

УДК 574.4 + 519.6, 519.6

О КАЛИБРОВКЕ АВТОНОМНОЙ МОДЕЛИ ТУНДРОВОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ ЛЕММИНГОВ

© 2020 г. Г.К. Каменев*, Д.А. Саранча*, В.О. Поляновский**

*Вычислительный центр им. А.А. Дородницына Федерального исследовательского центра «Информатика и управление» РАН, 119333, Москва, ул. Вавилова, 44/2

E-mail: gkk@ccas.ru

**Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта РАН, 119991, Москва, ул. Вавилова, 32

E-mail: polyanovskyvo@yandex.ru

Поступила в редакцию 26.02.2020 г.

После доработки 13.07.2020 г.

Принята к публикации 14.07.2020 г.

Рассмотрена автономная модель биологической популяции леммингов феноменологического типа, полученная в рамках комплексных исследований тундровых сообществ. В модели динамика популяции описывается через разностное уравнение, связывающее численность популяции в двух соседних годах и зависящее от трех параметров биолого-экологического генезиса. Совокупность сочетаний значений параметров, входящих в рассматриваемое уравнение, определяет класс одномерных унимодальных отображений динамической системы, в котором были аналитически и численно исследованы бифуркационные свойства, асимптотика и устойчивость траекторий. В настоящей статье основное внимание уделяется проблеме идентификации модели. Калибровку модели предлагается осуществлять методом множеств идентификации, основанном на аппроксимации и визуализации маломерных проекций многомерного графика функции ошибок, заданного на пространстве трех экологических и двух популяционных параметров. Приведен пример идентификации на данных по тундровой популяции леммингов полуострова Таймыр. Показано, что в этом случае два биолого-экологические параметра допускают устойчивую локализацию.

Ключевые слова: биологическая популяция, дискретное отображение, динамика численности, цикличность, устойчивость, метод множеств идентификации.

DOI: 10.31857/S0006302920060196

КОМПЛЕКСНЫЙ ПОДХОД К ИССЛЕДОВАНИЮ ТУНДРОВЫХ СООБЩЕСТВ

Математическое моделирование популяций и сообществ — один из ведущих разделов биофизики сложных систем. Начиная с работ А. Лотки и В. Вольтерра [1, 2], для математической экологии классической считается задача описания динамики численности животных [3–8].

В классической физике для построения моделей вещества используются два подхода — термодинамический и подход с позиций статистической физики. Первый подход — феноменологический, он основан на обобщении опытных фактов, в основе которого лежит макроскопическая характеристика температуры, не применимая к отдельным элементам структуры вещества. Второй подход основан на вероятностном агрегировании детального описания элементов вещества с большим числом степеней свободы. Мы рассмотрим феноменологическую модель популяции термо-

динамического типа, в основе которой лежит макроскопическая характеристика размера популяции в единичном биотопе и в которой детализированное описание поведения особей, их питания и размножения, а также поведения их врагов заменены немногочисленными макроскопическими параметрами окружающей среды. Опишем кратко, из какого микроскопического описания была получена эта модель и каковы ее основные свойства.

Успех или неудача моделирования во многом определяются наличием у выбранного объекта «тестирующего эффекта». При моделировании тундровых популяций и сообществ таким тестирующим эффектом обладает динамика численности леммингов (лемминги — своего рода «экологическая дрозофила»): отмечены регулярные пики численности животных, в среднем раз в три-четыре года [9–13], на полуострове Таймыр — раз в три года [9, 13].

Наличие тестирующего эффекта позволяет использовать при моделировании принцип минимальности — использование минимально возможной математической структуры, — который уравновешивается принципами соответствия (экологичности) — привлечением предположений, не противоречащим доступным экологическим данным, и системности — учетом многообразия связей внутри и вне изучаемого объекта. Исходя из тестирующего эффекта, осуществляется выбор методов его математического описания, под которые подбирается информация об объекте, дополненная экспертными оценками.

В настоящей работе рассматривается автономная модель биологической популяции, полученная в рамках комплексных исследований тундровых сообществ, которые включали в себя всю последовательность операций: сбор, отбор, анализ и переработку исходной (биологической) информации с формированием набора взаимосвязанных моделей разной степени детализации на их основе, гипотез о ведущих механизмах исследуемого явления, согласованных с экспертами [14].

В основе *первого этапа* разработки рассматриваемой модели тундровой биологической популяции лежала апробированная математическая модель трофических взаимодействий (обобщение взаимодействия типа «хищник—жертва»).

При этом определяющими факторами являлись: первое — долговременное существование объекта, математически выражаемое в сохранении траекторий в положительном квадранте; второе — наличие релаксационных колебаний по типу «краха», что и позволяет впоследствии использовать одномерные разностные уравнения; третье — наличие определенного порядка чередования пиков.

Биофизический анализ структуры пастбищной (наземной) части тундрового биоценоза позволил на *втором этапе* разработки феноменологической модели автономно рассматривать сообщество «растительность — лемминги — песцы» (более детально биофизический анализ описан в работах [14, 15]).

На *третьем этапе* разработки стремление приблизиться к большему пониманию механизмов формирования динамики численности тундровых животных привело к формированию модели популяции леммингов [9, 15] с учетом возрастной структуры. Она использована для изучения поведения популяций двух видов леммингов Западного Таймыра: сибирского и копытного.

Если при моделировании тундрового сообщества рассматривали некую обобщенную ситуацию, то в случае моделирования популяции леммингов осуществлялась «привязка модели» к конкретному участку тундры, в районе поселка Тарей Западного Таймыра. Модель настраивалась под конкретные данные В.А. Орлова [9], в тесном

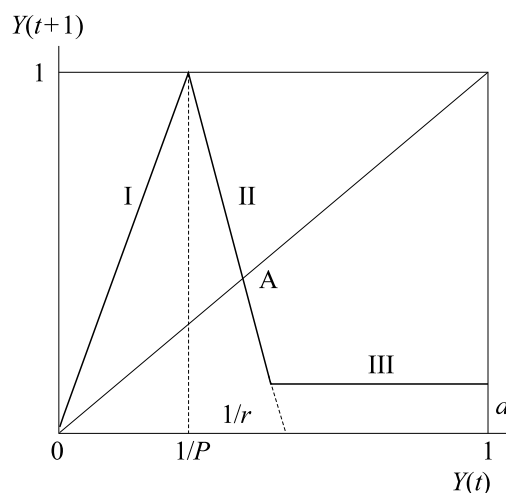


Рис. 1. Функция последования, связывающая относительную численность леммингов за два соседних года.

с ним взаимодействии. В случае недостаточности данных использовали экспертные оценки с привлечением данных по близкородственным видам [9, 15].

Если в случае моделирования тундрового сообщества важнейшим аспектом моделирования являлся поиск необходимой для модели биологической информации, то при моделировании популяции леммингов полностью использовали данные В.А. Орлова [9] по процессам размножения, дополненные информацией по смертности, оцененной по близко родственным видам. Данные, дополненные соответствующими экспертными оценками, были полностью использованы при моделировании. Но это относилось только к сезону размножения. Для описания периода перезимовки данных о популяционных параметрах и характеристиках не было. Единственное, чем мы располагали — это величины численности (плотности) популяций в конце и в начале периода вегетации (бесснежного периода). В связи с этим фундаментальное значение для понимания процессов и способов их формализованного описания имели значения «сезонной функции последования». Эта функция описывает зависимость популяции в следующем году от ее численности в текущем. Пример функции последования, лежащей в основе рассматриваемой в статье модели, приведен на рис. 1. Видовые различия заключены в кривой, описывающей «сезон перезимовки», посредством которой реализуются релаксационные колебания по «типу краха». Описания перезимовки являются определяющими при описании релаксационных колебаний. Для сезона размножения важна только их «интегральная характеристика» — скорость прироста численности за этот период в благоприятный год (когда от-

сутствует плотностное лимитирование). В связи с этим «летние» популяционные параметры (которые только доступны для большинства биологических исследований) играют менее важную роль по сравнению с выживаемостью в период перезимовки. Эти рассуждения позволяют разделить экологические показатели по степени их влияния на суммарную динамику.

На заключительном этапе разработки феноменологической модели анализ результатов вычислительных экспериментов с обеими взаимодополняющими моделями привел к обоснованию упрощенной модели в виде одномерного разностного уравнения (функции последования), связывающего численности леммингов в двух соседних годах.

Отметим, что особая роль функций последования в исследовании колебаний численности популяций тундровых животных привела к поиску более тесной связи функций последования и исходной модели тундрового сообщества «растительность – лемминги – песцы» [14, 15].

Применение комплексного подхода при моделировании тундровых популяций и сообществ [14, 15] позволило сформулировать 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 биолого-экологическими 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 отсутствие «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 [9–13].

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. В то же время для адаптации такого подхода для

изучения различных регионов тундры, для анализа кардинальных изменений ее свойств, в частности вследствие антропогенных воздействий (изменений климата и т.д.), необходимо разработать методы идентификации параметров модели под конкретный биотоп и временной период, а для более детального анализа использовать полную имитационную модель [17]. Настоящая статья посвящена методу калибровки модели.

ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЯ. АВТОНОМНАЯ ТРЕХПАРАМЕТРИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ТУНДРОВОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ

Предложенная в работах [14, 15] модель динамики тундровой популяции основана на следующих упрощенных предположениях, хорошо выполняющихся для популяции леммингов в условиях полуострова Таймыр.

1. Влияние численности хищников (песцов) на популяцию (леммингов) пренебрежимо мало.

2. В условиях достаточной обеспеченности кормом, т.е. растительностью, популяция (леммингов) растет монотонно и линейно. Рост ограничивается запасом растительности. Когда запасы корма снижаются до такого уровня, что не могут обеспечить существующий уровень численности, происходит рост смертности и снижение численности.

3. Существует некий «оптимальный биотоп» для данной популяции, т.е. такое сочетание внешних условий (наличие корма, климатические условия и т.д.), при котором некоторый уровень численности остается постоянным. Это означает, что смертность и рождаемость (точнее, доля выжившего потомства) равны. Понятие «оптимальный биотоп» было введено в работах [14, 15] и подразумевает область пространства обитания с оптимальными условиями проживания.

Таким образом, при недостатке корма снижение численности происходит до достижения размера популяции оптимального биотопа.

Получаем три состояния популяции, каждому из которых соответствует своя область в отображении функции последования (рис. 1).

Первой области соответствует восходящая прямая с угловым коэффициентом P , равным скорости роста, третья область представляет собой горизонтальную прямую, находящуюся на расстоянии d от оси абсцисс. Вторую область определяет нисходящая прямая с угловым коэффициентом r , исходя из следующего соображения: «В предположении слабого влияния вариаций в описании этой зоны на динамику численности популяции опишем переходную зону отрезком прямой, соединяющим первый и третий фрагменты» ([14], с. 106).

Представим разностное уравнение, связывающее нормированную на максимально возможную, т.е. относительную численность популяции

$$F(Y, \lambda) = \begin{cases} PY, & Y \leq 1/P \\ 1 - r(Y - 1/P), & 1/P < Y \leq 1/P + (1-d)/r \\ d, & 1/P + (1-d)/r < Y \leq 1 \end{cases}$$

$Y(t)$ в двух соседних годах, как $Y(t+1) = F(Y(t), \lambda)$, $\lambda = (P, r, d)$, где

Здесь P — прирост биомассы леммингов в благоприятный год; коэффициент r характеризует изменение биомассы леммингов в условиях нехватки кормов в весенний период; величина d — нормированная биомасса леммингов в оптимальном биотопе, λ — вектор трех биолого-экологических параметров, характеризующих основные факторы влияния окружающей среды.

Функция F постоянна при $Y \in [1/P + (1-d)/r, 1]$ и равна d , поэтому величину d будем в дальнейшем называть *ступенькой*. Мы будем рассматривать область параметров λ , где $P, r > 1$ и $0 < d < 1$. Нас, как правило, будет интересовать случай $1/P + (1-d)/r \leq 1$, при невыполнении этого условия будут рассматриваться только решения с $F(Y(t), \lambda) \leq 1$. Отображение (1) имеет единственную нетривиальную стационарную точку A со свойством $A = F(A, \lambda)$. Нетрудно видеть, что при $d \leq 1/P + (1-d)/r$ справедливо $A = (P+r)/(1+rP)$, а при $d > 1/P + (1-d)/r$ выполняется $A = d$.

СВОЙСТВА АВТОНОМНОЙ МОДЕЛИ

При аналитическом и численном исследовании приведенной автономной модели тундрового сообщества основной интерес представляли прежде всего периодические режимы численности популяции (циклы) и их устойчивость при изменении параметров.

Аналитически свойства рассматриваемой модели тундровой популяции были исследованы для различных частных случаев отображения (1): при $P = 2, r = 2, d = 0$ (*треугольное отображение без ступеньки*); $P = 2, r = 2$ (*треугольное отображение со ступенькой*) — однопараметрическое отображение.

Для треугольного отображения без ступеньки в работах [19, 17, 20] получены явные формулы для циклов заданного периода, рассчитано их число, получены соотношения для размеров (ширины) соседних областей, в которых реализуются циклы с удвоенным периодом. Показано, что если при процедуре последовательного увеличения периода циклов возник цикл некоторого периода n , то непосредственно за ним возникают циклы с периодом $n \cdot 2^m$ ($m = 1, 2, 3, \dots$) и внутри последовательности таких циклов нет циклов других периодов. Также показано, что в этом случае между интервалами области параметров, при которых

впервые появляются циклы периодов 4 и 6, находятся все четные циклы.

Треугольное отображение со ступенькой аналитически изучалось в работах [17, 18]. С помощью специально разработанной технологии «линий возврата» проводилось «бифуркационное исследование» — определение циклов, которые возникают по мере опускания ступеньки. Одной из целей этих исследований была проверка условий выполнения теоремы Шарковского [20], точнее, его утверждения о порядке наличия циклов различных периодов. Для треугольного отображения со ступенькой было получено некоторое подтверждение порядков Шарковского и сформулирован ряд утверждений (гипотез) о порядке следования циклов при изменении бифуркационного параметра d . Эти утверждения проверялись с помощью вычислительных экспериментов и, частично, с помощью аналитических выкладок [17, 18].

Свойства трехпараметрической динамической модели с отображением (1) впервые численно исследовались в работе [18]. Были выделены три типа областей в пространстве параметров: зоны стабильности, переходные и аномальные зоны. Было показано, что:

1) при монотонном изменении каждого из параметров последовательно появляются зоны стабильности (периодических траекторий или циклов), которые отделены переходными зонами со сложными режимами;

2) внутри зон стабильности период траекторий постоянный, при переходе от одной зоны стабильности к другой период изменяется в порядке натурального ряда, кратно (в частности, бифуркация удвоения периода), а также и в более сложном порядке изменения периода;

3) в каждой из переходных зон при небольшом изменении параметров период траекторий значительно изменяется (упорядоченный хаос, аналог стохастического поведения);

4) существуют периодические траектории с периодом, большим любого наперед заданного натурального числа, соответствующие так называемым аномальным зонам, в которых траектория, будучи ограниченной, никогда не опускается на ступеньку — аналог «катастрофы голубого неба» («Blue sky catastrophe» [21]).

В работах [17, 22, 23] были исследованы асимптотические свойства траекторий системы, для зон стабильности были построены аттракторы траекторий, исследована их деформация при малом изменении параметров, построены бифуркационные диаграммы для произвольных контуров в пространстве параметров. В частности, в работах [22, 23] был приведен пример построения бифуркационной диаграммы вдоль контура в пространстве параметров, заходящего в аномальную зону, что позволяет рассмотреть случай динамики популяции с учетом временного параметрического дрейфа параметров моделируемого отображения в рамках данного класса в критических климатических условиях. В частности, было показано, что наличие медленных биосферных ритмов, включающих временные периоды с экстремальными для моделируемого сообщества условиями проживания (хаотическая динамика и области «катастрофы голубого неба»), при сохранении «оптимального биотопа» не приводит к вырождению популяции, а экстремальные режимы существования сменяются вполне упорядоченным поведением со структурами в виде популяционных циклов малого периода.

МЕТОД ИССЛЕДОВАНИЯ. ИДЕНТИФИКАЦИЯ АВТОНОМНОЙ МОДЕЛИ ТУНДРОВОЙ ПОПУЛЯЦИИ НА ДАННЫХ ТЕРРИТОРИАЛЬНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

Задача идентификации рассматриваемой модели тундровой популяции на данных территориального происхождения заключается в определении вектора биолого-экологических параметров $\lambda = (P, r, d)$ по данным наблюдений за динамикой численностью популяции леммингов на рассматриваемой территории. Предполагается, что рассматриваемая территория содержит в себе единственный оптимальный биотоп популяции. В этом случае, однако, биолого-экологические параметры отображения (1) должны быть дополнены параметрами, характеризующими данную конкретную популяцию — максимально-возможной численностью популяции и ее значением на момент начала наблюдений.

Обозначим через $L^E(t)$, $t = 0, 1, \dots, T$ временной ряд наблюдаемых значений численности популяции. Отображение (1) определяет динамику относительной численности $Y(t)$. Пусть задано начальное состояние относительной численности популяции в момент $t = 0$: $Y(0) = Y_0$. Для заданного значения вектора параметров λ рассмотрим траекторию системы (1), полученную при $Y(0) = Y_0$: $Y(1), \dots, Y(T)$. Обозначим через $L(t)$ абсолютную численность популяции: $L(t) = L_{\max} Y(t)$, где L_{\max} — максимально возможная численность популяции в данном биотопе.

Таким образом, для решения задачи идентификации экологические параметры должны быть дополнены популяционными параметрами L_{\max} и Y_0 .

Если задано значение расширенного вектора параметров $\mu = (P, d, r, L_{\max}, Y_0)$, то, рассчитав по модели ряд $L(t, \mu)$, можно сравнить его с рядом данных $L^E(t)$. Чтобы численно измерить близость расчетного ряда с рядом данных, определим ошибку идентификации на участке времени от T_1 до T_2 , используя показатель среднеквадратичного нормированного отклонения:

$$E(\mu) = \frac{1}{L_{\max}} \left(\frac{\sum_{t=T_1, \dots, T_2} (L(t, \mu) - L^E(t))^2}{(T_2 - T_1 + 1)} \right)^{1/2}.$$

Функция $E(\mu)$, определенная на пространстве расширенных параметров (в данном случае пятимерном), представляет собой свертку погодных ошибок идентификации — отклонений предсказаний модели от наблюдений — и называется *функцией ошибки идентификации*. Могут быть использованы и другие виды свертки погодных ошибок, например, максимальная ошибка за рассматриваемый период.

Задача идентификации модели традиционно формулируется как поиск значения расширенного вектора параметров μ , доставляющего минимум функции ошибок E на некотором множестве допустимых значений вектора параметров M :

$$E(\mu) \rightarrow \min \{ \mu \in M \}.$$

При решении этой задачи в рассматриваемом случае возникают следующие проблемы:

- 1) рассматриваемая модель нелинейна, оптимизируемая функция ошибки не является непрерывной;
- 2) данные рядов являются результатами годового агрегирования территориально распределенных полевых наблюдений в сложных условиях (см. первый раздел работы) и, как правило, имеют низкое качество, особенно при малых численностях популяции, нередко лакуны (пропуски данных) за отдельные годы;
- 3) исследуемый биотоп может занимать значительную территорию с существенно варьирующимися климатическими параметрами окружающей среды.

Указанные особенности задачи идентификации приводят к тому, что сочетания параметров, обеспечивающие глобальный минимум функции ошибки, должны быть дополнительно исследованы на единственность и глобальную устойчивость, и только в случае устойчивости оптимума для некоторого параметра оптимальное значение этого параметра может быть принято в качестве решения задачи идентификации. Для решения

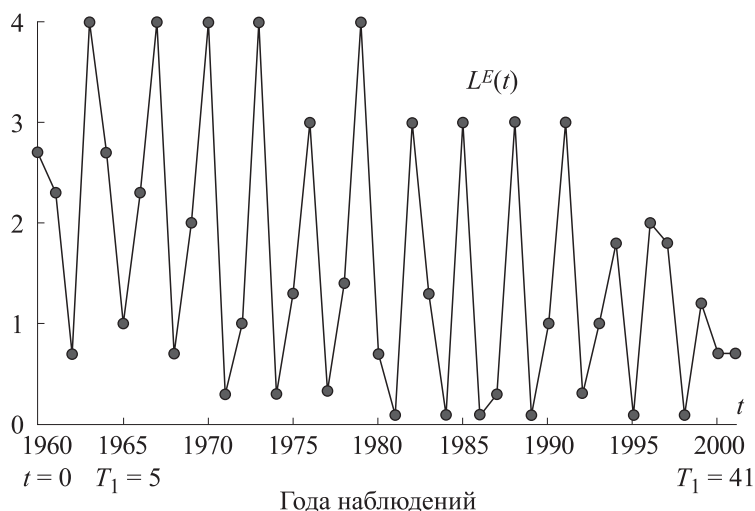


Рис. 2. Оцифрованные данные наблюдений для популяции леммингов полуострова Таймыр.

задач идентификации в условиях неопределенности [24, 25] и плохих данных [26, 27] разработан метод множеств идентификации [28–30], состоящий в аппроксимации методами [31, 32] проекций и срезов многомерного графика функции ошибок с помощью метрических сетей К. Шеннона [33] и визуализации их с помощью диалоговых карт решений [34]. В настоящей работе мы не будем подробно рассматривать эту методологию, ограничившись результатами ее применения для рассматриваемой задачи.

ИДЕНТИФИКАЦИЯ МОДЕЛИ ДЛЯ ПОПУЛЯЦИИ ЛЕММИНГОВ ТАЙМЫРА

Рассмотрим данные работ [13, 23] по популяции леммингов полуострова Таймыр (*Lemmus Dicrostonyx*) за 1960–2001 гг. Это пример данных достаточно высокого качества. Оцифрованный вариант данных представлен на рис. 2 (оригинал см. в работах [13, 35]).

Из рисунка видно, что колебания численности популяции в рассматриваемом биотопе приблизительно соответствуют циклу периода три (максимумы численности достигаются раз в три года), однако в силу различной амплитуды этих максимумов нельзя исключить и вариант более сложного цикла с периодом, кратным трем. Следует также отметить, что характер колебаний численности после 1992 г. существенно отличается. По известным историческим причинам эти данные могут быть существенно худшего качества. По причинам, указанным в первом разделе, наблюдения в окрестности минимума популяции также ненадежны.

Рассмотрим задачу идентификации модели на данных популяции леммингов Таймыра. Выберем $t = 0$ для 1960 г., $T_1 = 5$ (1965 г.), $T_2 = 41$

(2001 г.). Таким образом, первые пять лет наблюдений оставим для «настройки» системы на регулярный режим, ошибки идентификации по ним не включаются в функцию ошибок.

Рассмотрим на некотором множестве параметров M проекцию графика функции ошибок $E(\mu) = E(P, d, r, L_{\max}, Y_0)$ в пространство (P, E) , т.е. множество

$$Z^{PE}(M) = \{(P, E): (P, d, r, L_{\max}, Y_0) \in M, \\ E = E(P, d, r, L_{\max}, Y_0)\}.$$

Аналогично определим множества $Z^{dE}(M)$, $Z^{rE}(M)$, $Z^{L_{\max}E}(M)$ и $Z^{Y_0E}(M)$. Такие множества в подходе [28–30] называются *множествами идентификации*, они аппроксимируются покрытиями К. Шеннона (коллекциями шаров или кубов малого размера) и анализируются визуально.

Выберем наиболее широкий стартовый диапазон возможных значений вектора параметров μ :

$$M_{\infty} = \{(P, d, r, L_{\max}, Y_0): 1 < P < 10, 0 < d < 1, \\ 1 < r < 10, 0 < L_{\max} < 44, 0 < Y_0 < 1\}.$$

Таким образом, согласно определению, в множестве $Z^{PE}(M_{\infty})$ каждому значению параметра P , $1 < P < 10$, соответствует множество точек с различными значениями функции ошибок $E(P, d, r, L_{\max}, Y_0)$ при варьировании всех прочих параметров d, r, L_{\max}, Y_0 : $0 < d < 1, 1 < r < 10, 0 < L_{\max} < 44, 0 < Y_0 < 1$. Множество $Z^{PE}(M_{\infty})$ изображено на рис. 3 справа. Из рисунка видно, что при $1 < P < 10$ существуют такие комбинации значений остальных параметров $((P, d, r, L_{\max}, Y_0) \in M_{\infty})$, что ошибка идентификации E превышает 7 (700%). В то же время имеются решения со значениями ошибки менее 0.3 (30%). Часть множества

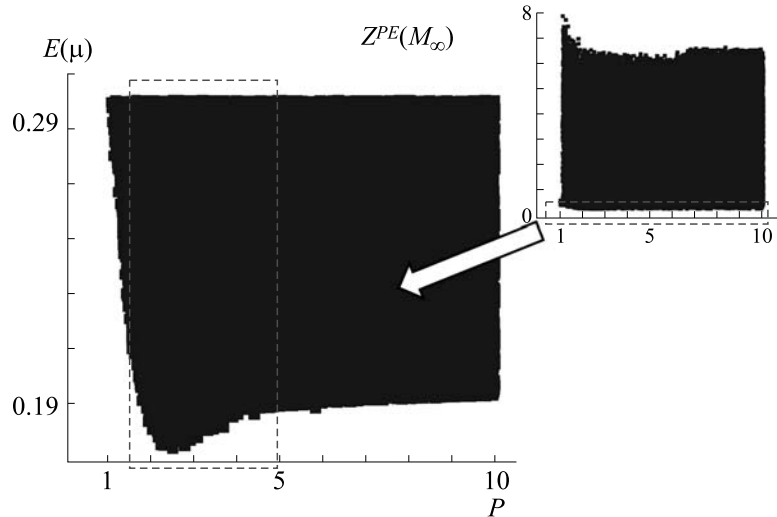


Рис. 3. Множество идентификации, т.е. проекция графика функции ошибок $E(\mu) = E(P, d, r, L_{\max}, Y_0)$, заданного на множестве параметров M_{∞} , в пространство (P, E) (справа) и ее часть с малой ошибкой идентификации (слева).

$Z^{PE}(M_{\infty})$, удовлетворяющая условию $E \leq 0.3$, изображена на рис. 3 слева. Из рисунка видно, что глобальный минимум функции ошибки идентификации находится в диапазоне $1.5 < P < 5$. Для ускорения расчетов на основе визуализации множеств $Z^{dE}(M_{\infty})$, $Z^{rE}(M_{\infty})$, $Z^{L_{\max}E}(M_{\infty})$ и $Z^{Y_0E}(M_{\infty})$ локализуем множество параметров, при которых ошибка идентификации не превышает 0.3:

$$M_{0.3} = \{(P, d, r, L_{\max}, Y_0): 1.5 < P < 5, \\ 0.01 < d < 0.4, 1 < r < 10, 2 < L_{\max} < 12, \\ 0 < Y_0 < 1\}.$$

Множество $Z^{PE}(M_{0.3})$ изображено на рис. 4 справа. Из рисунка видно, что возможна дальнейшая локализация параметра P : $2.3 < P < 3$.

В итоге можно получить следующую локализацию параметров, при которых ошибка идентификации не превышает 0.173:

$$M_{0.173} = \{(P, d, r, L_{\max}, Y_0): 2.4 < P < 3, \\ 0.04 < d < 0.11, 3 < r < 10, 4 < L_{\max} < 6, \\ 0 < Y_0 < 0.63\}.$$

Множество $Z^{PE}(M_{0.173})$ изображено на рис. 4 слева. Глобальный минимум функции ошибок,

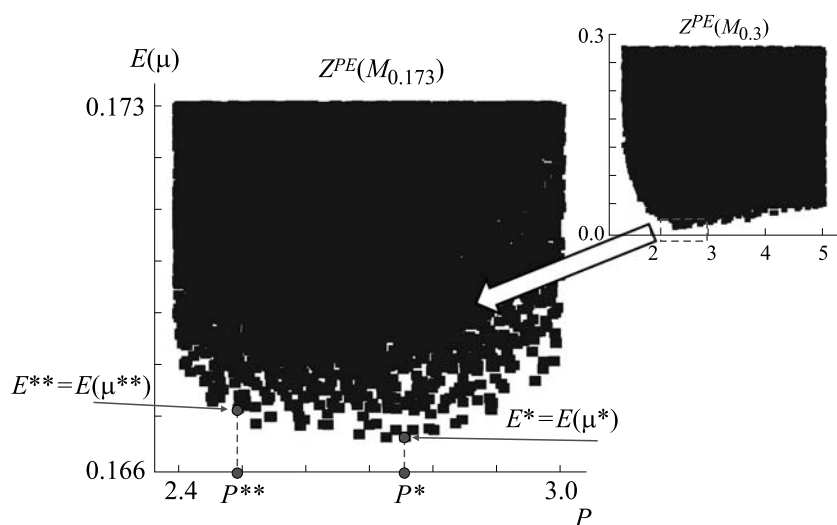


Рис. 4. Множество идентификации, т.е. проекция графика функции ошибок $E(\mu) = E(P, d, r, L_{\max}, Y_0)$, заданного на множествах параметров $M_{0.3}$ (справа) и $M_{0.173}$ (слева), в пространство (P, E) .

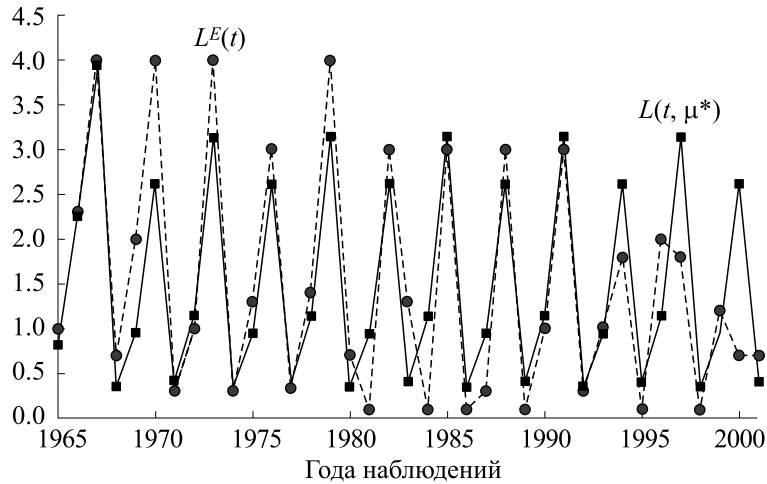


Рис. 5. Данные наблюдений $L^E(t)$ (круглые маркеры) и ряд модели $L(t, \mu^*)$ (квадратные маркеры), откалиброванной сочетанием параметров μ^* с минимальной ошибкой.

находящийся в множестве $M_{0.173}$, равен $E^* = 0.16632$ (16.6%) и соответствует сочетанию параметров μ^* : $P^* = 2.77$, $d^* = 0.0595$, $r^* = 9.93$, $L_{\max}^* = 5.75$, $Y_0^* = 0.0009$ (здесь и далее приводятся округленные значения параметров μ). Соответствующая ему траектория на оптимизируемом периоде от T_1 до T_2 изображена на рис. 5 (пунктиром представлены данные наблюдений). Заметим, что полученное решение представляет собой шестилетний цикл с промежуточным максимумом через три года.

От глобального минимума по величине функции ошибок незначительно (на 1.37%) отличается субоптимальное решение задачи идентификации с $E^{**} = 0.1686$ (16.9%), которое соответствует сочетанию параметров μ^{**} : $P^{**} = 2.49$, $d^{**} = 0.103$,

$r^{**} = 3.82$, $L_{\max}^{**} = 4.40$, $Y_0^{**} = 0.203$. Соответствующая ему траектория изображена на рис. 6 (пунктиром представлены данные наблюдений). Заметим, что, несмотря на очень близкое к глобальному минимуму $E^* = 0.16632$ значение функции ошибок $E^{**} = 0.1686$, полученное решение существенно отличается от него по всем параметрам, кроме P ($P^* = 2.77$, $P^{**} = 2.49$), и представляет собой трехлетний, а не шестилетний цикл.

Дальнейшая локализация глобального минимума невозможна по причине недостаточной точности наблюдений. Кроме того, при малом уровне ошибки (менее 0.17) имеет место замещение параметров P и d , как это видно из рис. 7.

На нем изображено множество $M^{Pd}(0.169)$ пар параметров (P, d) , для которых в множестве $M_{\text{су}}$

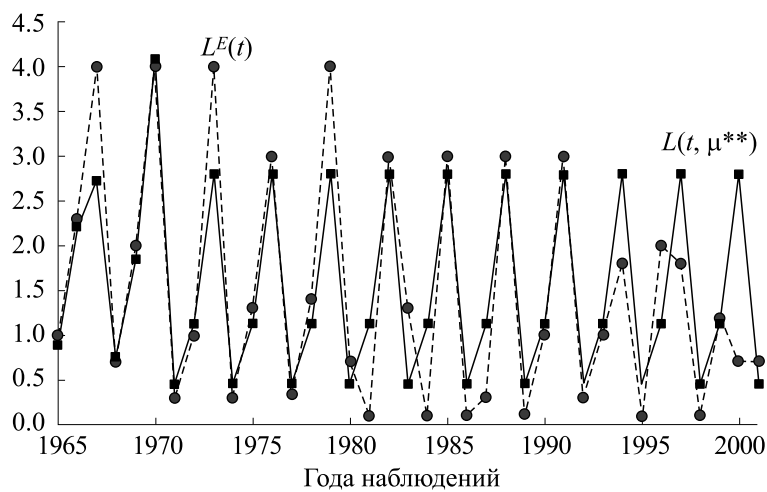


Рис. 6. Данные наблюдений $L^E(t)$ (круглые маркеры) и ряд модели $L(t, \mu^{**})$ (квадратные маркеры), откалиброванной сочетанием параметров μ^{**} с субминимальной ошибкой.

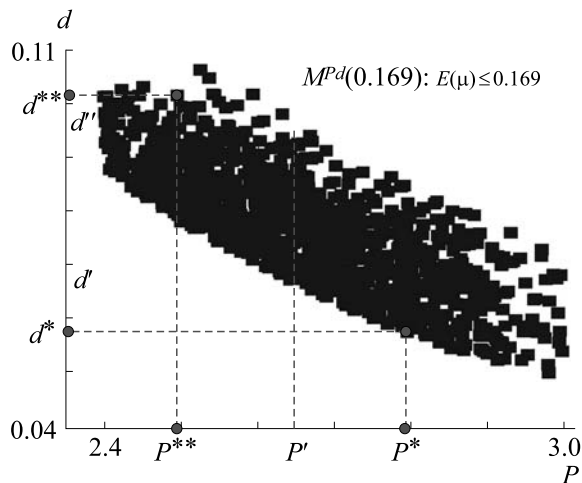


Рис. 7. Множество субоптимальных параметров $M^{Pd}(0.169)$, т.е. проекция графика функции ошибок $E(\mu) = E(P, d, r, L_{\max}, Y_0)$ в пространство (P, d) с ошибкой $E(\mu) \leq 0.169$.

существуют значения вектора параметров μ с ошибкой идентификации $E(\mu)$ не более 0.169 (в то время как минимум ошибки составляет 0.16632), где

$$M^{Pd}(E) = \{(P, d): (P, d, r, L_{\max}, Y_0) \in M, E(P, d, r, L_{\max}, Y_0) \leq E\}.$$

Такие множества в подходе [28–30] называются *множествами субоптимальных параметров*. Ясно, что при построении множества $M^{Pd}(0.169)$ можно вместо зондирования всей области возможных значений параметров M_∞ ограничиться множеством $M_{0.173}$, построенном на предыдущих этапах.

В приведенном на рис. 7 множестве $M^{Pd}(0.169)$ отличие по уровню ошибки от глобального минимума не превышает 0.002 (0.2%), при этом параметр P варьируется от 2.4 до 3.0, а параметр d — от 0.05 до 0.11. Между калибровочными параметрами P и d в этом случае имеется некоторая обратная связь — каждому значению P соответствует небольшой, смещающийся диапазон значений d (например, на рис. 7 для P' — между d' и d''). Этот диапазон смещается вниз с увеличением значения P . В таком случае для дальнейшей локализации этих параметров требуется внешняя *экспертная оценка* одного из этих параметров. В рассматриваемом случае это может быть следующее соображение. Как правило, данные наблюдений на минимуме численности популяции (вблизи ступеньки d) существенно занижены (зверьков отловить достаточно сложно). Поэтому среди различных решений задачи идентификации предпочтительно выбирать решения с большим значением d (вариант μ^{**} предпочесть варианту μ^*).

Итак, проведенный анализ позволяет в качестве решения задачи идентификации модели популяции леммингов полуострова Таймыр принять значения параметров $P^{**} = 2.49$, $d^{**} = 0.103$, $r^{**} = 3.82$, с интервальной оценкой $P = 2.5 \pm 0.5$, $d = 0.08 \pm 0.03$, при этом локализация параметра r является неустойчивой.

ИДЕНТИФИКАЦИЯ МОДЕЛИ ДЛЯ ПОПУЛЯЦИИ ЛЕММИНГОВ ТАЙМЫРА ПРИ ИЗМЕНЯЮЩЕМСЯ ВО ВРЕМЕНИ БИОТОПЕ

Мы подробно рассмотрели процесс калибровки модели на данных по конкретному территориальному биотопу для одного периода времени, на котором параметры окружающей среды были вы-

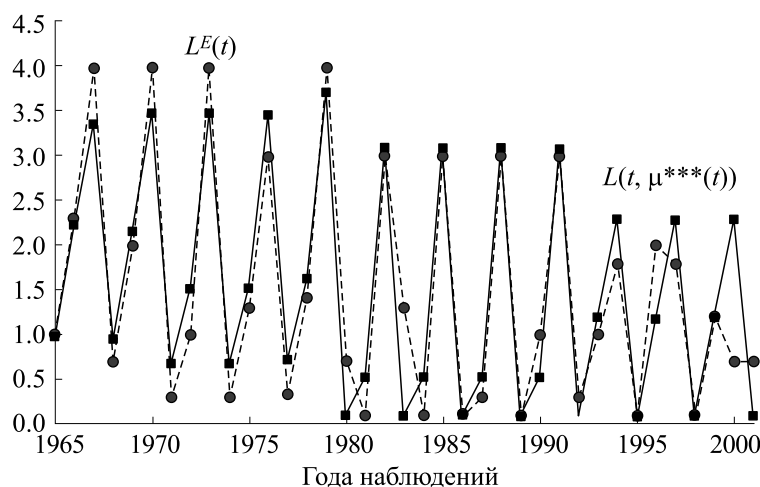


Рис. 8. Данные наблюдений $L^E(t)$ (круглые маркеры) и ряд модели $L(t, \mu^{***}(t))$ (квадратные маркеры), откалиброванной сочетанием параметров $\mu^{***}(t)$ с минимальной ошибкой.

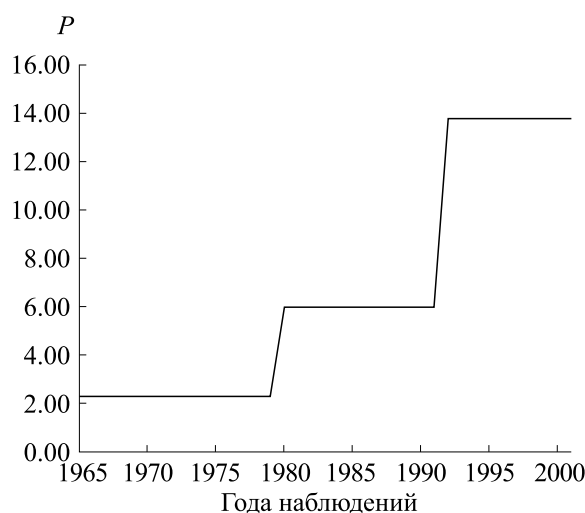


Рис. 9. Зависимость оптимального значения параметра P от времени.

браны постоянными. Вместе с тем результаты последних исследований популяций леммингов по всему миру [39] свидетельствуют об изменении характера колебаний численности, возможно в силу изменения климатических условий. Как уже было указано выше, рассматриваемый в настоящей статье период может быть достаточно надежно разделен на три этапа с весьма различным характером колебания численности. Приведенная выше технология может быть использована для калибровки автономной модели при допущении изменения одного или нескольких параметров окружающей среды. На рис. 8 приведен результат варьирования параметра P , определяющего скорость прироста популяции, обусловленного, в частности, климатическими показателями. Переключения этого параметра происходят в 1980 и 1992 годах (см. рис. 9).

Если говорить более подробно, в данном случае ошибка идентификации $E^{***} = 0.123$ (12.3%) при параметрах $P^{***}(t) = 2.28$ для $t < 1980$, $P^{***}(t) = 5.98$ для $t < 1992$, $P^{***}(t) = 13.8$ для $t > 1991$, $d^{***} = 0.0207$, $r^{***} = 2.12$, $L_{\max}^{***} = 4.17$, $Y_0^{***} = 0.756$. Таким образом, варьирование параметра P (прирост биомассы леммингов в благоприятный год) позволяет на 4% снизить ошибку идентификации и значительно качественно улучшить соответствие модели данным наблюдений. Интересно отметить, что полученное решение характеризуется монотонным увеличением этого параметра. Заметим, что согласно работе [37] повышение этого параметра коррелирует с повышением абсолютного максимума температуры в регионе. Более подробное рассмотрение этого вопроса выходит за рамки данной статьи.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мы подробно рассмотрели технологию идентификации автономной трехпараметрической модели популяции на данных достаточно высокого качества. Нелинейность и отсутствие непрерывности в рассматриваемом критерии минимума функции ошибок приводит к необходимости применения особых технологий метода множеств идентификации с изучением устойчивости и привлечением экспертных оценок в случае наличия замещения параметров на минимуме критерия ошибки. При этом оказалось возможным устойчиво локализовать только часть параметров модели. В случае данных с лагунами (отсутствием данных по ряду годов) или низкого качества (с большими ошибками наблюдений) решение может быть значительно более неустойчивым и плохо локализованным. В работах [26, 27] рассмотрены примеры идентификации популяций леммингов на данных по ряду территорий России, полученных в 1970-х годах непосредственно от охотоведов [36]. Рассмотрение этого вопроса выходит за рамки настоящей статьи, однако заметим, что и в этом случае удается достаточно хорошо локализовать параметр модели P , характеризующий прирост биомассы леммингов в благоприятный год. Этот результат, а также пример идентификации популяции на полуострове Таймыр, проведенный в настоящем исследовании, позволяет рассматривать вопрос о привязке параметров автономной динамической трехпараметрической модели популяции биотопа к территориальным климатическим характеристикам окружающей среды (см. работу [37]), что в свою очередь позволяет оценить влияние на популяцию климатических изменений, в том числе антропогенного характера, а также больших биосферных ритмов (см. работы [22, 23, 38]).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая работа не содержит описания исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. В. Вольтерра, *Математическая теория борьбы за существование* (Наука, М., 1976).
2. A. J. Lotka, *Elements of Physical Biology* (Williams and Wilkins, Baltimor, 1925).
3. P. Turchin, *Complex Population Dynamics: a Theoretical/empirical Synthesis* (Princeton University Press, Princeton, Oxford, 2003).
4. А. Н. Колмогоров, в сб. *Проблемы кибернетики* (Наука, М., 1972), вып. 25, сс. 100–106.
5. Г. Ю. Ризниченко и А. Б. Рубин, *Математические модели биологических продукционных процессов* (Изд-во МГУ, М., 1993).
6. Ю. М. Свиричев и Д. О. Логофет, *Устойчивость биологических сообществ* (Наука, М., 1978).
7. А. Д. Базыкин, *Математическая биофизика взаимодействующих популяций* (Наука, М., 1985).
8. С. В. Фомин и М. Б. Беркенблит, *Математические проблемы в биологии* (Наука, М., 1973).
9. В. А. Орлов, Д. А. Саранча и О. А. Шелепова, *Экология* **2**, 43 (1986).
10. F. A. Pitelka and G. O. Batzli, *Acta Theriol.* **52** (3), 323 (2007).
11. Ф. Б. Чернявский, *Природа*, № 10, 34 (2002).
12. О. Ф. Садыков и И. Е. Бененсон, *Динамика численности мелких млекопитающих: концепции, гипотезы, модели* (Наука, М., 1992).
13. T. Oksanen, L. Oksanen, J. Dahlgren, et al., *Evol. Ecol. Res.* **10**, 415 (2008).
14. В. Н. Глушков и Д. А. Саранча, *Автоматика и телемеханика* **2**, 94 (2013).
15. Д. А. Саранча, *Количественные методы в экологии. Биофизические аспекты и математическое моделирование* (МФТИ, М., 1996).
16. В. А. Костицын, *Эволюция атмосферы, биосферы и климата* (Наука, М., 1984).
17. Г. К. Каменев, Н. А. Лысенко, О. П. Люлякин и др., *Использование методов математического моделирования для анализа экологических объектов* (ВЦ РАН, М., 2015).
18. Э. В. Недоступов, Д. А. Саранча, Е. Н. Чигерев и др., *Докл. РАН* **430** (1), 23 (2010).
19. Н. В. Белотелов, И. В. Дмитриева и Д. А. Саранча, в сб. *Биомоделирование*, под ред. Ю. П. Иванилова (ВЦ РАН, М., 1993), сс. 111–154.
20. G. K. Kamenev, O. P. Lyulyakin, D. A. Sarancha, et al., *Russ. J. Numer. Anal. Math. Modelling* **31** (5), 253 (2016).
21. Yu. Pyashenko and W. Li, *Nonlocal bifurcations* (Amer. Math. Society, Providence, R.I., 1999).
22. Г. К. Каменев, *Труды Института системного анализа РАН* **68** (2), 26 (2018).
23. Г. К. Каменев, Д. А. Саранча и В. О. Поляновский, *Биофизика* **63** (4), 758 (2018).
24. Г. К. Каменев, *Математическое моделирование* **22** (9), 116 (2010).
25. Г. К. Каменев, *Метод исследования неопределенности, возникающей при идентификации параметров моделей* (ВЦ РАН, М., 2010).
26. Г. К. Каменев, в сб. *Труды отдела математического моделирования экономических систем ВЦ ФИЦ ИУ РАН*, под ред. И. Г. Поспелова (ФИЦ ИУ РАН, М., 2017), сс. 94–142. DOI: 10.13140/RG.2.2.33808.46086
27. Г. К. Каменев, в сб. *Труды IX Московской межд. конф. по исследованию операций (ORM2018)*, под ред. Ф. И. Ерешко (МАКС Пресс, М., 2018), т. 2, сс. 175–179.
28. Г. К. Каменев, *Докл. РАН* **359** (3), 319 (1998).
29. Г. К. Каменев, *Журн. вычисл. математики и мат. физики* **56** (11) 1872 (2016). DOI: 10.7868/S0044466916110089
30. Г. К. Каменев, *Мат. моделирование* **29** (8), 29 (2017).
31. Г. К. Каменев и Д. Л. Кондратьев, *Мат. моделирование* **4** (3), 105 (1992).
32. Г. К. Каменев, *Журн. вычисл. математики и мат. физики* **41** (11), 1751 (2001).
33. К. Шеннон, *Математическая теория связи (1948), приложение 7. В кн. К. Шеннон, Работы по теории информации и кибернетике* (ИЛ, М., 1963).
34. A. V. Lotov, V. A. Bushenkov, and G. K. Kamenev, *Interactive Decision Maps. Approximation and Visualization of Pareto Frontier* (Kluwer Acad. Publ., Boston, 2004).
35. Y. I. Kokorev and V. A. Kuksov, *Ornis Suecica* **12** (3), 139 (2002).
36. Л. М. Шиляева, *Частное сообщение* (ВНИИ Охотоведения и звероводства, Киров, 1978).
37. Г. К. Каменев, Д. А. Саранча и В. О. Поляновский, в сб. *Моделирование коэволюции природы и общества: проблемы и опыт. К 100-летию со дня рождения академика Н. Н. Моисеева*, под ред. И. Г. Поспелова (ФИЦ ИУ РАН, М., 2017), сс. 327–335.
38. Г. К. Каменев, в сб. *Моделирование коэволюции природы и общества: проблемы и опыт. К 100-летию со дня рождения академика Н. Н. Моисеева*, под ред. И. Г. Поспелова (ФИЦ ИУ РАН, М., 2017), сс. 315–326.
39. D. Ehrlich, N. M. Schmidt, G. Gauthier, et al., *J. Human Environ.* **49**, 786 (2020). DOI: 10.1007/s13280-019-01198-7

On Calibration of an Autonomous Model of Tundra Biological Population of Lemmings

G.K. Kamenev*, **D.A. Sarancha***, and V.O. Polyanovsky**

**Dorodnicyn Computing Centre, Russian Academy of Sciences, ul. Vavilova 44/2, Moscow, 119333 Russia*

***Engelhardt Institute of Molecular Biology, Russian Academy of Sciences, ul. Vavilova 32, Moscow, 119991 Russia*

The paper presents an autonomous model of the biological population of lemmings of a phenomenological type, designed in complex studies of tundra communities. In the model, the dynamics of a population is described through a difference equation relating the population in two neighboring years that depends on three parameters of the biological and ecological genesis. The combination of parameter values included in the equation under consideration determines a class of one-dimensional unimodal mappings of a dynamical system in which the bifurcation properties, asymptotics, and stability of trajectories were analytically and numerically studied. In this paper the main focus is made on model identification criterion. The method of identification sets is proposed to be used for calibration of the model. The identification sets method is based on the approximation and visualization of small-dimensional projections of a multidimensional graph of the error function given in the space of three environmental and two population parameters. This paper describes a case study of model identification using data on the tundra lemming population on the Taimyr Peninsula. It is shown that in this case two biological and ecological parameters allow for stable location distribution.

Keywords: biological population, discrete mapping, population dynamics, cyclicity, stability, identification sets method