1/мес.
b_5	коэффициент смертности, если корма хватает, 1/мес.
b_6	коэффициент постоянной интенсивности выедания леммингов, леммингов на 100 ловушко-суток / (песцов на 100 ловушко-суток · мес.)
b_7	коэффициент переменной интенсивности выедания леммингов, леммингов на 100 ловушко-суток / (песцов на 100 ловушко-суток · мес.)
b_9	коэффициент перехода биомассы растительности в биомассу леммингов для весны и лета, экз. на 100 ловушко-суток · га/ц
b_{10}	коэффициент перехода биомассы растительности в биомассу леммингов для зимы, экз. на 100 ловушко-суток · га/ц
β	минимальная численность леммингов (уровень оптимального биотопа леммингов), экз. на 100 ловушко-суток

Продолжение табл. 4.2

c_1	коэффициент перехода биомассы леммингов в биомассу песцов, песцов на 100 ловушко-суток / (леммингов на 100 ловушко-суток)
c_2	коэффициент постоянной интенсивности неспецифического питания, 1/мес.
c_3	коэффициент сезонной интенсивности неспецифического питания, 1/мес.
c_4	коэффициент смертности, 1/мес.
c_5	коэффициент интенсивности гибели от охоты, 1/мес.
d_1	доступный уровень растительности для весны
d_2	доступный уровень растительности для лета
d_3	доступный уровень растительности для зимы

Построена имитационная модель сообщества «растительность – лемминги – песцы». Получены трехлетние циклы колебания численности (рис.4.5), которые соответствуют динамике на п-ове Таймыр.

Значения параметров, при которых получены трехлетние колебания численности леммингов (рис.4.5), следующие: $a_1=0,05$; $a_2=0,1$; $a_3=0,07$; $a_4=2,9$; $\alpha=5$; $V_{max}=30$; $d_1=0,3$; $d_2=0,45$; $d_3=0,6$; $b_2=2,5$; $b_5=0,005$; $b_6=0,15$; $b_7=0,15$; $b_9=1,5$; $b_{10}=1,1$; $\beta=2,5$; $c_1=1$; $c_2=0,005$; $c_3=0,005$; $c_4=0,055$; $c_5=0,005$. Начальные значения: $V = 10$; $L = 2,5$; $F = 1$.

Имитационная модель построена, получены характерные колебания численности. Имитационная модель представляет собой некоторый черный ящик, исследовать который возможно, лишь «прогоняя» различные сценарии (наборы параметров) и сравнивая результаты вычислительных экспериментов. Но в данной работе необходимо определить параметры, определяющие возникновение всплесков численности леммингов, и значения этих параметров, определяющие расстояние между всплесками численности. Необходимы упрощения модели.

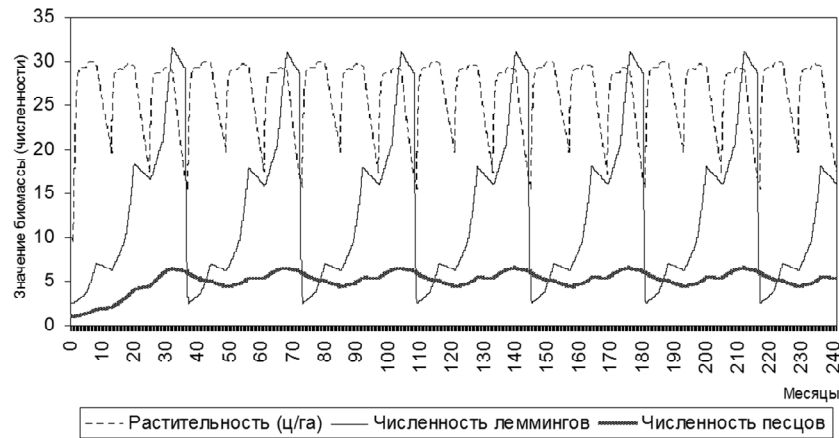


Рис.4.5. Трехлетние колебания численности леммингов в модели «растительность – лемминги – песцы»

4.2. Упрощенная имитационная модель «растительность–лемминги»

На основе анализа результатов вычислительных экспериментов можно сказать следующее: вычислительные эксперименты показали, что песцы незначительно влияют на динамику популяции леммингов, что согласуется с биологическими данными; в каждом из выделенных сезонов изменение значений экспертных функций происходит в сравнительно узком диапазоне, что позволяет осуществить линеаризацию этих функций и даже заменить их на константы в соответствующем сезоне; было определено, что колебания численности в модели «растительность–лемминги–песцы» формируются за счет внутривидовых механизмов леммингов [17].

Упрощенная имитационная модель «растительность–лемминги» строилась следующим образом: 1) из рассмотрения была удалена подсистема песцов, так как их влияние на динамику леммингов не является определяющим при формировании колебаний численности; 2) считалось, что во

все периоды, кроме зимы и весны после пика численности, кормовая база (растительность) не лимитирует динамику численности леммингов; 3) используется положение – в конце летнего периода биомасса растительности достигает максимального значения $V = V_{\max}$; 4) трофическая функция, описывающая взаимодействие леммингов с растительностью (g_2), характеризуется двумя константами: одной в случае нехватки корма и второй, когда корма достаточно (рис. 4.6); 5) функция, отражающая зависимость смертности леммингов от сезона (g_3), в каждом из сезонов была заменена на константу.

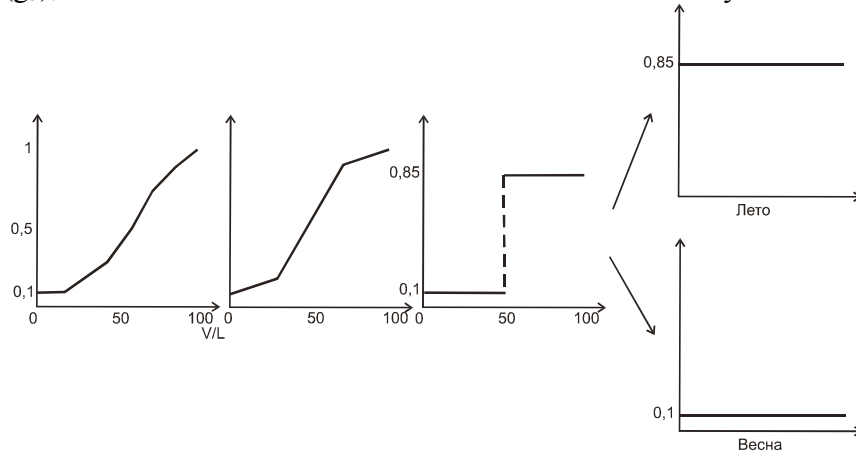


Рис.4.6. Последовательные этапы линеаризации трофической функции леммингов

С учетом сказанного выше, модель «растительность–лемминги» можно представить в виде

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt} &= R_V - M_V - D_V, \\ \frac{dL}{dt} &= R_L - M_L. \end{aligned} \quad (4.2)$$

Слагаемые системы (4.2) в зависимости от сезона принимают следующие значения (табл. 4.3). Обозначения параметров даны в табл. 4.2 и 4.4.

Таблица 4.3. Значения слагаемых модели «растительность–лемминги» (4.2) в зависимости от сезона

Зима	Весна	Лето
$R_V = 0,$ $M_V = a_3 \cdot V,$ $D_V = a_1 \cdot L,$ при $V_d > \alpha,$ $D_V = 0,$ при $V_d \leq \alpha,$ $R_L = 0,$ $M_L = b_5 \cdot g_{13} \cdot L,$ при $V_d > \alpha,$ $M_L = b_2 \cdot L,$ при $V_d \leq \alpha.$	$R_V = a_4 \left(1 - \frac{V}{V_{\max}}\right) V,$ $M_V = a_3 \cdot V,$ $D_V = a_2 \cdot L,$ $R_L = D_V \cdot g_{12} \cdot b_9,$ $M_L = b_5 \cdot g_{23} \cdot L,$ при $V_d > \alpha,$ $M_L = b_2 \cdot L,$ при $V_d \leq \alpha.$	$R_V = a_4 \left(1 - \frac{V}{V_{\max}}\right) V,$ $M_V = 0,$ $D_V = a_2 \cdot L,$ $R_L = D_V \cdot g_{22} \cdot (b_9 + b_{10}),$ $M_L = b_5 \cdot g_{33} \cdot L,$ при $V_d > \alpha,$ $M_L = b_2 \cdot L,$ при $V_d \leq \alpha.$

Модель «растительность–лемминги», записанная в виде систем уравнений для каждого из сезонов (зимы, весны и лета соответственно), принимает следующий вид:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dV}{dt} = -a_3 \cdot V - a_1 \cdot L, V_d > \alpha, \\ \frac{dV}{dt} = -a_3 \cdot V, V_d \leq \alpha, \\ \frac{dL}{dt} = -b_5 \cdot g_{13} \cdot L, V_d > \alpha, \\ \frac{dL}{dt} = -b_2 \cdot L, V_d \leq \alpha. \end{array} \right.$$

$$\begin{cases} \frac{dV}{dt} = a_4 \cdot \left(1 - \frac{V}{V_{\max}}\right) \cdot V - a_3 \cdot V - a_2 \cdot L, \\ \frac{dL}{dt} = a_2 \cdot L \cdot g_{12} \cdot b_9 - b_5 \cdot g_{23} \cdot L, V_d > \alpha, \\ \frac{dL}{dt} = a_2 \cdot L \cdot g_{12} \cdot b_9 - b_2 \cdot L, V_d \leq \alpha. \end{cases}$$

$$\begin{cases} \frac{dV}{dt} = a_4 \cdot \left(1 - \frac{V}{V_{\max}}\right) \cdot V - a_2 \cdot L, \\ \frac{dL}{dt} = a_2 \cdot L \cdot g_{22} \cdot (b_9 + b_{10}) - b_5 \cdot g_{33} \cdot L, V_d > \alpha, \\ \frac{dL}{dt} = a_2 \cdot L \cdot g_{22} \cdot (b_9 + b_{10}) - b_2 \cdot L, V_d \leq \alpha. \end{cases}$$

Для сравнения динамики моделей «растительность–лемминги–песцы» и «растительность–лемминги», были построены бифуркационные диаграммы, полученные при изменении одного из биологически значимых параметров – минимальной численности леммингов β . Описанные выше модели существенно различаются, но, как можно видеть (рис. 4.7), их динамика качественно близка.

4.3. Упрощенное описание в виде разностного уравнения. Обратная имитационная задача

Упрощенная имитационная модель «растительность–лемминги» по обилию параметров близка к исходной имитационной модели «растительность–лемминги–песцы» и по-прежнему не дает возможности для классического параметрического исследования.

Ранее было показано [17], что динамику численности леммингов можно описать с помощью разностного уравнения.

Уравнение имеет следующий вид: $L_{n+1} = f(L_n)$, где L_n – численность леммингов в определенный момент года, а L_{n+1} – численность ровно через год. Такого рода функцию можно построить по результатам численных экспериментов. Если такая функция получена, то для любых начальных условий по "лестнице Ламерея" можно получить соответствующую динамику.

Уравнение для нормированной переменной $\tilde{L} = L / L_{max}$ имеет следующий вид [17]:

$$\tilde{L}_{n+1} = \begin{cases} P\tilde{L}_n, & \tilde{L}_n \leq 1/P, \\ 1 - r(\tilde{L}_n - 1/P), & 1/P < \tilde{L}_n \leq B, \\ d, & \tilde{L}_n > B. \end{cases} \quad (4.3)$$

Здесь P – прирост биомассы леммингов в благоприятный год; величина 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.

График уравнения представлен на рис. 4.8. Уравнение 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.

На основе анализа уравнения (4.3) можно сформулировать биологически значимые гипотезы [17] о формировании колебаний численности леммингов. Динамика численности леммингов определяется тремя показателями: 1) скоростью прироста биомассы в благоприятный год P ; 2) максимальной

численностью B ; 3) выживаемостью в наиболее неблагоприятных условиях d .

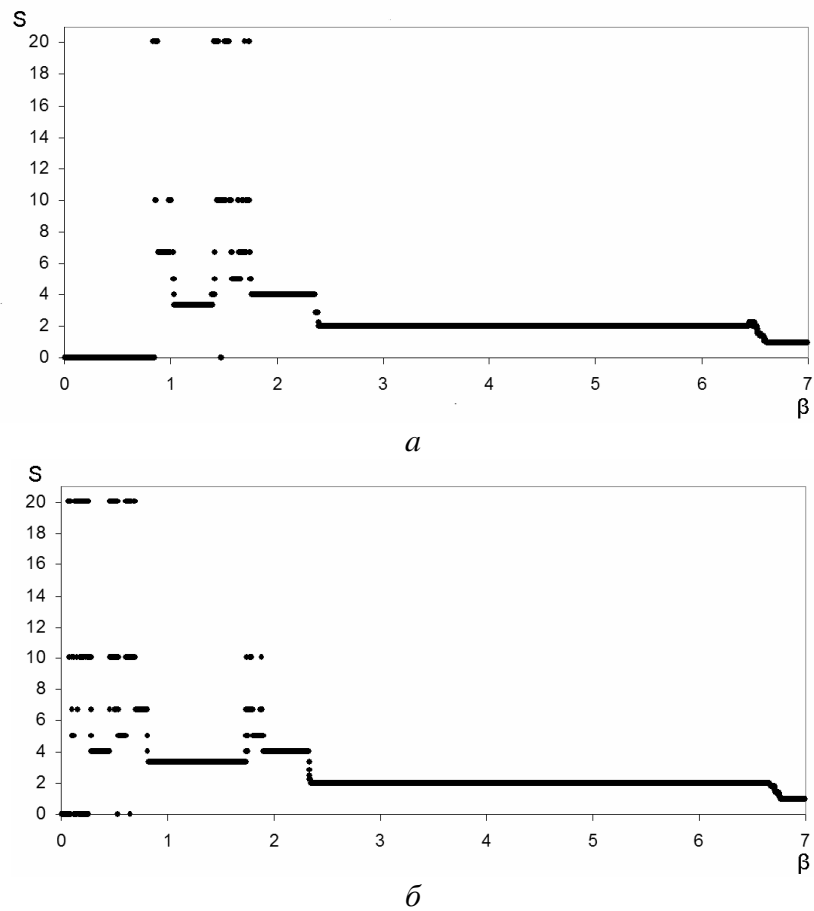


Рис. 4.7. Зависимость среднего расстояние между пиками численности от минимальной численности леммингов в модели «растительность – лемминги – песцы» (а), зависимость среднего расстояние между пиками численности S от минимальной численности леммингов β в модели «растительность – лемминги» (б)

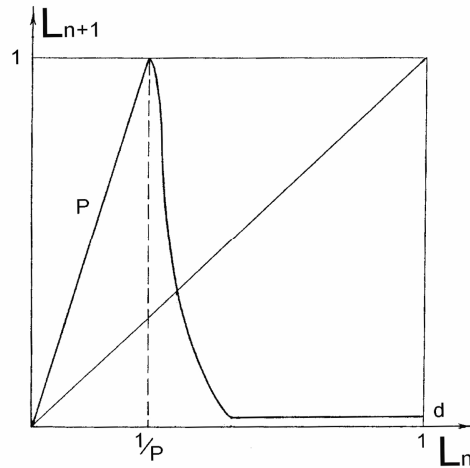


Рис. 4.8. График разностного уравнения, связывающего численность леммингов L_n в двух соседних годах

Итак, способ упрощенного описания известен. Чтобы получить возможность параметрического исследования, необходимо найти пересчетные формулы между параметрами разностного уравнения вида (4.3) и параметрами модели «растительность – лемминги».

Введем следующие обозначения. Продолжительность сезонов: $t_w = 5$ зимой; $t_p = 4$ весной; $t_s = 3$ летом.

За весну численность леммингов прирастает на величину

$$\frac{dL}{dt} = p_p \cdot L, \quad p_p = a_2 g_{21} b_9 - b_5 g_{23}.$$

За лето численность леммингов прирастает на величину

$$\frac{dL}{dt} = p_s \cdot L, \quad p_s = a_2 g_{22} (b_9 + b_{10}) - b_5 g_{23}.$$

Зимой возможен подрыв корма. Биомасса леммингов определяется исходя из уровня доступной растительности. Если

зимой происходит подрыв корма (уровень доступной растительности опускается ниже критической величины $Vd = V \cdot d_1 \leq \alpha$), то численность леммингов падает до минимальной численности (уровня оптимального биотопа) β .

Зимой биомасса растительности изменяется на величину

$$\frac{dV}{dt} = -a_3 V - a_1 L.$$

Зимой численность леммингов изменяется на величину

$$\frac{dL}{dt} = p_w \cdot L,$$

$$p_{w1} = -b_5 g_{31}, \text{ при } Vd = V \cdot d_1 > \alpha,$$

$$p_{w2} = -b_2, \text{ при } Vd = V \cdot d_1 \leq \alpha.$$

Изменение численности леммингов в течение сезона: $\eta = \exp(p_s t_s)$ летом; $\mu = \exp(p_p t_p)$ весной; $\nu = \exp(p_{w1} t_w)$ зимой, если не было подрыва корма.

Изменение биомассы растительности в течение зимы без влияния леммингов вычисляется по формуле

$$z = \exp(-a_3 t_w).$$

Изменение численности леммингов в благоприятный год вычисляется по формуле

$$P = \eta \mu \nu.$$

Зимой возможен подрыв корма.

Далее необходимо найти численность леммингов в конце летнего периода (на текущем шаге) Bn , при которой доступный корм выедается к концу зимы (т. е. в конце зимы биомасса доступной растительности равна $V_d = V \cdot d_1 = \alpha$, а численность леммингов равна β).

Положим, что численность леммингов в конце лета B , тогда численность леммингов в конце зимы равна $Bn \cdot \nu$.

Средняя численность леммингов в течение зимы вычисляется по формуле

$$\frac{Bn + Bn \cdot \nu}{2} = \frac{1}{2} Bn(1 + \nu) .$$

За зиму лемминги выедают биомассу растительности, равную

$$\frac{1}{2} Bn(1 + \nu) a_1 t_w .$$

Условие подрыва корма зимой:

$$V_L z - \frac{1}{2} Bn(1 + \nu) a_1 t_w = \frac{\alpha}{d_1} ,$$

откуда

$$Bn = 2 \frac{V_L z - \alpha/d_1}{(1 + \nu) a_1 t_w} .$$

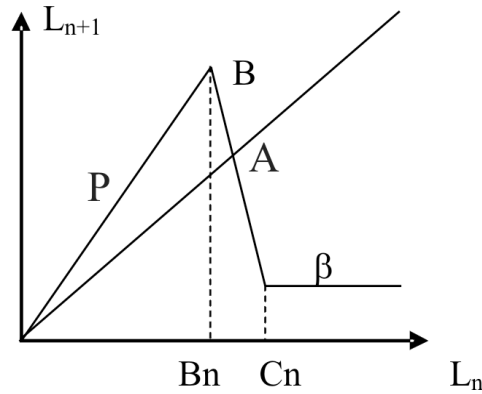


Рис. 4.9. График разностного уравнения для упрощенной имитационной модели «растительность–лемминги»

График разностного уравнения для имитационной модели «растительность–лемминги» представлен на рис. 4.9. Здесь Bn — численность леммингов (на текущем шаге), при которой в конце зимы биомасса растительности опускается до критического уровня, т. е. выше этой численности наступает подрыв корма на следующий год. Величина Cn — численность

леммингов, при которой к концу зимы их численность опускается до уровня оптимального биотопа β , т. е. выше этой численности, на следующий год численность леммингов равна d . При этом $Cn > Bn$. Величина $B = Bn \cdot P$ – максимальная численность леммингов.

Функция (рис.4.9) состоит из трех участков. На первом происходит рост («линейный» рост) с коэффициентом наклона P . На этом участке не подорвана кормовая база и не начали еще «работать» внутрипопуляционные механизмы регуляции. На границе этого участка достигается максимальное значение численности. На втором участке после достижения этого значения имеет место снижение численности до уровня минимальной численности (β), определяемого «емкостью оптимального биотопа». На этом участке находятся те значения L , при которых за зиму и начало весны наступает бескормица (растительность достигает критической величины α), но лемминги отмирают до уровня выше минимальной численности β . И, наконец, на третьем участке бескормица наступает уже зимой и лемминги отмирают до минимальной численности β .

Средняя численность леммингов за зиму, при которой возможен подрыв корма, вычисляется следующим образом:

$$Bw = \frac{1}{2} Bn \cdot (1 + \nu).$$

Необходимо найти время (t_d), за которое численность леммингов опустится от уровня Bw до β .

$$\begin{aligned} Bw \cdot \exp(-b_2 \cdot xt) &= \beta, \\ -b_2 \cdot xt &= \ln \frac{\beta}{Bw}, \\ t_d &= \ln \frac{\beta}{Bw} \cdot \frac{-1}{b_2}, \end{aligned}$$

$$t_d = \ln \frac{\beta}{\frac{1}{2} Bn \cdot (1+\nu)} \cdot \frac{-1}{b_2}.$$

При этом время, за которое лемминги отмирают до минимального значения β , много меньше продолжительности зимы. $t_d \ll t_w$.

Теперь необходимо найти величину Cn , при которой лемминги (за зиму) успеют и съесть всю доступную растительность, и умереть от голода (до минимальной численности β).

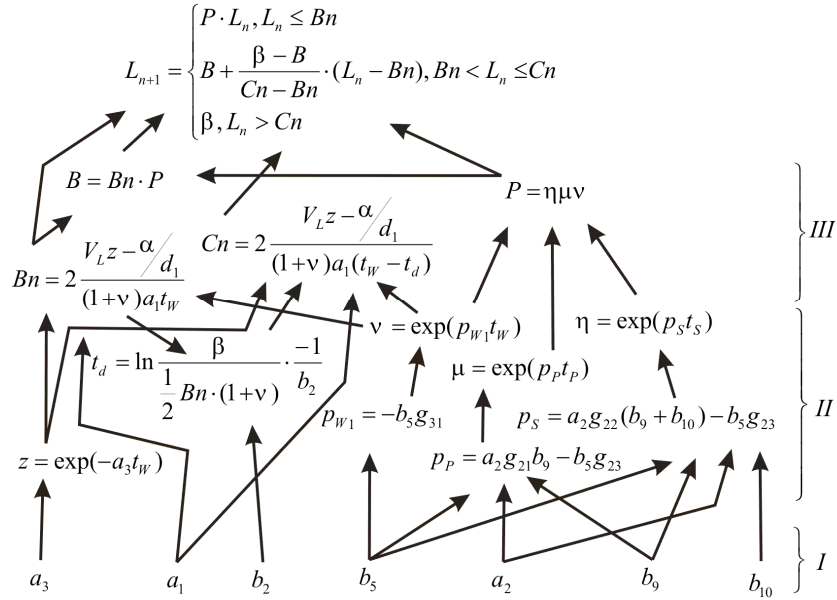


Рис. 4.10. Формулы пересчета параметров модели «растительность–лемминги» в параметры разностного уравнения (4.4)

Время, за которое они отмирают до минимального значения известно (t_d), следовательно, вычисляется по формуле

$$Cn = 2 \frac{V_L z - \alpha / d_1}{(1 + \nu) a_1 (t_w - t_d)}.$$

Как было сказано выше, искомая функция состоит из трех участков. Величина Bn – граница между первым и вторым участком, Cn – граница между вторым и третьим участком. Если первый и третий участок имеют простое представление, то второй участок (переходная зона) не линеен и его достаточно сложно описать. Но это никак не оправдано, к тому же, как показывают вычислительные эксперименты, переходная зона достаточно узкая, следовательно, в качестве упрощения ее можно описать отрезком прямой.

Таким образом, разностное уравнение для модели «растительность–лемминги» имеет следующий вид:

$$L_{n+1} = \begin{cases} P \cdot L_n, & L_n \leq Bn, \\ B + \frac{\beta - B}{Cn - Bn} \cdot (L_n - Bn), & Bn < L_n \leq Cn, \\ \beta, & L_n > Cn. \end{cases} \quad (4.4)$$

На рис. 4.10 представлены формулы пересчета параметров модели «растительность–лемминги» в параметры разностного уравнения (4.4), где I – параметры модели «растительность–лемминги», II – пересчетные формулы, III – параметры разностного уравнения.

Таблица 4.4. Вспомогательные параметры, используемые при пересчете параметров модели «растительность–лемминги» в параметры разностного уравнения

Параметр	Описание
t_w	Продолжительность зимы
t_p	Продолжительность весны
t_s	Продолжительность лета

Продолжение табл. 4.4

g_{21}	Константа, заменяющая трофическую функцию для весеннего и зимнего периодов
g_{22}	Константа, заменяющая трофическую функцию для летнего периода
g_{31}	Константа, заменяющая функцию зависимости смертности леммингов от сезона в зимний период
g_{32}	Константа, заменяющая функцию зависимости смертности леммингов от сезона в весенний период
g_{33}	Константа, заменяющая функцию зависимости смертности леммингов от сезона в летний период
p_p	Изменение численности леммингов за весну, если корма достаточно
p_{p2}	Изменение численности леммингов за весну, если корм недоступен
p_s	Изменение численности леммингов за лето
p_w	Изменение численности леммингов за зиму, если корма достаточно
p_{w2}	Изменение численности леммингов за зиму, если корм недоступен
$\eta = \exp(p_s t_s)$	Изменение численности леммингов в течение летнего сезона
$\mu_1 = \exp(p_p t_p)$	Изменение численности леммингов в течение весеннего сезона, если корма достаточно
$\mu_2 = \exp(p_{p2} t_p)$	Изменение численности леммингов в течение весеннего сезона, если корм недоступен
$\nu = \exp(p_w t_w)$	Изменение численности леммингов в течение зимнего сезона, если не было подрыва корма
$P = \eta \mu \nu$	Изменение численности леммингов в благоприятный год

Продолжение табл. 4.4

β	Минимальная численность леммингов (ёмкость оптимального биотопа)
$d = \frac{\beta\mu_2}{P}$	Уровень оптимального биотопа для разностного уравнения
r	Линейный коэффициент переходной зоны
Bn	Индикатор наступления бескормицы зимой
B	Максимальная численность
Cn	Численность леммингов, при которой за зиму лемминги успевают и съесть всю доступную растительность и умереть от голода (до величины β)

С полученным разностным уравнением были проведены вычислительные эксперименты, результаты представлены на рис. 4.11.

4.4. Совместный анализ моделей

Таким образом, получается имитационная система – набор моделей, связанных по параметрам (рис.4.12).

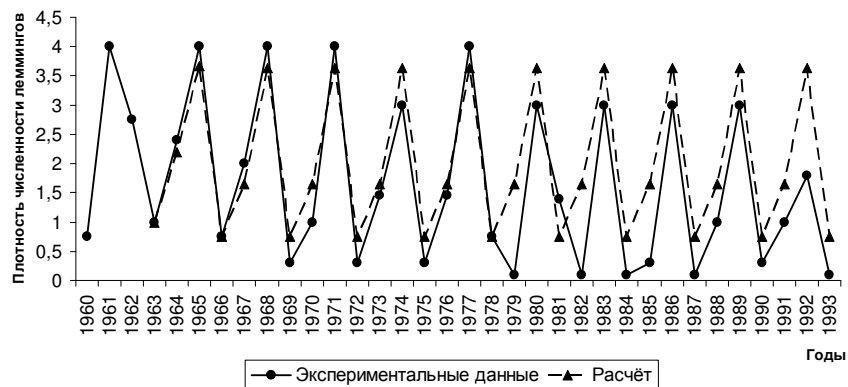


Рис.4.11. Сопоставление экспериментальных данных (п-ов Таймыр) и расчета динамики численности с помощью разностного уравнения (4.4)

Следовательно, полученное разностное уравнение можно использовать для настройки модели «растительность–лемминги» на необходимые динамические режимы.

При настройке модели «растительность–лемминги» на основе полученного разностного уравнения надо выполнить следующую последовательность действий: сначала по разностному уравнению определяем, каким образом должны быть изменены параметры модели «растительность–лемминги» для получения необходимой динамики. Затем, используя формулы перехода, выясняем, какими параметрами исходной модели можно оперировать для изменения нужного параметра или параметров функции последования, поскольку почти все они зависят от нескольких исходных параметров, т. е. существует возможность выбора различных вариантов и внесения наиболее биологически осмысленных изменений.

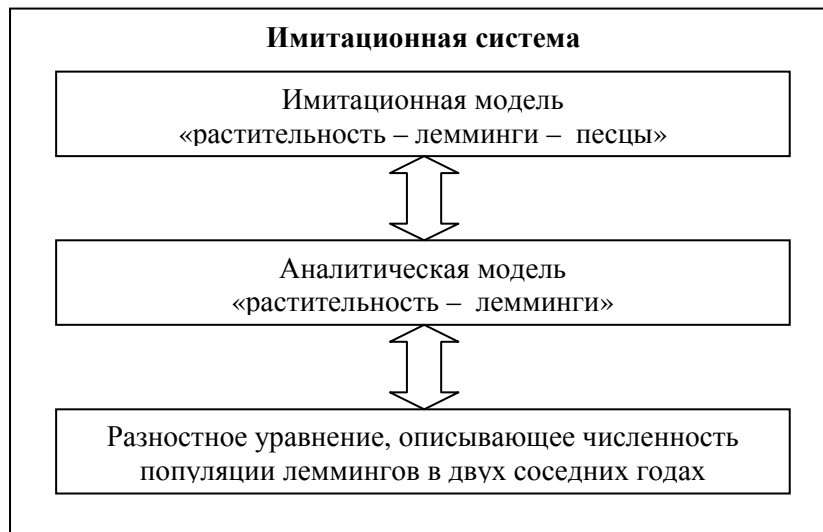


Рис.4.12. Система сопряженных моделей (имитационная система) для тундрового сообщества «растительность–лемминги–песцы»

На рис. 4.13 приведена зависимость длины цикла колебания численности леммингов от скорости прироста в благоприятный год P и уровня оптимального биотопа β разностного уравнения (4.4). На графике представлены зоны нерегулярных колебаний. Цифрами обозначена длина цикла регулярных колебаний.

Как было показано выше, увеличение численности популяции зависит от обобщенного параметра P .

$$P = \eta\mu\nu,$$

$$P = \exp(p_s t_s + p_p t_p + p_{w1} t_w).$$

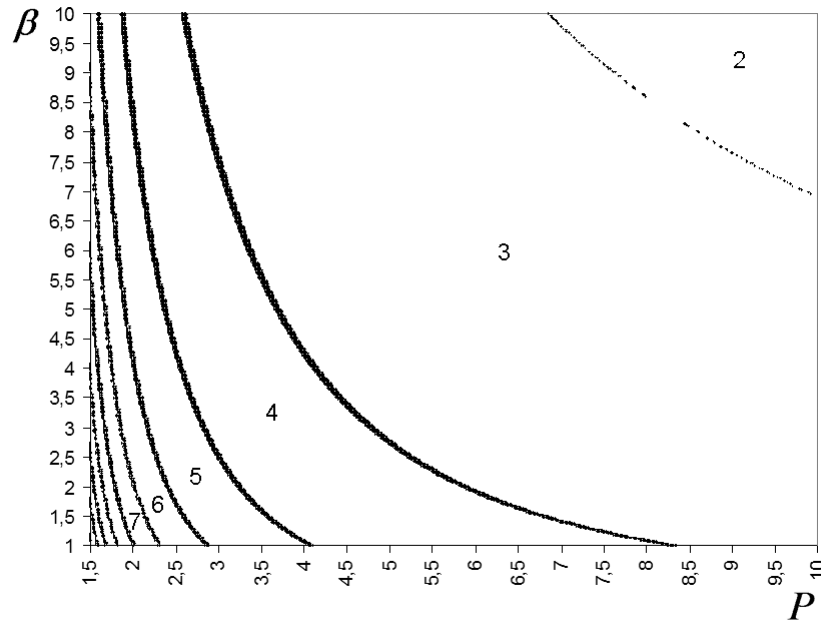


Рис. 4.13. Зависимость длины цикла колебания численности леммингов от параметров P и β разностного уравнения (4.4)

Зависимость параметра P от параметров упрощенной модели.

$$P = \exp \left(\begin{aligned} &(a_2 g_{22}(b_9 + b_{10}) - b_5 g_{23})t_s + \\ &+ (a_2 g_{21}b_9 - b_5 g_{23})t_p + (-b_5 g_{31})t_w \end{aligned} \right).$$

Параметр P зависит от следующих биологически значимых параметров исходной имитационной модели сообщества «растительность–лемминги–песцы».

$$P = f(a_2, b_5, b_9, b_{10}, \dots).$$

Таким образом, на основе упрощенного описания удалось определить области биологически значимых параметров, определяющих стабильные колебания численности леммингов (рис. 4. 14 -4.17), а также области биологически значимых параметров, при которых наблюдается нестабильная динамика (рис. 4.13).

Таблица 4.5. *Параметры, при которых проводился вычислительный эксперимент*

Параметр	Описание	Значение	Диапазон изменения
a_2	<i>коэффициент выедания растительности весной и летом</i>	0.095	[0,03;0,16]
b_5	<i>коэффициент смертности, если корма хватает</i>	0.03	[0,01;0,1]
b_9	<i>коэффициент перехода биомассы растительности в биомассу леммингов для весны и лета</i>	1.2	[0,1;1,5]

Продолжение табл.4.5

b_{10}	<i>коэффициент перерасхода биомассы растительности в биомассу леммингов для зимы</i>	1.5	[0,05;2]
----------	--	-----	----------

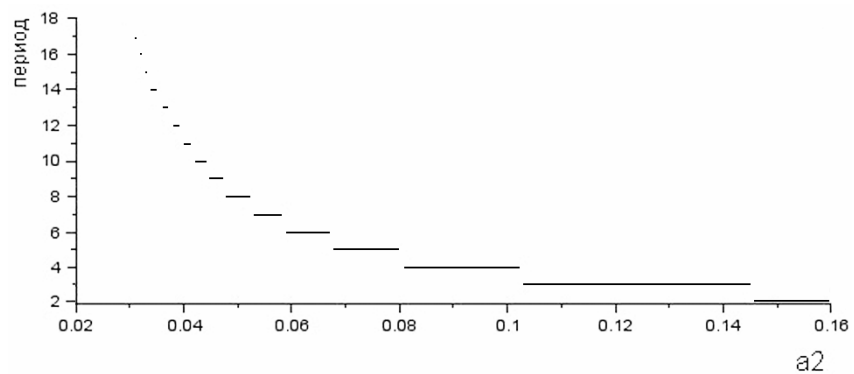


Рис. 4.14. Зависимость периода цикла от параметра a_2 – интенсивности выедания растительности леммингами летом

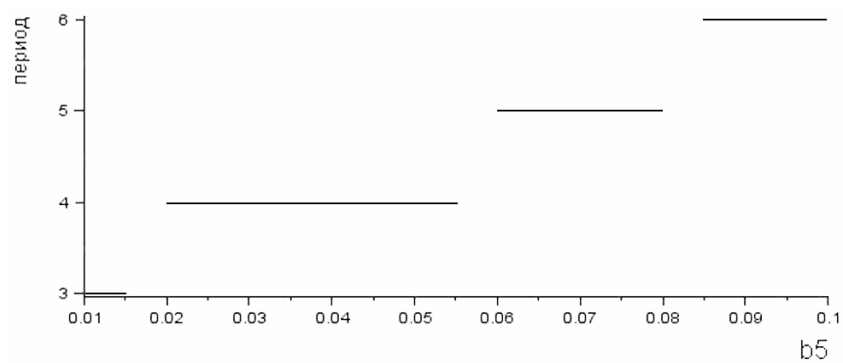


Рис. 4.15. Зависимость периода цикла от параметра b_5 – коэффициента смертности, если корма достаточно

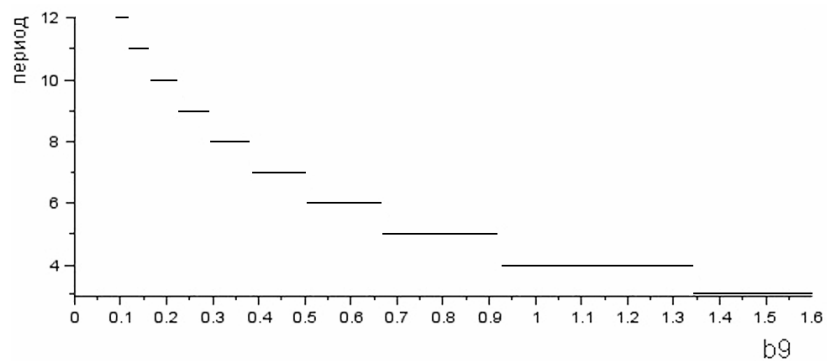


Рис. 4.16. Зависимость периода цикла от параметра b_9 – коэффициента перехода биомассы растительности в биомассу леммингов для весны и лета

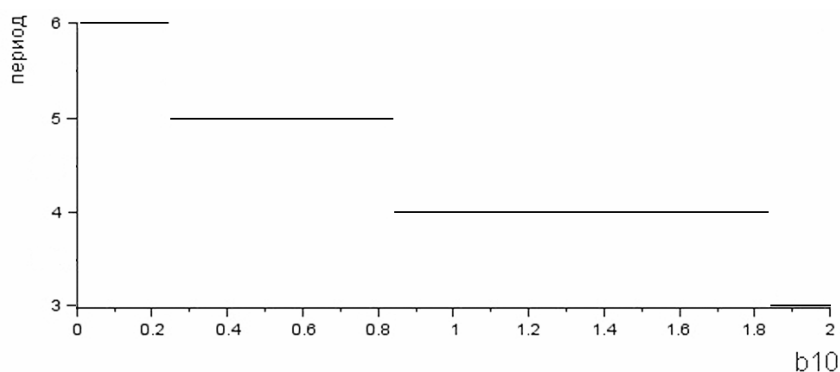


Рис.4.17. Зависимость периода цикла от параметра b_{10} – коэффициента перехода биомассы растительности в биомассу леммингов для зимы

5. Анализ полученного разностного уравнения

5. 1. Аналог треугольного отображения

Разностные уравнения – одна из популярных математических структур, используемых при моделировании объектов различной природы. Эти уравнения широко используются и в теории управления [94]. В данной работе рассматриваются

разностные уравнения в виде одномерных унимодальных отображений (ОУО). ОУО является одним из популярных объектов, иллюстрирующих богатство динамических режимов в простых системах. Получены такие результаты, как «порядок Шарковского», каскады удвоений [95, 96]. В данной работе проведено исследование ОУО, полученных при описании динамики численностей животных в рамках математических моделей тундровых популяций и сообществ [97]. В результате проведенных исследований удалось обосновать упрощенную модель в виде разностного уравнения, графическое представление которого дано на рис. 4.8. С помощью разностного уравнения

$$X^{t+1} = F(X^t) \quad (5.1)$$

удалось воспроизвести временную динамику, качественно близкую к динамике численностей реальных популяций леммингов. Уравнение (5.1) связывает нормированные численности леммингов X^t в двух соседних годах.

В качестве некоторого приближения к полученной упрощенной модели рассмотрено уравнение вида

$$X^{t+1} = F_1(X^t) \equiv \begin{cases} 2X^t, & 0 \leq X^t \leq 0.5, \\ 1 - r(X^t - 0.5), & 0.5 < X^t \leq 0.5 + \frac{1-d}{r}, \\ d(0 < d < 1), & 0.5 + \frac{1-d}{r} < X^t \leq 1. \end{cases} \quad (5.2)$$

Для такой функции были проведены вычислительные эксперименты (при $r \gg 1$) [97]. Результаты приведены на рис. 5.1. Характер динамических режимов исследовался при изменении параметра d от 1 до 0. На рис. 5.1 можно выделить зоны стабильности, которые отделены переходными зонами со

сложными режимами (черные вертикальные полосы). Внутри зон стабильности период траекторий постоянный, при переходе от одной зоны стабильности к другой период изменяется в порядке натурального ряда. В каждой из переходных зон существуют периодические траектории с периодом, большим любого наперед заданного натурального числа. При этом «ширину» переходных зон можно сделать как угодно малой при стремлении параметра r к бесконечности.

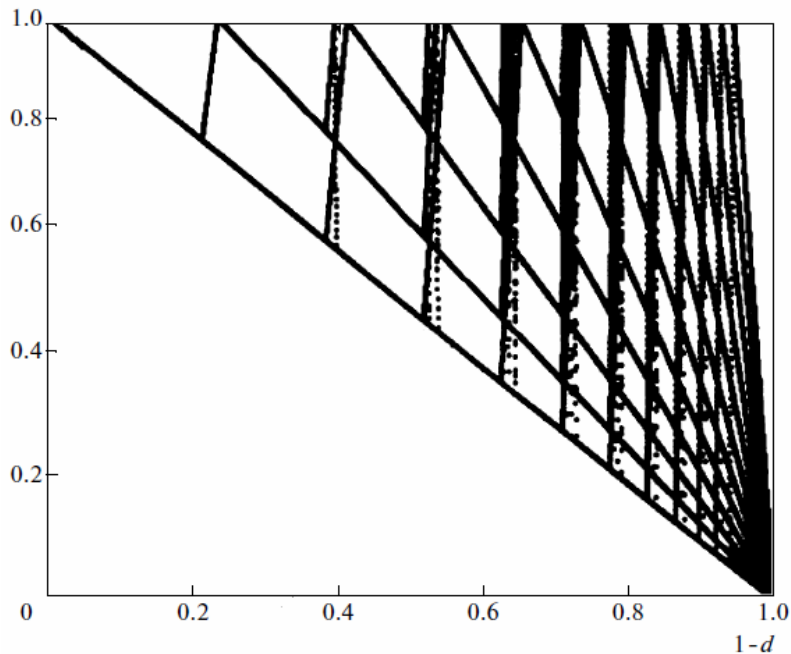


Рис. 5.1. Результаты вычислительных экспериментов с моделью (5.2) – зависимость траекторий модели от величины $1-d$. По оси абсцисс отложена величина $1-d$. Вертикальное сечение графика при выбранном значении d представляет собой точки траектории

5.2. Исследование периодических траекторий в треугольном отображении

Для анализа результатов вычислительных экспериментов с опусканием ступеньки были предложены конструктивные способы нахождения периодических траекторий ОУО, введены соответствующие способы исследования [97]. Они могут быть использованы для широкого класса отображений. Будем рассматривать ОУО

$$X^{t+1} = F(X^t),$$

отображающие отрезок $[0,1]$ на себя с положением равновесия в точке A . Функция F монотонно возрастает на отрезке $[0, 1/P]$, при этом $F(X^t) > X^t$, достигает максимального значения в точке $(1/P)$ и затем монотонно убывает с возможным последующим переходом в горизонтальный участок (рис. 4.8).

Положение равновесия A разбивает отрезок $[0, 1]$ на две области: $[0, A]$ и $[A, 1]$. Эти части неравноправны. В правой части траектория не может находиться два такта подряд; она служит своего рода «отражателем», фактически задавая начальные значения для движения траектории по левой части функции, а в левой части траектория может находиться произвольное число тактов. Примерами такой функции могут служить треугольное и логистическое отображение.

Для анализа поведения траекторий определим множество точек $M = \{A_n, n = 0, 1, 2, \dots\}$, которое состоит из таких точек A_i , что $F^i(A_i) = A$ (рис. 5.2).

Множество $\{A_n\}$ отражает специфику одномерного унимодального отображения – при $A_{n-1} < X^0 < A_n$ имеет ($X^t < A$) ровно n тактов и затем перейдет в правую область ($X^t > A$), т. е. показывает, какое количество тактов будет находиться траектория в области $[0, A]$, и определяет расстояния между максимумами внутри траектории.

Стандартным приемом исследования одномерного унимодального отображения является изучение $F^i(.) = F(F(\dots(F)))$ – i -кратных отображений F .

В статье [97] для изучения свойств периодических решений введены две конструкции – *линия возврата* (ЛВ) и *отображение за положение равновесия* (ОПР).

Определение 1. ОПР определяется как отображение отрезка $[A, 1]$ на себя, при котором каждому значению X из этого отрезка ставится в соответствие значение Y при первом возвращении траектории за положение равновесия.

Новое отображение можно исследовать обычными методами (поиск стационарных точек, n -кратное отображение и т.д.). Соответствующим линейным преобразованием отрезок $[A, 1]$ можно привести к отрезку $[0, 1]$.

Кроме ОПР, определим ЛВ n – линии возврата n -го порядка.

Определение 2. ЛВ n -го порядка (ЛВ n) для отображения F называется кривая в прямоугольнике $A \leq X^t \leq 1$; $0 \leq X^{t+1} \leq A$, являющаяся графиком функции $F_c^{(n)}(X^{t+1})$, которая отображает отрезок $0 \leq X^{t+1} \leq A$ на отрезок $A \leq X^t \leq 1$ по описанному ниже алгоритму.

Алгоритм построения ЛВ n . Через любое значения X^{t+1} из отрезка $0 \leq X^{t+1} \leq A$ в прямоугольнике $A \leq X^t \leq 1$; $0 \leq X^{t+1} \leq A$ проведем горизонтальную линию. Ее пересечение с графиком функции $F(.)$ дает начальные условия для построения соответствующей траектории. Построим ее с помощью алгоритма создания лестницы Ламерея. При n -м возврате за положение равновесия согласно этому алгоритму от биссектрисы угла между осью абсцисс и осью ординат опускаем соответствующую вертикальную линию. Точка пересечения этой линии с тестирующей горизонтальной линией принадлежит ЛВ n , с координатами (X^t, X^{t+1}) .

Тем самым в указанном выше прямоугольнике каждому значению X^{t+1} соотнесено значение X^t , т. е. задана функция X^t

$= F_c^{(n)}(X^{t+1})$. Точки пересечения ЛВ n с графиком исходной функции F задают периодические траектории. При этом с помощью ЛВ n можно отыскать все периодические траектории с периодом, меньшим или равным n .

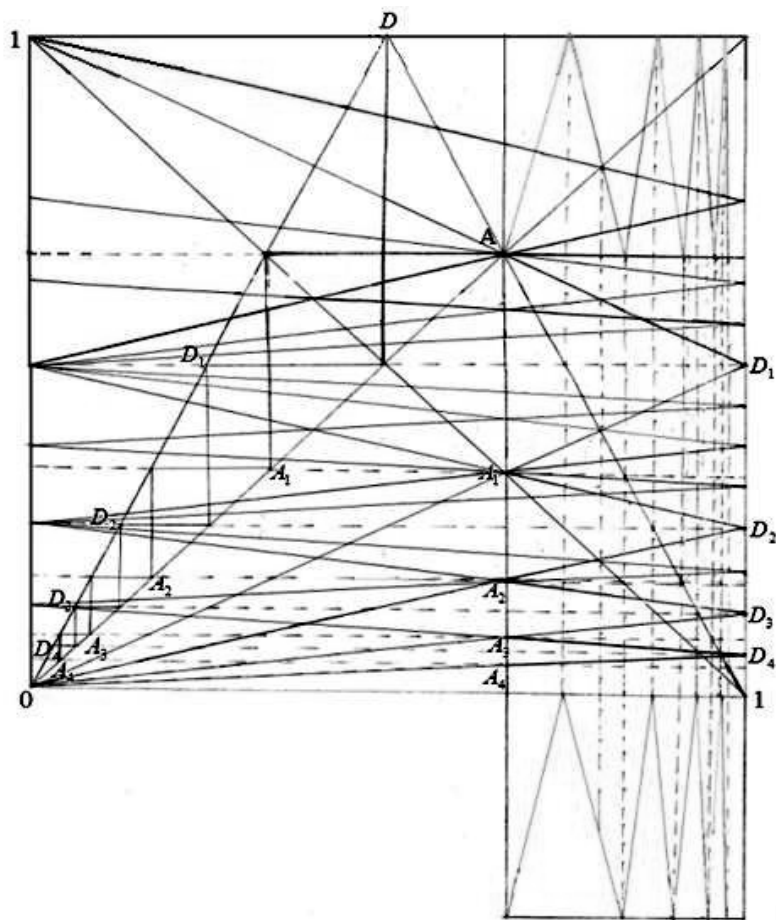


Рис. 5.2. Треугольное отображение, его линия ЛВ1 $AD_1A_1D_2A_2D_3A_3D_4A_4$, также n -кратные треугольные отображения, повернутые на 90 градусов и ОПП (вынесенный квадрат в правом нижнем углу или в правом верхнем углу)

Утверждение 1. Периодическая траектория устойчива, если включает в себя точку пересечения графика отображения $F(X^t)$ с графиком функции $F_c^{(n)}(X^{t+1})$ и если в этой точке существуют соответствующие производные и для них выполнено условие $|F'| < |(F_c^{(n)})'|$.

Доказательство проводится методом сжатых отображений.

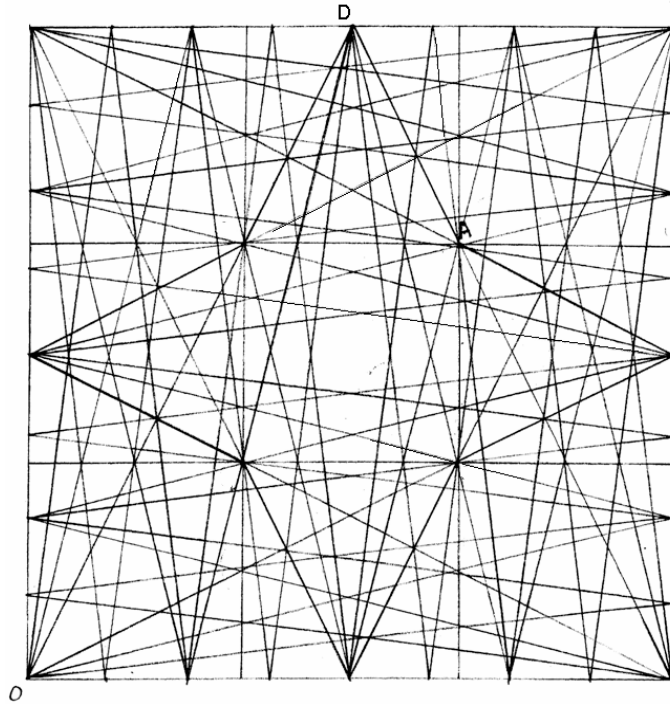


Рис. 5.3. 1, 2, 3-кратное треугольное отображение и его повороты на 90, 180, 270 градусов

Линии возврата связаны со стандартными i -кратными отображениями. Эту связь для стандартного «треугольного отображения»

$$X^{t+1} = F_0(X^t) = 1 - 2|0,5 - X^t|$$

иллюстрируют рис. 5.2 и рис. 5.3. Как видно из этих рисунков, ЛВ формируются из $F^i(\cdot)$, повернутых на 90 градусов. На рис. 5.3 можно увидеть треугольное отображение $F(\cdot)$ и построенные от него $F^2(\cdot), F^3(\cdot)$, повернутые на 90, 180 и 270 градусов.

Определение 3. Область от точки A до точки A_1 называется зоной двойки, область от точки A_1 до точки A_2 называется зоной тройки и т.д.

Для ЛВ1 треугольного отображения AD_1A_1 является зоной двойки, $A_1D_2A_2$ – зоной тройки, $A_2D_3A_3$ – зоной четверки, $A_3D_4A_4$ – зоной пятерки. Отметим, что в зоне формирования ЛВ зона 2 занимает половину, зона 3 – оставшуюся половину, зона 4 – снова оставшуюся половину и т. д.

Номер зоны определяет количество тактов, через которые траектория снова попадет за ПР, а также период цикла, проходящего через точку пересечения графика исходной функции и ЛВ1.

Одним из способов определения зон является построение i -кратных отображений и поворот их на 90 градусов. Для треугольного отображения F определяет зону двойки, $F^{(2)}$ – зону тройки, $F^{(3)}$ – зону четверки и т. д.

5.3. Распределение периодических траекторий по зонам

Линии возврата формируются поворотом $F^{(n)}$ на 90 градусов. Функции $F^{(n)}$ формируют периодические траектории периода $(n+1)$. Это положение дает возможность определить, какие циклы появляются в различных зонах. Это дает так называемая «теория волн».

Если зубец ЛВ назвать волной, то имеет место следующий процесс. От данной волны порядка n в обе стороны распространяются по волне порядка $n+1$. Более точно от волны ЛВ n в разные стороны отходят две волны ЛВ $(n+1)$. Нужно вы-

честь «лишние волны», те которые попадают за положением равновесия (ПР).

Теорию волн иллюстрирует рис. 5.4, где последовательно изображены ЛВ, образованные функциями F , F^2 , F^3 , F^4 и F^5 соответственно (с уменьшением размеров при увеличении верхнего индекса).



Рис. 5.4. Схема распределения фрагментов F^n по зонам (пояснения в тексте)

В результате применения теории волн получаем последовательность цифр 0.5, 0, 1, 1, 3, 5, 11... . Эта последовательность может быть рассчитана по формулам.

Для четных циклов это $2 \cdot i - 1$, для нечетных — это $2 \cdot i + 1$.

Можно для расчета использовать формулу (псевдофибоначи) $K_n = K_{n-1} + 2 \cdot K_{n-2}$, где K_n — число на соответствующем (n -м) месте ($n=3, 4, 5, \dots$). При этом $K_1 = 0.5$, $K_2 = 0$.

Итак, получается последовательность 0.5, 0, 1, 1, 3, 5, 11, 21, 43, 85, 171, 341

В этой последовательности каждое число умножено на 4, оно определяет количество периодических точек в соответствующей зоне.

На рис. 5.4. схематически изображены распределения фрагментов F^n по зонам, формирующим цикл периода $n+1$, для $n = 1, 2, 3, 4, 5$. Рассмотрим последний случай $n = 5$. По теории волн имеем в этом случае последовательность: 0.5, 0, 1, 1, 3. Согласно теории волн в зоне, где находится один зубец — ноль; в зоне 5, в зонах 4 и 3 по два зубца, в зоне 2 — 6 зубцов.

5.4. Определение количества циклов в треугольном отображении

Для расчета количества циклов разной длины проводился анализ $F^n(.) = F(F(...(F)))$ – n -кратных отображений, анализ точек пересечения этих отображений с биссектрисой первого угла ($X^{t+1} = X^t$). Эти точки пересечения связаны с периодическими (и стационарными) траекториями. Таких точек 2^n .

Чтобы определить количество точек, принадлежащих периоду данной длины, нужно из 2^n вычесть стационарные точки (их две) и точки с меньшими периодами, которые являются делителями числа n . Число циклов определяется делением этого количества на длину периода – на число n . Если n простое, то нужно вычесть только два положения равновесия, и в этом случае получаем целочисленные решения Q в уравнении

$$Q = (2^n - 2)/n.$$

Это уравнение соответствует Малой теореме Ферма.

Приведем результаты вычисления количества циклов разной длины.

Исходная функция F имеет две точки пересечения – два положения равновесия. Функция $F^{(2)}$ имеет соответственно четыре точки пересечения. Из них нужно вычесть две стационарные точки. Остается две точки, которые формируют единственный цикл периода 2. Продолжая этот процесс, получим два цикла периода 3 ($(8-2)/3=2$).

Для четырех получаем 3 цикла, для 5 – 6.

Для 6 – 9. Для 7 – 18. И т.д.

Приведем количество циклов для некоторых «больших номеров».

Для периода 26 имеется 2 580 795 периодических траекторий. Вычисляется следующим образом: из 2 в степени 26 вычитаются циклы периодов 13, 2 и ПР.

$$2^{26} = 671\,088\,64;$$

$$(671\,088\,64 - 8192) / 26 = 2\,580\,795.$$

Аналогично для периода 27 имеется 4 971 008 периодических траекторий. Для этого из 2 в степени 27 вычитаются циклы периодов 9, 3 и ПР).

$$2^{27} = 135\,217\,728;$$

$$(135\,217\,728 - 512) / 27 = 4\,971\,008.$$

Приведем пример простого числа. Для периода 29 имеется 18 512 790 периодических траекторий.

$$2^{29} = 536\,870\,912;$$

$$(536\,870\,912 - 2) / 29 = 18\,512\,790.$$

Очевидно, что число периодических точек в разных ЛВ неодинаково. В крайней зоне n ЛВ1 содержится всегда 2 периодические точки, в зоне $n-1$ – ноль, в зоне $n-2$ – 4 и т.д. (табл. 5.1). В ЛВ2, начиная с зоны $n-2$, содержится по 4 периодических точки. В зоне $n-4$ ЛВ3 находится 8 периодических точек, в зоне $n-5$ – 16 периодических точек и т.д. Связь ЛВ с числом периодических точек демонстрирует табл. 5.1.

Таблица 5.1. Связь периодических точек с линиями возврата

Но- мер зо- ны	n	$n-1$	$n-2$	$n-3$	$n-4$	$n-5$	$n-6$	$n-7$	$n-8$	$n-9$	$n-10$
Чис- ло то- чек в зоне	0.5.4	0.4	1.4	1.4	3.4	5.4	11.4	21.4	43.4	85.4	171.4
ЛВ2			4	4	4	4	4	4	4	4	4
ЛВ3					8	16	24	32	40	48	56
ЛВ4							16	48	96	160	240
ЛВ5									32	128	320
ЛВ6											64

Первая строчка в табл. 5.1 – это число из теории волн. Это число, умноженное на 4, дает число точек в соответствующей зоне.

В зоне n существует только ЛВ1, число точек вычисляется как $0,5 \cdot 4 = 2$ и в таблицу не внесено.

Больше нигде ЛВ1 нет, ни в одной из зон. Во всех зонах, начиная с $n-2$, и во всех последующих всегда ЛВ2 имеет по 4 точки пересечения. Остальные ЛВ i имеют разные значения, они и представлены в табл. 5.1.

Каждое число в табл. 5.1 может быть получено по правилу: число периодических точек ЛВ m в зоне $k-2$ равно сумме числа периодических точек ЛВ m в зоне $k-1$ и удвоенного числа периодических точек ЛВ $(m-1)$ зоны k . Например, $40=32+2\cdot4$, $64=0+2\cdot32$, $128=32+2\cdot48$.

Распишем теперь конкретные периодические траектории. Прежде отметим, что их формируют ЛВ n с разными номерами n . Для ЛВ1 в области ЛВ для каждого цикла находится только одна точка, а для ЛВ n таких точек n . Период четыре – в зоне четверки: цифра 0.5, что означает, что в этой зоне находится один зубец ЛВ1, две точки пересечения ЛВ1 с графиком исходной функции, два цикла. В зоне тройки – ноль, в зоне двойки: цифра 1, два зубца ЛВ2, четыре точки пересечения ($1\cdot4=4$) ЛВ2 с графиком исходной функции (рис.5. 4). В зоне двойки из четырех точек две точки нужно убрать – стационарную и периода два. Оставшиеся две образуют один цикл. Всего три цикла периода 4 – один.

Символически это запишется в виде $(4)\cdot2$ и $(2+2)\cdot1$.

Для цикла периода пять (см. рис. 5.4) – следующая ситуация: $5\cdot2$; $(3+2)\cdot4$. Всего 6. Поясним результат. По теории волн имеем 0.5, 0, 1, 1. Цифра 0.5, как и выше, дает ЛВ1 и два цикла. Далее, в зоне тройки и двойки находятся ЛВ2 (табл. 1), и они дают по четыре точки соответствующего пересечения. Пятерка – число нечетное и простое. Четыре точки из зоны тройки объединяются с четырьмя точками из зоны двойки и дают еще четыре цикла. Поскольку это ЛВ2, то точки «ищут себе пару», чтобы образовать 5, т.е. сформировать цикл периода 5 ($2+3$ дают 5), о чем и говорит символическая запись $(5\cdot2; (3+2)\cdot4)$.

Соответственно для циклов периода шесть (рис. 5.4) имеем – $6*2 + (4+2)*4, (3+3)*1, (2+2+2)*2$. Всего 9. Прокомментируем эти комбинации. В зоне тройки находятся 4 точки, но две «заняты» двумя циклами периода три. Оставшиеся две точки формируют один цикл. Последняя комбинация $(2+2+2)*2$ обусловлена тем, что сформирована ЛВЗ (табл. 1). Поэтому для создания 6 должны быть три цифры, следовательно, это могут быть только 2. Но почему объединены только 6 точек, хотя табл. 1 дает 8 точек? Дело в том, что одна точка «отбирается» стационарной точкой, а вторая – циклом периода 2.

Для «семерки» – $7*2, (5+2)*4, (4+3)*4, (3+2+2)*8$. Всего 18.

Для «восьмерки» – $(8*2); (6+2)*4; (5+3)*4; (4+4)*1; (4+2+2)*8; (3+3+2)*8; (2+2+2+2)*3$. Всего 30.

Для «девятки» – $(9*2), (7+2)*4, (6+3)*4, (5+4)*4, (5+2+2)*8, (4+3+2)*16, (3+3+3)*2, (3+2+2+2)*16$. Всего 56.

И т.д.

5.5. Порядок Шарковского и треугольное отображение

Одной из целей данного исследования была проверка теоремы Шарковского [95], на конкретном материале изучения треугольного отображения, дополненного «ступенькой» (с тайной надеждой на ее опровержение). Проводилось «бифуркационное исследование» – определение циклов, которые возникают по мере опускания ступеньки. Инструментарий ЛВ идеально подходит для анализа результатов вычислительных экспериментов с опусканием ступеньки. Если ступенька находится в некотором месте, то ее пересекают ЛВ n , реализуется ЛВ с наименьшим номером, среди тех ЛВ n , которые выше графика исходной функции. Таким образом, анализ последовательности возникновения циклов при «опускании ступеньки» сводится к исследованию смены минимальных номеров ЛВ n , которые выше графика исходной функции.

Для определения таких номеров будем проводить следующую процедуру: будем последовательно рассматривать ЛВ с возрастающим номером n . В таком процессе появляются области разрешенные, в которых отсутствуют ЛВ n , которые выше графика исходной функции и с номерами меньшими n , и запрещенные области, в которых уже есть такие ЛВ n , которые выше графика исходной функции и с номерами меньшими n . Запрещенную область будем называть теневой, и когда зубец с очередным номером n попадает в занятую, теневую область, будем говорить, что зубец попал в тень.

Разрешенные области образуют «псевдоканторово множество» – область с «выброшенными фрагментами». Это «решето» может быть вычислено непосредственно по формулам пересечения ЛВ с графиком исходной функции, а может быть определено и косвенным образом из соображений симметрии.

Рассмотрим процесс опускания ступеньки от положения равновесия (ПР). Сначала идет цикл периода 2, поскольку ЛВ1 в зоне двойки находится выше графика исходной функции. Затем в точке пересечения ЛВ1, ЛВ2 и графика исходной функции (при 2/5) линия ЛВ1 уходит под графиком исходной функции, а выше графика исходной функции оказывается ЛВ2 и возникают циклы периода 4. Потом ЛВ2 уходит под графиком исходной функции, но в этой точке нет ЛВ3, характеризующей цикл периода 6. Возникает «дыра». И в этой дыре реализуются все четные циклы. Причем (при опускании ступеньки) последовательно возникают циклы в соответствии с теоремой Шарковского и те циклы, которые эта теорема не запрещает.

Координаты цикла периода $(n+1)$ в зоне формирования ЛВ определяются исходя из анализа точек пересечения ЛВ k , сформированными $F^n(.)$ и графиком исходной функции.

Уравнения для определения координат точек периодических траекторий, находящихся правее ПР. Эти точки находятся на пересечении графика исходной функции с фрагмен-

тами ЛВ, полученных зеркальным поворотом $F^{(n)}$ через биссектрису на 90 градусов вправо.

Уравнения для их определения имеют вид

$$X = (4*i-2)/(2*2^n + 1) \text{ для возрастающего ската } i=1, \dots, 2^{n-1};$$

$$X = (4*i-2)/(2*2^n - 1) \text{ для убывающего ската } i=1, \dots, 2^{n-1}.$$

Итак, между точками периода 4 и 6 находятся все четные циклы.

Рассматривая последовательно ЛВ со все большими номерами n , приходим к следующей последовательности циклов:

4, 8, 6;

4, 8, 10, 6;

4, 8, 12, 10, 6;

4, 8, 12, 14, 10, 14, 6;

4, 8, 16, 12, 16, 14, 10, 14, 16, 6;

4, 8, 16, 12, 16, 18, 14, 18, 10, 18, 14, 18, 16, 6.

Приходим к следующей последовательности циклов.

Приводим результаты расчетов до порядка 18 для последней конфигурации:

(цикл 6) $< 22/63 = 0.3492063$;

(цикл 16) $< 22886/65537 = 0.3492073$; $22886/65535 = 0.3492179$;

(цикл 18) $< 91546/262145 = 0.3492189$; $< 91546/262143 = 0.3492216$;

(цикл 14) $< 5722/16384 (+1) = 0.3492218$; < 0.3492644 ;

(цикл 10) $< 358/1024 (+1) = 0.3492682$; < 0.3499511 ;

(цикл 14) $< 5734/16384 (+1) = 0.3499542$; < 0.3499969 ;

(цикл 18) $< 91750/262144 (+1) = 0.3499971$; < 0.3499998 ;

(цикл 16) $< 22942/65537 = 0.35000618$; $22942/65535 = 0.350007432$;

(цикл 12) $< 1434/4096 (+1) = 0.3500122$; < 0.3501831 ;

(цикл 16) $< (22950/65536 (+1) = 0.3501838$; < 0.3501945 .

Выпишем последовательность возникающих циклов для больших периодов.

Для периода 20: 4, 8, 16, 20, 12, 20, 16, 20, 18, 14, 18, 10, 20, 18, 14, 18, 20, 16, 20, 6.

Для периода 22: 4, 8, 16, 20, 12, 20, 16, 20, 22, 18, 22, 14, 22, 18, 22, 10, 20, 22, 18, 22, 14, 22, 18, 22, 16, 20, 22, 6.

Для периода 24: 4, 8, 16, 24, 20, 12, 24, 20, 24, 16, 24, 20, 24, 22, 18, 22, 14, 22, 18, 22, 24, 10, 20, 24, 22, 18, 22, 24, 14, 24, 22, 18, 22, 24, 20, 24, 16, 24, 20, 24, 22, 6.

Для периода 26: 4, 8, 16, 24, 20, 12, 24, 20, 24, 16, 24, 20, 24, 26, 22, 26, 18, 26, 22, 26, 14, 26, 22, 26, 18, 26, 22, 26, 24, 10, 20, 24, 26, 22, 26, 18, 26, 22, 26, 24, 26, 14, 26, 24, 26, 22, 26, 18, 26, 22, 26, 24, 20, 24, 26, 16, 26, 24, 20, 24, 26, 22, 26, 6.

Для периода 28: 4, 8, 16, 24 ($3 \cdot 8$), **28** ($7 \cdot 4$), 20 ($5 \cdot 4$), 28, 12 ($3 \cdot 4$), 24 ($3 \cdot 8$), 28, 20, 28, 24, 28, 16, 28, 24, 28, 20, 28, 24, 28, **26** ($13 \cdot 2$), 22 ($11 \cdot 2$), **26**, 18 ($9 \cdot 2$), **26**, 22, **26**, 14 ($7 \cdot 2$), 28, **26**, 22, **26**, 18, **26**, 22, **26**, 28, 24, 28, 10 ($5 \cdot 2$), 20 ($5 \cdot 4$), 28, 24, 28, **26**, 22, **26**, 28, 18, 28, **26**, 22, **26**, 28, 24, 28, **26**, 14, 28, **26**, 28, 24, 28, **26**, 22, **26**, 28, 18, 28, **26**, 22, **26**, 28, 24, 28, 20, 28, 24, 28, **26**, 28, 16, 28, **26**, 28, 24, 28, 20, 28, 24, 28, **26**, 22, **26**, 28, 6 ($3 \cdot 2$).

Получена последовательность смены периодов возникающих циклов, не противоречащих порядку Шарковского.

Особую остроту данным исследованиям ОУО придал тот факт, что для моделируемой популяции леммингов западного Таймыра типичным является чередование максимумов численности через три года. В то же время цикл периода три в порядке Шарковского гарантирует существование циклов любой длины [95]. В данном сообщении проведено исследование ОУО, полученных при описании динамики численностей животных. Для ОУО такого типа существует сценарий изменения выделенного параметра, при котором 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.

Наличие переходных зон находится в определенном соответствии с зарегистрированной динамикой реальных популяций. При отсутствии четкого трехлетнего цикла (в более те-

плых по сравнению с Таймыром регионах) встречаются двух- и пятилетние временные интервалы между пиками численности [32, 63].

Для изучения переходных зон было привлечено треугольное отображение. Для треугольного отображения строится «паутина» ЛВ с номерами меньше заданного n . В каждой точке N^{t+1} реализуется набор ЛВ n . Построение ЛВ позволяет дать полное описание (в смысле символьной динамики) траекторий на любое конечное число тактов.

Исследование треугольного отображения позволило подойти к изучению переходных зон в нашем бифуркационном исследовании (с опусканием «ступеньки»). Для этого использовался метод построения линий возврата, введенный в работе [97]. Он позволил построить последовательность возникновения циклов. Эта последовательность не противоречит «порядку Шарковского» [95] и в то же время четко определяет последовательность возникновения циклов, не превышающих некоторое конкретное число.

Исследование динамики численности популяции леммингов послужило катализатором, казалось, досконально изученных уравнений [96]. В результате удалось предложить способы структурного анализа переходных зон, обычно интерпретируемых как нестабильные [96], определить последовательность смены периодов возникающих циклов.

6. Индивидуально-ориентированная модель

Обоснование упрощенных моделей в виде разностных уравнений позволило использовать для описания популяций леммингов индивидуально-ориентированные модели [19, 98, 99].

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.

В настоящей работе построена ИОМ модель поведения тундровых животных – леммингов (*Dicrostonyx torquatus chionoryes*), а для численного моделирования использован метод прямого статистического моделирования Монте Карло. Этот метод был предложен австралийским профессором Бердом в начале 60-х для решения задач динамики разреженного газа [100]. Основная идея метода состоит в предположении, что на малом временном шаге можно разделить два взаимосвязанных процесса – движение молекул и их столкновение друг с другом. Такой подход был использован для моделирования динамики численности популяции.

В этой работе для изучения динамики численности популяции были взяты копытные лемминги. Вначале необходимо описать параметры модели и алгоритм поведения особей. В этой модели учитывались следующие параметры: возраст особи, координаты норы, координаты особи, пол особи, потенциал жизнестойкости

Рассматривается некоторая область размерами $N \times M$ клеток. В ней лемминги передвигаются случайным образом в поисках пищи. За одну итерацию лемминг может сместиться на одну ячейку. После определенного количества итераций особь возвращается в свою нору и находится там некоторое время. Потом все повторяется.

Каждому животному сопоставляется некоторое число от 0 до 1, которое называется потенциалом жизнестойкости. При передвижении несколько леммингов могут оказаться в одной

ячейке, тогда происходит “стычка” и происходит снижение потенциала у всех участников. Если потенциал окажется меньше нуля, то особь умирает. Если стычки не было, то потенциал восстанавливается. Каждый лемминг также обладает возрастом, при превышении которого умирает.

Весь год разделен на два сезона: период размножения (с февраля по август) и период зимовки (с сентября по январь). Если в одной ячейке в период размножения оказываются разнополые особи, то самка с некоторой вероятностью беременеет.

Вероятность забеременеть берется из статистических данных. Сезон размножения делится на генерации (перезимовавшие, февраль–март, апрель–май, июнь). Если самка не беременеет, то считается, что особь не участвует в размножении в данный период. Участие в размножении копытного лемминга в разные фазы цикла показано в табл. 6.1.

Таблица 6. 1. *Участие в размножении самок в %*

Генерация	Февраль-май	Июнь	Июль	Август
Перезимовавшие	78	44	100	60
Февраль–Март	0	41	100	100
Апрель–Май	0	0	50	50
Июньская	0	0	0	33

Через определенное время появляется потомство. Оно находится в материнской норе некоторое время. Потом выходит в поисках собственной норы.

На данном этапе особь является неполовозрелой. Должно пройти еще некоторое время, чтобы особь смогла участвовать в размножении. Гибель особи происходит в одном из следующих случаев: 1) потенциал жизнестойкости меньше нуля; 2)

особь достигла предельного возраста; 3) самка принесла третье потомство.

Также эту модель следует считать неполной, так как в нее можно внести более детально растительность, хищников, влияние болезней и прочих факторов.

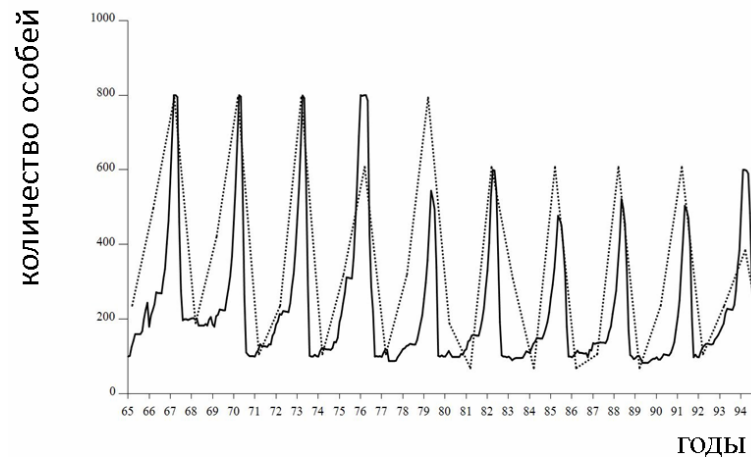


Рис. 6.1. Сплошная линия – динамика из модели, пунктир – зарегистрированные данные

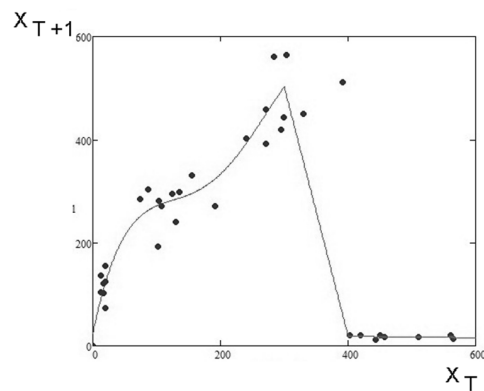


Рис. 6. 2. Результаты моделирования воспроизводят разностное уравнение

На рис. 6.1 представлено сравнение модельной и реальной [45] динамики численности леммингов. Результаты моделирования воспроизводят графическое представление разностного уравнения (рис. 4. 8), что очевидно при сравнении рис. 4. 8 и рис. 6.2.

Заключение

Построим заключение в форме ответов на распространенные вопросы.

Вопрос первый: что такое имитационные и аналитические методы моделирования?

Основы количественной экологии были заложены в докомпьютерный (аналитический) период в работах А. Лотки и В. Вольтерра и их последователей (Г.Ф. Гаузе, В.А. Костицына, А.Н. Колмогорова в том числе). Продолжение этих традиций, сведение экологической задачи к математической и исследование их аналитическими средствами принято (в среде количественных экологов) называть аналитическими моделями, противопоставляя их новому классу моделей – имитационных, метод построения и исследования которых восходит к «системной динамике» Дж. Форрестера.

Ограниченные возможности аналитических методов приводили к необходимости делать значительные упрощения.

«При создании математических моделей мы максимально отвлекаемся от конкретных деталей моделируемого явления Наиболее общие модели оказываются и наиболее простыми ... и в силу этого допускают строго логическое математическое исследование» [2, с. 13].

Необходимость строить обобщенные модели затрудняли междисциплинарные взаимодействия. Появление ЭВМ позволило Дж.Форрестеру предложить «системную динамику», методы имитационного моделирования, использовать для исследования моделей вычислительные эксперименты, что позволяет снять ограничения на тип используемых моделей, су-

щественно увеличить возможности междисциплинарных взаимодействий, использовать при моделировании оценки экспертов, менять их в процессе моделирования, т. е. реализуется своего рода «экологический конструктор». Относительная простота модификации моделей такого типа дает возможность проводить сравнительный анализ различных наборов исходных предположений, данных, гипотез. Важнейшими компонентами таких компьютерных технологий является формирование благоприятных условий для проведения междисциплинарных взаимодействий.

Если при аналитическом моделировании была необходимость в обобщенных моделях, то при имитационном моделировании происходит опора на «конкретику».

Для более наглядного сравнения двух методов приведем цитату. «Наряду с регрессионными (статистическими) моделями и «качественными» (аналитическими) при описании биологических объектов используют третий класс – «имитационные модели» конкретных сложных живых систем, учитывающих всю имеющуюся информацию об объекте... Грубо говоря, процесс построения имитационной модели можно представить следующим образом. Мы записываем в любом доступном для ЭВМ формализованном виде все, что мы знаем о системе, сваливаем «в одну кучу» (в ЭВМ), а потом проигрываем на ЭВМ варианты ...» [5, с. 12].

Метод построения имитационных моделей стал популярным в количественной экологии после работ Дж. Форрестера и его последователей.

Как отмечает Д.М. Гвишиани в предисловие к книге Дж. Форрестера «Мировая динамика» [8, с. 8], результатом работ Дж. Форрестера явилось «создание методологии междисциплинарных исследований сложных динамических систем, получившей название системной динамики Системная динамика представляет собой тщательно разработанные рекомендации по анализу исследуемой проблемы, ее качественному опи-

санию в виде диаграмм, представление в виде программ и последующего исследования модели на ЭВМ».

Под имитационным моделированием будем понимать технологию создания и исследования математических моделей, восходящую к работам Дж. Форрестера. Метод моделирования, при котором отсутствует значительная часть информации о необходимых зависимостях и значениях параметров. Это способ замещения такой информации экспертными оценками, особый метод использования математического моделирования в междисциплинарных исследованиях, развивающий технологию имитационного моделирования, предложенную Дж. Форрестером.

Суть метода Дж. Форрестера состоит в том, что каждая из основных переменных-уровней описывается с помощью дифференциального уравнения первого порядка. Скорости изменения уровней, которые Форрестер называет темпами, могут представлять собой сложные нелинейные выражения с задержками во времени, которые, вообще говоря, могут зависеть от всех уровней и, кроме того, от вспомогательных переменных. Темпы могут декомпозироваться на ряд сомножителей, каждый из которых уже может обладать достаточно прозрачными свойствами и вид этих зависимостей может быть получен в результате диалога со специалистами соответствующей области. Такая имитационная модель является своего рода обработкой, сглаживанием результатов, представленных специалистами-экспертами. Технически эта система включала в себя удобные для ввода в ЭВМ зависимости графического типа.

Такой подход объединяет уникальные возможности человеческого разума «формировать структуры, в которых могут быть синтезированы отдельные изолированные куски информации» с возможностями ЭВМ устранить величайшую слабость человеческого интеллекта – «неспособность оценить все

динамические последствия даже при правильном наборе системных предпосылок» [8, с. 122].

Основное достоинство метода Дж.Форрестера – наглядность, доступность модели, простота модификаций, что открывает уникальные возможности для междисциплинарных исследований.

Основная специфика исследований в эколого-биологической области, как, впрочем, и в других описательных науках, – отсутствие установившихся уравнений, аналогов уравнений классической механики с широкой областью применения. Этим в значительной степени обусловлены ограниченные возможности аналитических подходов, восходящим к методам классической механики, к надеждам, что можно не только в астрономии получать сведения о Природе «на кончике пера», без междисциплинарного диалога, без глубокого проникновения в (био)физику изучаемого процесса.

Цель математического моделирования – понять суть изучаемого явления и выразить свое представление в математической форме. Предлагаемый в работе метод КОИС, основанный на создании имитационной системы, наилучшим образом способствует как глубокому ознакомлению с объектом, так и разнообразными методами выражения своего представления в математической форме.

Вопрос второй: проблема данных при моделировании эколого-биологических объектов. Откуда и как берется необходимая для моделирования информация? Что нужно для создания модели? Что дает сопоставление с зарегистрированным рядом динамики численности животных?

Математическое моделирование в экологии происходит неизбежно с неполной информацией. Но недостаток знаний об объекте – не повод к отказу от моделирования. Недостающая информация вполне может быть дополнена экспертными оценками.

Основной вопрос, который ставят биологи и который существенно тормозит развитие математического моделирования: где взять данные? Точнее, какое право я имею дать экспертную оценку? Эти данные не прошли проверку. Нет экспериментальных подтверждений.

А существенны ли недостающие данные, а так ли необходимы хорошо оцененные?

Рассмотрим эти вопросы в рамках конкретной задачи моделирования динамики численности животных – классической задачи количественной экологии, с которой и началось внедрение математических методов в экологию.

При исследовании популяции леммингов все «летние данные» были поглощены моделью. Ну и что? Все определялось показателями перезимовки. За счет показателей, характеризующих этот период, можно получить динамику, близкую к реальной. В связи с этим нет смысла выверять «летние показатели».

Динамику численности животных определяют большое количество параметров, в том числе факторы рождаемости и смертности, которые взаимно компенсируют друг друга. Есть и масса других показателей. Как выделить ведущие показатели? Для этого нужно построить замкнутую модель. Модель в некотором выбранном классе. Выбор этого класса, может быть, и является наиболее сильным предположением. Одной из популярных является гипотеза Вольтерра – Костицына о возможности использования системы обыкновенных дифференциальных уравнений для описания эколого-биологических объектов.

Только после выбора математической структуры модель наполняется соответствующей информацией.

Структура выбрана, модель наполняется соответствующей информацией. Как проверить правильность модели? Нулевой критерий – возможность воспроизвести динамику чис-

ленности, близкую к зарегистрированной. Этого явно недостаточно.

Критериев достоверности, аналогичным критериям классической физики (астрономии) в экологии преложить затруднительно. Фактически заключение о «правильности» (адекватности) модели – это некое условное соглашение между биологами и математиками. Точнее говорить не о правильности модели, а о доверии к ней со стороны специалистов прикладной области, о достойной более тщательной проверке. (Это, наверное, относится не только к биологии). Увеличение степени доверия происходит не только с точки зрения конечного результата, но акцент смещается и на процесс создания модели. Сделать ее доступной на максимальном количестве этапов. И это позволяет сделать процедура создания имитационной модели, модификация и развитие форрестеровской системной динамики, которая изначально создавалась как процедура междисциплинарных взаимодействий.

Сложность объекта, отсутствие четких критериев адекватности приводят к необходимости оптимизировать все этапы создания модели, приводят к методике КОИС. Какие это этапы? Прежде всего выбор подходящего объекта моделирования.

Для создания модели необходима опора на предшествующий опыт моделирования, использование широкого спектра математических методов. Для создания математической модели в условиях неполной информации эффективны новые компьютерные технологии. Одним из перспективных подходов является концепция синтеза гипотезы и системной динамики Дж. Форрестера. Такой подход приводит к формированию экологического конструктора, к синтезу классических (аналитических) и новых (имитационных) методов моделирования.

Несмотря на возможность неограниченной детализации, точнее, в противовес детализации должны быть выработаны

механизмы формирования разумных ограничений. Такие механизмы формируются в методике КОИС, являются одной из основных ее целей. Для успеха моделирования, формирования разумных ограничений важны предмодельные этапы – выбор подходящего объекта, конкретизация постановки задачи.

Каждая из возможных математических моделей, каждый из способов моделирования может применяться при наличии определенных свойств объекта, наличии о них информации. Определяющим фактором является наличие «тестирующего эффекта» – яркого экологического явления (например, релаксационные колебания численности для тундровых моделей), позволяющего выявить ведущие механизмы изучаемого процесса. Исходя из тестирующего эффекта осуществляется выбор 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. Именно наличие тестирующего эффекта создает возможность для реализации принципа минимальности. Для построения содержательной модели кроме принципа минимальности используются два других: системность – учет многообразия связей внутри и вне изучаемого объекта, соответствие (экологичность) – привлечение предположения, не противоречащего доступным экологическим данным.

Но имитационная модель не может быть самодостаточной: большая имитационная модель, где каждый блок проверен, выверен со специалистами, не гарантирует правильной работы модели.

Потребность в понимании ее свойств, ее связи с исходным объектом, «угроза необозримости» подводят к необходимости формирования наборов взаимосвязанных моделей. В такой набор наряду с детальными имитационными моделями должны входить сопряженные упрощенные модели, имеющие

небольшое количество переменных и позволяющие провести подробное портретное исследование.

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.

Математическое моделирование – это прежде всего искусство. Важнейшее значение имеет человеческий фактор. Нужен единый архитектор модели – математик.

Несмотря на междисциплинарность исследований, лишь ответственность создателя модели – успех модельного исследования. Существенность проблемы отбора информации с единых позиций при построении и модификации моделей – согласование экологических и математических требований.

В рамках имитационной системы возможность учитывать практически все предложения экспертов в количественной или качественной форме, принцип модифицируемости реализуется в идее экологического конструктора – постоянной готовности к пересмотру модели, к проверке всевозможных вариантов, догадок и гипотез.

Уникальность имитационной системы состоит в том, что она, с одной стороны, открыта для всех пожеланий и уточнений, а с другой – дает возможность избежать эффекта необходимости детальной имитационной модели, используя процедуру обоснования упрощенных моделей. С помощью сопряженных упрощенных моделей удастся оценить свойства модели в целом, оценить допустимость используемых допущений.

Имитационное моделирование позволяет «с ходу», опираясь на экспертные данные и модельные наработки предыдущего периода, приступить к созданию модели. Но методика комплексных исследований не может быть реализована без

глубоких знаний об объекте. Такие знания появляются в процессе создания модели, при отборе и анализе биологической информации, при общении с экспертами. Одна из целей методики – показать, какого типа информацию нужно собрать. Модельное исследование вступает в «фазу зрелости», когда «модельер» (математик – создатель модели) берет на себя и функции эксперта, производит отбор информации с точки зрения эффективности моделирования. Цель математического моделирования – понять суть изучаемого явления и выразить свое представление в математической форме.

В связи с этим при создании имитационных моделей идет постоянный поиск средств анализа (качественного или даже количественного) исходной модели, методов упрощенного описания.

Такое описание – это не только способ изучения свойств исходной имитационной модели, средство ее настройки на динамические режимы, близкие к реальным, но и главное средство для формулирования гипотез о ведущих механизмах изучаемого процесса (процесса, а не просто модели, т. е. генерации гипотез, предназначенных для биологов).

Имитационное моделирование – это научно обоснованный аргумент против анахронизма, проявляющегося в стремление к единственному («оптимальному») описанию (против засилья подходов механики). Однозначность, «окончательное формулирование» математической модели в виде набора формул сводит ЭВМ к гигантскому арифмометру, дополненному графопостроителем и рядом других устройств и сервисных программ. Но почему должен быть один наилучший набор постулатов? Почему нельзя опереться на диалоговые возможности компьютерных технологий, на «модифицируемость» моделей, на использование многозначных, нередко во многом интуитивных (экспертных) оценок?

Тем более в областях, где инструментальные оценки затруднительны, имитационная модель позволяет с разных по-

зиций подойти к описанию анализируемого явления, дать несколько моделей для количественного описания явления (каждая из которых, естественно, однозначна). Это в какой-то степени приближает возможности математического моделирования к описательным возможностям гуманитарных наук.

Вопрос третий: роль вычислительного эксперимента.

Он дает информацию об исследуемом экологическом объекте наряду с экспериментально-полевыми данными, а может быть в определенном смысле важнее их. В рассматриваемой нестационарной задаче (нестационарность определяется тем, что существенно меняется плотность популяции – релаксационные колебания численности), вычислительные эксперименты с сезонными переключениями позволяют произвести разбиение временной оси на фрагменты так, чтобы нелинейные зависимости в хорошем приближении можно было заменить на линейные (или константы). Это позволяет проинтегрировать соответствующие уравнения и тем самым реализовать обратную имитационную задачу.

Такой подход можно реализовать, по-видимому, довольно часто, что существенно упрощает анализ исходной имитационной модели.

Вопрос четвертый: роль наличия разностного уравнения в наборе взаимосвязанных моделей.

Применение метода КОИС для анализа тундрового сообщества «растительность–лемминги–песцы» позволило обосновать разностное уравнение специального типа. Было показано, что модельная динамика численности леммингов (ведущего блока в сообществе) может быть аппроксимирована разностным уравнением, связывающим динамику численности леммингов в двух соседних годах. Это позволило выдвинуть предположение, что полученное разностное уравнение может отражать ведущие механизмы формирования колебания численности тундровых животных (и прежде всего леммингов). Анализ свойств разностных уравнений позволил сформулиро-

вать количественные гипотезы о ведущих (главных, определяющих) механизмах формирования колебаний численности тундровых животных. Как указано выше, ведущим фактором, определяющим эти колебания, является динамика численности популяции леммингов. Эта динамика, в свою очередь определяется тремя показателями: 1) скоростью прироста биомассы в благоприятный год; 2) максимальной численностью; 3) выживаемостью в наиболее неблагоприятных условиях. Первый показатель характеризует баланс между процессами рождаемости и смертности в отсутствии "давления среды"; второй характеризует экосистему в целом и отражает коэволюцию леммингов и кормовой базы; третий характеризует адаптационные свойства леммингов в экстремальных условиях и во многом определяется локальными характеристиками, в частности рельефом местности в местах перезимовки. 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.

Особая роль разностных уравнений в исследовании колебаний численности популяций тундровых животных привела к поиску более тесной связи функций последования и исходной модели «растительность–лемминги–песцы». На основе анализа вычислительных экспериментов удалось сформулировать и решить *«обратную имитационную задачу»* – так модифицировать исходную имитационную модель сообщества, чтобы получить формулы, связывающие параметры модифицированной модели с параметрами разностного уравнения. Модификация была проведена на том основании, что вычислительные эксперименты показали, что в конкретный временной отрезок (сезон), изменение соответствующих переменных происходит в сравнительно узком диапазоне, что позволяет для этого диапазона осуществить линеаризацию исходных (экспертных) функций.

После решения «обратной имитационной задачи» можно проводить настройку исходной (имитационной) модели «растительность–лемминги–песцы» следующим образом: сначала по функции последования определяем, какими должны быть ее параметры для получения необходимой динамики. Затем, используя формулы перехода, выясняем, какими параметрами исходной модели можно оперировать для изменения нужного параметра или параметров функции последования. Поскольку почти все они зависят от нескольких исходных параметров, реализуется возможность выбора различных вариантов и внесения наиболее биологически осмысленных изменений.

Полученные количественные соотношения, связывающие обобщенные показатели с характеристиками динамики численности, могут быть использованы в процедурах оценки параметров реальных популяций, таких как плодовитость, смертность и т.д. Разностные уравнения могут служить простым инструментарием для прогноза возможной численности леммингов и песцов.

Вопрос пятый: некоторые постановки задач, вытекающие из представленных рассуждений.

1. Идея погранслоя (От А.А. Дородницына), но не в пространстве, а во времени (сезонность). В разные сезоны рассматриваются различные типы описания.

2. Узость фазового портрета – траектории на фазовом портрете изменяются в пределах некоторой «трубки». Отсюда и следует возможность аппроксимации малоразмерной моделью.

3. «Теория удара». Два трофических уровня ведут себя независимо, и в критические моменты (в момент переуплотнения) происходит взаимодействие, как бы переброска начальных условий, и далее снова оба трофических уровня ведут себя независимо. Такой тип взаимодействия характерен для модели «растительность–лемминги–песцы» при описании взаи-

модействия растительности и леммингов во все сезонные периоды, кроме зимы после пика численности.

4. Взаимодействия по типу «ведомый – ведущий», когда хищник подстраивается под жертву, практически не изменяя динамику численности жертвы. Популяция песцов является ведомой в системе «песцы – лемминги».

5. Разностное уравнение. Разностные уравнения были исследованы с новым типом уравнений и главное с новым «бифуркационным сценарием». Был получен «порядок натурального ряда»: имеет место чередование зон стабильности, которые отделены друг от друга полосами неустойчивости (сильной чувствительности к изменению параметров – структурной неустойчивости); в зонах стабильности имеют место стабильные (устойчивые) периодические траектории, период которых при переходе от одной зоны к другой меняется в порядке натурального ряда.

Литература

1. Дородницын А.А. Математика и описательные науки. М.: Знание, 1982. С.6-15.
2. Фомин С.В., Беркенблит М.Б. Математические проблемы в биологии. М.: Наука, 1973. 200 с.
3. Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование/Пер. с фр. под ред. Ю.М. Свирежева. М.: Наука, 1976. 286 с.
4. Lotka A.J. Elements of physical biology. Baltimor: Williams and Wilkins, 1925. 368 p.
5. Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. Математические модели биологических продукционных процессов. М.: Изд-во МГУ, 1993. 302 с.
6. Колмогоров А.Н. Качественное изучение математических моделей динамики популяций. М.: Наука, 1972. 254 с.
7. Костицын В.А. Эволюция атмосферы, биосферы и климата. М.: Наука, 1984. 96 с.

8. *Форрестер Дж.* Мировая динамика. М.: Наука, 1978. 268 с.
9. *Краснощеков П.С., Петров А.А.* Принципы построения моделей. М.: МГУ, 1983. 264 с.
10. *Малинецкий Г.Г.* Хаос. Структуры. Вычислительный эксперимент: введение в нелинейную динамику. М.: Едиториал УРСС, 2002. 256 с.
11. *Фейнман Р.* Характер физических законов. М.: Мир, 1968. 232 с.
12. *Самарский А.А., Михайлов А.П.* Математическое моделирование. Идеи. Методы. Примеры. Изд. 2. М.: Физматлит, 2002. 124 с.
13. *Павловский Ю.Н.* Имитационные системы и модели. М.: Знание, 1990. 45 с.
14. *Рашевский Н.* Некоторые медицинские аспекты математической биологии. М.: Медицина, 1966. 244 с.
15. *Байбиков Е.В., Белотелов Н.В., Завьялова С.В. и др.* О моделировании тундровых популяций и сообществ. // Математическое моделирование. Процессы в сложных экономических и экологических системах. М.: Наука, 1986. С.207-219.
16. *Орлов В.А., Саранча Д.А., Шелепова О.А.* Математическая модель численности популяции леммингов (*Lemmus, Diorostonyx*) и ее использование для описания популяций восточного Таймыра. // Экология. 1986. Т. 2. С. 43-51.
17. *Саранча Д.А.* Биомоделирование. Материалы по количественной экологии. Математическое моделирование и биофизические аспекты. М.: ВЦ РАН, 1995. 139 с.
18. *Саранча Д.А.* Количественные методы в экологии. Биофизические аспекты и математическое моделирование. М.: МФТИ, 1997. 283 с.
19. *Глушков В.Н., Недоступов Э.В., Саранча Д.А., Юферова И.В.* Компьютерные методы анализа математических моделей экологических систем. М.: ВЦ РАН, 2006. 74 с.

20. Чернявский Ф.Б., Лазуткин А.Н. Циклы леммингов и полевых на севере. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2004. 150 с.

21. Чернявский Ф. Б. Динамика численности и популяционные показатели сибирского (*Lemmus sibiricus*) и копытного (*Dicrostonyx torquatus*) леммингов острова Врангеля // Зоол. журн. 1979. Т. 58. №4. С. 553-563.

22. Чернявский Ф. Б., Ткачев А.В. Популяционные циклы леммингов в Арктике. Экологические и эндокринные аспекты. М.: Наука, 1982. 164 с.

23. Чернявский Ф. Б., Кирющенко Т. В., Кирющенко С. П. Материалы по динамике и демографии лемминговых популяций в Колымской низменности // Экология млекопитающих тундры и редколесья Северо-Востока Сибири. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 44-54.

24. Чернявский Ф. Б., Цветкова А. А., Курьшев С. В. и др. Популяционная динамика и трофические связи настоящих леммингов (род *Lemmus*) в Чаунской низменности (Западная Чукотка) // Фауна и экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 1995. С. 82-92.

25. Дунаева Т. Н. Сравнительный обзор экологии тундровых полевых полуострова Ямал // Тр. Ин-та географии АН СССР. 1948. Т. 41. С. 78-144.

26. Кошкина Т. В., Халанский А. С. О размножении норвежского лемминга на Кольском полуострове // Зоол. журн. 1962. Т. 41. № 4. С. 604-615.

27. Krebs C. J. 1964. The lemming cycle at Baker Lake, Northwest Territories, during 1959-1962 // Techn. Pap. Arct. Inst. North Am. 1964. V. 15. 104 P.

28. Mullen D. A. 1968. Reproduction in brown lemmings (*Lemmus trimucronatus*) and its relevance to their cycle of abundance // Univ. Calif. Publ. Zool. 1968. V. 85. P. 1-24.

29. Hasler J. E, Banks E. M. Morphological changes in the ovaries and other organs of the collared lemming (*Dicrostonyx*

groenlandicus) during pregnancies and pseudopregnancy // Can. J. Zool. 1975. V. 53. P. 12-18.

30. Чернявский Ф.Б. Механизмы регуляции численности лемминговых популяций // Мат-лы по экологии мелких млекопитающих Субарктики. Новосибирск: Наука, 1975. С. 13-21.

31. Rolf A. Ims, John-Andre Henden and Siw T. Killengreen. Collapsing population cycles // Trends in Ecology and Evolution. 2007. V. 23 N. 2.

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

33. Садыков О.Ф. Бененсон И.Е. Динамика численности мелких млекопитающих: концепции, гипотезы, модели. М.: Наука, 1992. 191 с.

34. Elton C. S. Voles, Mice and Lemmings. Oxford: Clarendon Press, 1942. 496 p.

35. Lack B. 1954. The Natural Regulation of Animal Numbers. Oxford: Clarendon Press, 1954. 279 p.

36. Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Млекопитающие // Тр. Ин-та биологии УФАН СССР. 1963. Т. 1. № 33. 131 с.

37. Kalela O. On fluctuations in the number of arctic and boreal small rodents as a problem of production biology // Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV. 1962. V. 66. P. 1-38.

38. Tost J., Kalela O. Comparisons between rodent cycles and plant production in Finland Lapland // Ann. Acad. Sci. Fenn. 1971. V. 186. P. 1-14.

39. Кошкина Т. В. О факторах динамики численности леммингов // Фауна и экология грызунов. № 9. М.: Изд-во МГУ, 1970. С. 11-61.

40. Pitelka F. A. Some characteristics of microtine cycles in the Arctic // Arctic Biology. Corvallis: Oregon State Univ. Press, 1967. P. 153-181.

41. *Pitelka F. A.* Cyclic pattern in lemming population near Barrow, Alaska // *Techn. Pap. Arct. Inst. North. Am.* 1973. V. 25. P. 199-215.
42. *Schultz A. M.* A study of an ecosystems: the arctic tundra // *The Ecosystem Concept in Natural Resource Management.* N.Y.: Academic Press, 1969. P. 77-93.
43. *Batzli G. O.* 1975. The role of small mammals in arctic ecosystems // *Small mammals: their productivity and population dynamics.* Cambridge Univ. Press. V. 5. 1975. P. 243-268.
44. *Batzli G. O.* Responses of arctic rodent populations to nutritional factors // *Oikos.* 1983. V. 40. P. 396-406.
45. *Тухомиров Б. А.* Влияние обского лемминга (*Lemmus obensis* Brandt) на растительный покров тундры // *Докл. АН СССР.* 1955. Т. 104. № 4. С. 650-652.
46. *Тухомиров Б. А.* Взаимосвязи животного мира и растительного покрова тундры. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 104 с.
47. *Thompson D. G.* The role of food and cover in population fluctuations of the brown lemming of Point Barrow, Alaska // *Trans. North Am. Wildl. Conf.* 1955. V. 20. P. 166-176.
48. *Schultz A. M.* The nutrient recovery hypothesis for arctic microtine cycles // *Grazing in Terrestrial and Marine environments.* Oxford: Blackwell Scientific, 1964. P. 57-68.
49. *Богатырев Л. Г.* Биологический круговорот элементов в тундрах Западного Таймыра: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1976. 21 с.
50. *Krebs C. J.* The lemming cycle at Baker Lake, Northwest Territories, during 1959-1962 // *Techn. Pap. Arct. Inst. North Am.* 1964. N. 15. 104 p.
51. *Данилов А.Н.* О роли леммингов в биологическом круговороте на Южном Ямале // *Экология.* 1995. № 3. С. 203-207.

52. Токмакова С. Г. Оптимальная плотность грызунов и поток энергии в травянистых сообществах лесотундры: Автореф. дис.... канд. биол. наук. Свердловск, 1975. 21 с.
53. Абатуров Б.Д. О механизмах естественной регуляции взаимоотношений растительноядных млекопитающих и растительности // Зоологический журнал. 1975. Т. 54. №5. С. 342-351.
54. Shelford V. E. The abundance of the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) in the Churchill area, 1929 to 1940 // Ecology. 1943. V. 24. P. 472-484.
55. Насимович А., Новиков Г., Семенов-Тянь-Шанский О. Норвежский лемминг (его экология и роль в природном комплексе Лапландского заповедника) // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1948. С. 203-261.
56. Pitelka F A., Tomich P. O., Trierchel G. W. Ecological relations of Jaegers and owls as lemming predators near Barrow, Alaska // Ecol. Monogr. 1955. V. 25. P. 85-117.
57. Watson A. The behavior, breeding and food-ecology of the snowy owl *Nyctea scandiaca* // Ibis. 1957. V. 99. P. 419-462.
58. Pearson O. P. The prey of carnivores during one cycle of mouse abundance // J. Anim. Ecol. 1966. V. 35. P. 217-233.
59. MacLean S.E., Fitzgerald B.M., Pitelka F.A. Population cycles in arctic lemmings: winter reproduction and predation by weasel // Arct. and Alp. Res. 1974.V. 6. P. 1-12.
60. Maher W, J. Predation by weasel on a winter population of lemmings, Banks Island, Northwest Territories // Canad. Field-Nat. 1967. V. 81. P. 248-250.
61. Соколов И. И., Сидоров Б. И., Ча Н. И. и др. Вопросы экологии обского и копытного леммингов // Докл. на 8-й науч. сес. Якут. фил. АН СССР. Якутск, 1957. С. 157-177.
62. Чернявский Ф.Б. Загадка лемминговых циклов // Природа. 1968. №12. С.45-50.
63. Oksanen T., Oksanen L., Dahlgren J., Olofsson J. Arctic lemmings, *Lemmus* spp. and *Dicrostonyx* spp.: integrating ecological and evolutionary perspectives // Evolutionary Ecology

cal and evolutionary perspectives // *Evolutionary Ecology Research*. 2008. V.10. P. 415-434.

64. *Framstad E., Stenseth N.C., Björnstad O.N. and Falck W.* Limit cycles in Norewegian lemmings: tension between phase-dependence and density-dependence // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. 1997. V. 264. P. 31-38.

65. *Batzli G.O., White R.G., McLean S.F., Jr., Pitelka F.A. and Collier B.D.* The herbivorebased trophic system. In *An Arctic Ecosystem: The Coastal Tundra at Barrow, Alaska* (J. Brown, P.C. Miller and F. Bunnell, eds.). Stroudsburg, PA: Dowden, Hutchinson & Ross, 1980. P. 335-410.

66. *C̣ernjavskij F.B.* Populjacionnaja dinamika lemmingov // *Zoologic̣eskij Ẓurnal*. 2002. V.81. P. 1135-1165.

67. *Gilg O., Hanski I. and Sittler B.* Cyclic dynamics in a simple vertebrate predator-prey community // *Science*. 2003. V. 302. P. 866-868.

68. *Kokorev Y.I. and Kuksov V.A.* Population dynamics of lemmings, *Lemmus sibirica* and *Dicrostonyx torquatus*, and arctic fox, *Alopex lagopus* on the Taimyr Peninsula, Siberia, 1960–2001 // *Ornis Suecica*. 2002. V. 12. P. 139-143.

69. *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.

70. *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.

71. *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.

72. *Tarroux 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.

lochthonous resources by arctic foxes // Plos One. 2012. V. 7.

N. 8. Article Number: e42427. DOI:

10.1371/journal.pone.0042427.

73. *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.

74. *Giroux M.A., Berteaux D., Lecomte N. et al.*

Benefiting from a migratory prey: spatio-temporal patterns in allochthonous subsidization of an arctic predator // Journal of Animal Ecology. 2012. V. 81. N. 3. P. 533-542.

75. *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. 891-928. *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.

77. *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.

78. *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.

79. *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.

80. *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.

81. *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.
82. *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.
83. *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.
84. *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.
85. *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.
86. *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.
87. *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.
88. *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. (August 2011) P. 1680-1690.
89. *Nieto J. J., Pacifico M. J., and Vieitez J. L.* Long-term and short-term dynamics of *Microtus epiroticus*: a Yoccoz-Birkeland model // *Siam Journal on Applied Dynamical Systems*. 2012. V. 11. N. 4. P. 1499–1532.

90. Недоступов Э.В., Саранча Д.А., Чигерев Е.Н., Юре-
занская Ю.С. О некоторых свойствах одномерных унимодаль-
ных отображений // ДАН. 2010. Т. 430. №1. С. 23-28.
91. 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.
92. 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.
93. В.Н. Глушков, Д.А. Саранча. Комплексный метод ма-
тематического моделирования биологических объектов. Мо-
делирование тундрового сообщества // Автоматика и телеме-
ханика. 2013. №2. С. 94 -108.
94. Саранча Д.А. Биомоделирование. Материалы по ко-
личественной экологии. Математическое моделирование и
биофизические аспекты. М.: ВЦ РАН, 1995. 139 с.
95. Неймарк Ю.И., Коган Н.Я., Савельев В.П. Динамиче-
ские модели теории управления. М.: Наука, 1985.
96. Шарковский А.М. // Укр.мат.журн. 1964. Т.16. №1.
С. 61-65.
97. Шарковский А.Н. Разностные уравнения и динамика
численности популяций. Киев: Институт математики АН
УССР, 1982. 22 с.
98. Перминов В. Д., Саранча Д. А. Об одном подходе к
решению задач популяционной экологии // Математическое
моделирование. 2003. №11. С.45-53.
99. Саранча Д.А., Сорокин П.А., Фролова А.А. Математи-
ческое моделирование динамики численности популяции жи-
вотных. М.: ВЦ РАН, 2005. 27 с.
100. Bird G. A. Molecular gas dynamics. Clarendon Press,
Oxford, 1976. 78 p.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
1. Метод комплексных исследований	17
2. Биологические характеристики популяции леммингов	21
2.1.1. Основные характеристики. Ареал обитания	21
2.1.2. Демографические характеристики	21
2.1.3. Характеристика кормовой базы.....	25
2.1.4. Гипотеза о критических уровнях растительности	27
2.1.5. Влияние хищников на популяцию	29
2.1.6. Другие факторы, влияющие на популяцию	30
2.1.7. Гипотезы формирования циклов. Многофакторная модель циклов	31
2.1.8. Анализ рядов численности леммингов	33
3. Обзор современного имитационного моделирования леммингов и полевых	37
4. Система сопряженных моделей популяций леммингов	42
4.1. Описание имитационной модели «растительность – лемминги – песцы»	42
4.1.1. Зима	47
4.1.2. Весна.....	49
4.1.3. Лето	50
4.2. Упрощенная имитационная модель сообщества «растительность– лемминги»	54
4.3. Упрощенное описание в виде разностного уравнения . Обратная имитационная задача	57
4.4. Совместный анализ моделей.....	67
5. Анализ полученного разностного уравнения.....	72
5.1. Аналог треугольного отображения	72
5.2. Исследование периодических траекторий в треугольном отображении	75
5.3. Распределение периодических траекторий по зонам	79

5.4. Определение количества циклов в треугольном отображении.....	81
5.5. Порядок Шарковского и треугольное отображение	84
6. Индивидуально-ориентированная модель.....	88
Заключение	92
Литература	104