

УДК: 519.711.1, 591.555.42

О моделировании преодоления водной преграды *Rangifer tarandus* L.

Н. В. Малыгина^{1,a}, П. Г. Сурков^{1,2,b}

¹Уральский федеральный университет,

Россия, 620002, г. Екатеринбург, ул. Мира, д. 19

²Институт математики и механики им. Н. Н. Красовского УрО РАН,

Россия, 620990, г. Екатеринбург, ул. С. Ковалевской, д. 16

E-mail: ^a adelaviza@gmail.com, ^b spg@imm.uran.ru

Получено 31.01.2019, после доработки — 06.08.2019.

Принято к публикации 09.08.2019.

Видоспецифическими поведенческими признаками дикого северного оленя *Rangifer tarandus* L. традиционно признаны сезонные миграции и стадный инстинкт. В период миграций эти животные вынуждены преодолевать водные преграды. Особенности поведения рассматриваются как результат процесса селекции, когда среди множества стратегий выбрана единственно эволюционно-стабильная, определяющая репродукцию и биологическую выживаемость дикого северного оленя как вида. Ввиду эскалации промышленного освоения Арктики в настоящее время естественные процессы в популяциях диких северных оленей таймырской популяции происходят на фоне увеличения влияния негативных факторов, поэтому естественно возникла необходимость выявления этологических особенностей этих животных. В настоящей работе представлены результаты применения классических методов теории оптимального управления и дифференциальных игр к исследованию миграционных этограмм диких северных оленей при преодолении водных преград, в том числе крупных рек. На основе этологических особенностей этих животных и форм поведения стадо представляется в качестве управляемой динамической системы. Также оно делится на два класса особей: вожак и остальное стадо, для которых строятся свои модели, описывающие траектории их движения. В основу моделей закладываются гипотезы, представляющие собой математическую формализацию некоторых схем поведения животных. Данный подход позволил найти траекторию важенки с использованием методов теории оптимального управления, а при построении траекторий остальных особей — применить принцип управления с поводырем. Апробация полученных результатов, которые могут быть использованы в формировании общей «платформы» для систематического построения моделей адаптивного поведения и в качестве задела для фундаментальных разработок моделей когнитивной эволюции, проводится численно на модельном примере, использующем данные наблюдений на реке Верхняя Таймыра.

Ключевые слова: дикий северный олень, миграции, математическое моделирование, динамическая система, управление

UDC: 519.711.1, 591.555.42

On the modeling of water obstacles overcoming by *Rangifer tarandus* L.

N. V. Malygina^{1,a}, P. G. Surkov^{1,2,b}

¹Ural Federal University,

19 Mira st., Ekaterinburg, 620002, Russia

²Krasovskii Institute of Mathematics and Mechanics UB RAS,

16 S. Kovalevskaya st., Ekaterinburg, 620990, Russia

E-mail: ^a adelaviza@gmail.com, ^b spg@imm.uran.ru

Received 31.01.2019, after completion — 06.08.2019.

Accepted for publication 09.08.2019.

Seasonal migrations and herd instinct are traditionally recognized as wild reindeer (*Rangifer tarandus* L.) species-specific behavioral signs. These animals are forced to overcome water obstacles during the migrations. Behaviour peculiarities are considered as the result of the selection process, which has chosen among the sets of strategies, as the only evolutionarily stable one, determining the reproduction and biological survival of wild reindeer as a species. Natural processes in the Taimyr population wild reindeer are currently occurring against the background of an increase in the influence of negative factors due to the escalation of the industrial development of the Arctic. That is why the need to identify the ethological features of these animals completely arose. This paper presents the results of applying the classical methods of the theory of optimal control and differential games to the wild reindeer study of the migration patterns in overcoming water barriers, including major rivers. Based on these animals' ethological features and behavior forms, the herd is presented as a controlled dynamic system, which presents also two classes of individuals: the leader and the rest of the herd, for which their models, describing the trajectories of their movement, are constructed. The models are based on hypotheses, which are the mathematical formalization of some animal behavior patterns. This approach made it possible to find the trajectory of the important one using the methods of the optimal control theory, and in constructing the trajectories of other individuals, apply the principle of control with a guide. Approbation of the obtained results, which can be used in the formation of a common "platform" for the adaptive behavior models systematic construction and as a reserve for the cognitive evolution models fundamental development, is numerically carried out using a model example with observational data on the Werchnyaya Taimyra River.

Keywords: wild reindeer, migration, mathematical modeling, dynamical system, control

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2019, vol. 11, no. 5, pp. 895–910 (Russian).

1. Введение

Одной из актуальных задач популяционной экологии в настоящее время является моделирование динамики поведения особей на основе их этологических характеристик. Особый интерес представляют моделирование стадного и территориального поведения животных и выявление эффектов подвижности особей на выделенном участке. Настоящее исследование характера возможных решений основано на описании поведенческого сценария реальной популяции при преодолении водной преграды как динамики значений поведенческих данных. Такой подход к изучению поведения диких северных оленей является новым и не представлен в научных работах. Известно, что самый тщательно выполненный традиционный визуальный анализ зачастую сопряжен с техническими сложностями и не лишен субъективности восприятия. Поэтому наша задача заключается в построении модели для создания возможности управления сценариями развития популяционных систем на примере рассмотрения динамики значений поведенческих данных дикого северного оленя *Rangifer tarandus* L. на рубеже «берег–река–берег». Данный этап моделирования необходим для использования его в качестве основы для создания компьютерной модели изменения поведения животных при возникновении антропогенного воздействия. Подобные модели могут представлять большой практический интерес, в частности, при анализе возрастающих антропогенных нагрузок.

Дикие северные олени — типично стадные животные, т. е. представляющие высокоинтегрированные надорганизменные системы, которые по размерам и численности могут быть крупными агрегациями (15 000–20 000 голов). Авангардную позицию в стаде занимает вожак. Согласно нашим наблюдениям и материалам других исследователей обычно вожаком бывает старая важенка, которая следует миграционными тропами, использование которых оказалось успешным в предыдущие годы и которые закреплены в стратегии освоения территории дикими северными оленями в период миграций. Под термином «важенка» понимается особь женского пола старше трех лет. При этом молодые особи могут «учиться», следуя за более опытными животными [Nicholson et al., 2016; Duquette, 1988]. По гендерной структуре стада различаются согласно периоду общемиграционного потока: весной первыми идут беременные самки с телятами прошлого года, затем к миграционному потоку подключаются самцы, осенью начинают движение самцы, участвующие в гоне, затем идут самки с телятами-сеголетками. Подобная структура миграционного потока показана в многочисленных работах зарубежных авторов, в частности для центрального арктического стада США [Nicholson et al., 2016; Duquette, 1988]. При любой структуре стада и, соответственно, разных биофизических показателей (различие в весе, интерьерных признаках, физиологическом состоянии) общеусредненные характеристики перемещения стада через акваторию не меняются. Поведенческая доминанта в период миграций — движение, при строго мотивированном характере и сроках миграции (климатическое обоснование) [Le Cotte et al., 2017; Маклаков, Малыгина, 2018], любая акватория на пути следования является преградой естественного происхождения, преодоление которой должно максимально поддержать заданный поведенческий стереотип, т. е. минимизировать энергетические затраты и потери времени.

Постоянные переходы через акватории, расположенные на миграционных тропах, закрепили у диких северных оленей определенные образцы и этограммы движения. Характерным поведенческим признаком при пересечении акватории является стремление животных сохранить постоянную, из года в год закрепленную пространственную конфигурацию стада как наиболее оптимальную для сохранения сезонной поведенческой доминанты. Это, по всей видимости, является одной из адаптивно-популяционных форм диких северных оленей, которые можно рассматривать как результат процесса селекции, единственно эволюционно стабильный, выбранный среди множеств стратегий.

Активное промышленное освоение Арктики приводит к тому, что в настоящее время естественные процессы в популяциях диких северных оленей таймырской популяции происходят

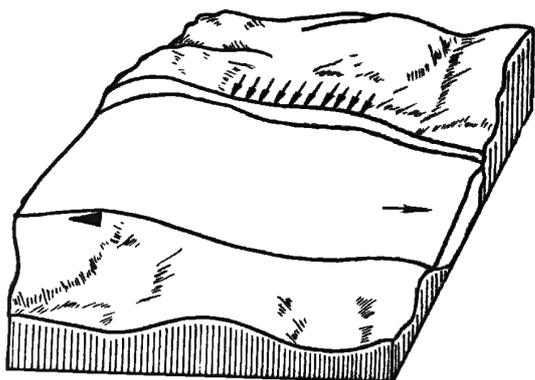


Рис. 1. Расположение стада вдоль берега

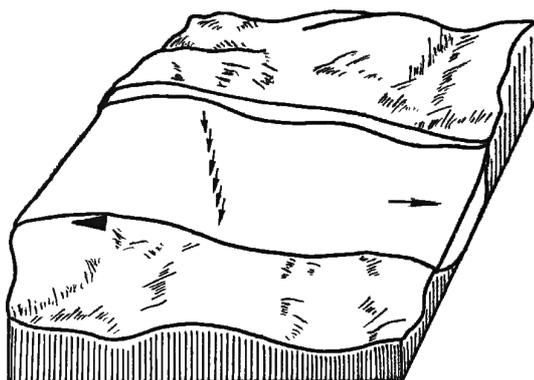


Рис. 2. Движение стада на воде

на фоне увеличения влияния негативных факторов: техногенных, пирогенных, зоогенных. Выявление особенностей поведения этих животных как процесса приспособления вида к меняющимся условиям обитания предполагает изучение миграционных этограмм, в которые входит преодоление водных преград, в том числе крупных рек [Линейцев, 1983; Савельев, 1977; Малыгина, 2000]. За годы эволюции сформировался определенный тип поведения, основанный на стадном инстинкте, являющимся видоспецифическим признаком этих животных [Малыгина, 2013; Панов, 1983; Bauer, Hoye, 2014].

По результатам аэровизуальных и наземных наблюдений в период с 1984 по 2011 г. за характеристиками поведенческого стереотипа в период миграций дикого северного оленя на территории Восточного Таймыра [Malygina, 1997] составлены этограммы хроно-хоросных траекторий и конфигураций при преодолении водных преград, в частности реки Верхняя Таймыра, проведен анализ архитектур и принципов функционирования как адаптивных видо-специфических характеристик, позволяющих диким северным оленям жить и действовать в переменной внешней среде [Nicholson et al., 2016; Rosenthal et al., 2015].

Эти материалы были взяты за основу при построении математической модели группового преодоления водной преграды *Rangifer tarandus* L. [Малыгина, Сурков, 2018]. Под моделью мы понимаем результат абстрагирования при исследовании моделируемого объекта, с выделением наиболее существенных его свойств и характеристик, т. е. рассмотрение некоторой идеализации объекта. Предложенная модель заключается в представлении особей стада в качестве конфликтно-управляемой динамической системы [Krasovskii, Subbotin, 1988]. Формально мы делим его на два класса особей — вожак и остальное стадо, — для которых строятся свои законы управления, описывающие траектории их движения [Couzin et al., 2005; Torney et al., 2018]. При анализе каждой из подмоделей используются классические методы теории оптимального управления и дифференциальных игр. Так, например, траектория важеньки находится с использованием методов теории оптимального управления [Pontryagin et al., 1964]. Построение траектории каждой особи из остального стада производится с помощью принципа управления с поводырём [Krasovskii, Subbotin, 1988], в качестве которого выбирается траектория важеньки, в сочетании с управлением преследования. Полученное численное решение анализируется на наличие важного качественного признака: осуществления специфически выраженных вертикальных миграций, являясь при этом биологически реалистичным алгоритмом. В рассмотренных модельных примерах используются данные наблюдений на реке Верхняя Таймыра.

Результаты работы могут быть применены: в формировании общей платформы для систематического построения моделей адаптивного поведения, что является отработкой подхода к конструированию искусственных (в виде компьютерных программ или роботов) организмов, способных взаимодействовать с внешней средой; как задел для фундаментальных разработок

моделей когнитивной эволюции; для совершенствования методики охоты на дикого северного оленя [Размахин, Павлов, 1986; Сыроечковский, 1986] в целях увеличения экономической выгоды использования популяции при одновременной минимизации негативного влияния на ее численность.

2. Математические модели

Траектория движения животных определяется множеством факторов и зависит от биологических свойств организма и среды обитания. На основании наблюдений мы проводим математическую формализацию внешней среды, а также некоторых аспектов в поведении животных и влияющих на них факторов, которые мы считаем основными. Вопросами движения группы животных занимались многие авторы, см., например, работу [Berdahl et al., 2018] и библиографию в ней.

2.1. Модель движения важенки

Для описания движения важенки введем координатные оси: x_1 направлена перпендикулярно берегам реки, x_2 — вдоль берега. Если река имеет ширину l , то ее берега — это значения $x_1 = 0$ и $x_1 = l$. Пусть важенка может плыть с постоянной скоростью ρ и менять угол u направления вектора движения (управляющий параметр), при этом положим скорость течения реки постоянной и равной ξ_0 (внешнее возмущение). Данное предположение о скорости течения реки позволяет значительно упростить выкладки и обусловлено еще тем, что наблюдения проводились на нешироком участке реки, на котором значение скорости течения мало зависело от расстояния до берега. Также некоторая усредненная скорость реки — это информация, которую получает важенка на берегу, и важенка принимает решение о входе в воду. В данном исследовании нас интересует положение биологического объекта в пространстве, поэтому его можно заменить материальной точкой, уравнения движения которой запишем в виде

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= -\rho \cos u, \\ \dot{x}_2 &= \rho \sin u + \xi_0. \end{aligned} \quad (1)$$

Управление u имеет ограничение $|u| \leq \pi/2$. Схематичное изображение траектории движения важенки на реке представлено на рис. 3.

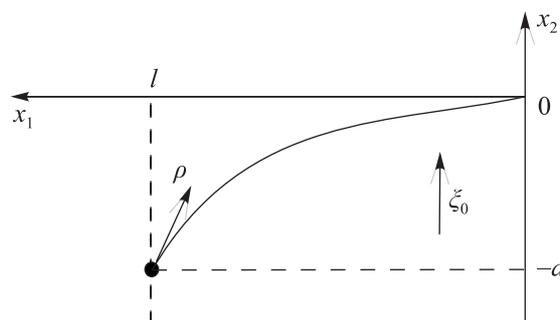


Рис. 3. Траектория движения важенки: l — ширина реки, a — выход тропы к реке, ρ — скорость особи в воде, ξ_0 — скорость течения реки

Поскольку движение в водной среде требует больших энергозатрат по сравнению с движением по земле [Fish, 1993] и при возможности выбора оленя выбирают путь по суше [Leblond et al., 2016], то мы предполагаем следующее (см. гипотезу 1).

Гипотеза 1. После входа в воду важенка стремится как можно скорее переплыть реку и выйти на тропу.

Поэтому функционал качества управления выбираем согласно задаче быстрогодействия в виде

$$J = \int_0^T dt \rightarrow \min.$$

Принимая во внимание то, что важенка является старой и опытной [Малыгина, 2005], считаем следующее (см. гипотезу 2).

Гипотеза 2. Траектория ее движения будет оптимальной для функционала J .

Таким образом, стоит задача (P): найти оптимальное по быстроддействию управление, траекторию и время T , затрачиваемое на переход из положения $x_1(0) = l$, $x_2(0) = -a$ (выход тропы к реке) в положение $x_1(T) = 0$, $x_2(T) = 0$ (на противоположном берегу), т. е. для модели объекта управления (1) имеем задачу Лагранжа [Пантелеев, Бортакровский, 2003].

Теорема. Пусть для скоростей переплытия и течения реки выполнено соотношение

$$\rho \geq \frac{\xi_0 l}{\sqrt{a^2 + l^2}}. \quad (2)$$

Тогда решением задачи (P) будет оптимальное управление

$$u^*(t) \equiv \frac{c_2 \operatorname{sign} c_1}{\sqrt{c_1^2 + c_2^2}}, \quad t \in [0, T], \quad (3)$$

и оптимальные траектории

$$x_1(t) = -\frac{\rho c_1 \operatorname{sign} c_1}{\sqrt{c_1^2 + c_2^2}} t + l, \quad x_2(t) = \left(-\frac{\rho c_2}{\sqrt{c_1^2 + c_2^2}} + \xi_0 \right) t - a, \quad t \in [0, T], \quad (4)$$

где постоянные c_1 и c_2 определяются соотношениями

$$c_1 = \frac{-lT}{l^2 \pm |\xi_0 T - a|}, \quad c_2 = \frac{\pm |\xi_0 T - a| T}{l^2 \pm |\xi_0 T - a|}, \quad (5)$$

а время перехода T вычисляется по формуле

$$T = \begin{cases} \frac{a\xi_0 + \sqrt{\rho^2 a^2 + l^2(\rho^2 - \xi_0^2)}}{\xi_0^2 - \rho^2}, & \frac{\xi_0 l}{\sqrt{a^2 + l^2}} \leq \rho < \xi_0, \\ \frac{a^2 + l^2}{2a\xi_0}, & \rho = \xi_0, \\ \frac{a\xi_0 - \sqrt{\rho^2 a^2 + l^2(\rho^2 - \xi_0^2)}}{\xi_0^2 - \rho^2}, & \xi_0 < \rho. \end{cases} \quad (6)$$

Доказательство. Для решения задачи (P) будем использовать принцип максимума Понтрягина. Составляем гамильтониан

$$H(t, \psi, \mathbf{x}, u) = -\psi_1 \rho \cos u + \psi_2 (\rho \sin u + \xi_0) - 1.$$

Находим условный максимум гамильтониана по управлению

$$u^* = \arg \max_{|u| \leq \pi/2} H(t, \psi(t), \mathbf{x}(t), u),$$

для этого вычислим

$$\frac{\partial H}{\partial u} = \psi_1(t)\rho \sin u + \psi_2(t)\rho \cos u = 0,$$

откуда получаем

$$u^*(t) = -\arcsin \frac{\psi_2(t)}{\sqrt{\psi_1^2(t) + \psi_2^2(t)}}, \quad t \in [0, T].$$

Используя последнее выражение, выписываем канонические уравнения принципа максимума:

$$\begin{aligned} \dot{x}_1(t) &= -\frac{\rho\psi_1(t)\text{sign } \psi_1(t)}{\sqrt{\psi_1^2(t) + \psi_2^2(t)}}, & x_1(0) &= l, & x_1(T) &= 0, \\ \dot{x}_2(t) &= -\frac{\rho\psi_2(t)}{\sqrt{\psi_1^2(t) + \psi_2^2(t)}} + \xi_0, & x_2(0) &= a, & x_2(T) &= 0, \\ \dot{\psi}_1(t) &= -\frac{\partial H(t, \psi(t), x(t), u^*(t))}{\partial x_1} = 0, \\ \dot{\psi}_2(t) &= -\frac{\partial H(t, \psi(t), x(t), u^*(t))}{\partial x_2} = 0. \end{aligned}$$

Из условия трансверсальности находим

$$H(T, \psi(T), \mathbf{x}(T), u^*(T)) = 0. \tag{7}$$

В результате получаем двухточечную краевую задачу:

$$\begin{aligned} \dot{x}_1(t) &= -\frac{\rho\psi_1(t)\text{sign } \psi_1(t)}{\sqrt{\psi_1^2(t) + \psi_2^2(t)}}, & x_1(0) &= l, & x_1(T) &= 0, \\ \dot{x}_2(t) &= -\frac{\rho\psi_2(t)}{\sqrt{\psi_1^2(t) + \psi_2^2(t)}} + \xi_0, & x_2(0) &= -a, & x_2(T) &= 0, \\ \dot{\psi}_1(t) &= 0, & H(T, \psi(T), x(T), u^*(T)) &= 0, \\ \dot{\psi}_2(t) &= 0. \end{aligned} \tag{8}$$

Решая уравнения для вспомогательных переменных, находим

$$\psi_1(t) = c_1, \quad \psi_2(t) = c_2$$

и тождество (3). Учитывая последние формулы в (8), имеем

$$x_1(t) = -\frac{\rho c_1 \text{sign } c_1}{\sqrt{c_1^2 + c_2^2}} t + d_1, \quad x_2(t) = \left(-\frac{\rho c_2}{\sqrt{c_1^2 + c_2^2}} + \xi_0 \right) t + d_2.$$

Начальные условия на x_1 и x_2 краевой задачи (8) дают

$$d_1 = l, \quad d_2 = -a,$$

что приводит к формулам (4). Используя значения $x_1(T)$ и $x_2(T)$ в совокупности с условием (7), получаем систему

$$\begin{aligned} \frac{\rho c_1 \operatorname{sign} c_1}{\sqrt{c_1^2 + c_2^2}} T &= l, \\ \left(-\frac{\rho c_2}{\sqrt{c_1^2 + c_2^2}} + \xi_0 \right) T - a &= 0, \\ -c_1 \rho \frac{c_1 \operatorname{sign} c_1}{\sqrt{c_1^2 + c_2^2}} + c_2 \left(-\frac{\rho c_2}{\sqrt{c_1^2 + c_2^2}} + \xi_0 \right) - 1 &= 0, \end{aligned}$$

решения которой определяются выражениями (5) и (6). Теорема доказана. \square

ЗАМЕЧАНИЕ 1. Полученная в теореме траектория может свидетельствовать о наличии у важеньки ориентира на противоположном берегу, отличного от тропы, в направлении которого она движется на воде.

ЗАМЕЧАНИЕ 2. Условие (2) для задачи (P) с системой (1) в данном случае носит скорее технический характер. Это соотношение обеспечивает существование возможности при выходе из одной точки берега достичь другую точку на противоположном берегу. Данное условие обретает биофизический смысл при рассмотрении более сложной модели, учитывающей изменение во времени скорости особи, зависимость скорости течения реки от расстояния до берега и наличие у тропы ширины до 10 м. Подобное развитие модели предполагается нами в будущих исследованиях.

2.2. Модель движения остального стада

Пусть остальное стадо состоит из K особей, занумерованных по порядку входа в воду, и движение каждой описывается уравнениями

$$\begin{aligned} \dot{x}_1^k &= -\rho u_1^k, \\ \dot{x}_2^k &= \rho u_2^k + \xi_0, \quad k = 1, \dots, K. \end{aligned} \quad (9)$$

Гипотеза 3. *Особи из стада стремятся двигаться в направлении идущего впереди.*

Будем предполагать, что управление строится по принципу экстремального прицеливания Н. Н. Красовского [Krasovskii, Subbotin, 1988]. Подобные задачи управления в реальном времени решались в [Кряжмский, Максимов, 2013; Сурков, 2016]. Алгоритм их решения заключается в следующем [Osipov, Klyazhinskii, 1995]. Фиксируем семейство разбиений конечного промежутка времени $[0, T]$ контрольными моментами времени $\tau_{h,i}$:

$$\Delta_k = \{\tau_i^k\}_{i=1}^m, \quad \tau_0^k = 0, \quad \tau_m^k = T, \quad \tau_{i+1}^k = \tau_i^k + \delta.$$

Работа алгоритма разбивается на $m-1$ однотипных шагов. В течение i -го шага, осуществляемого на промежутке времени $[\tau_i, \tau_{i+1})$, выполняются следующие операции. В момент времени τ_i вычисляется элемент

$$v_i = \arg \min \{2(x^{k-1}(\tau_i - r) - x^k(\tau_i), \rho w) + \alpha |w|^2 : w \in P\},$$

определяющий управление на отрезке $[\tau_i, \tau_{i+1})$. Здесь r — запаздывание при входе в воду, равное 3 с [Малыгина, 2005], α — малый положительный параметр, множество $P = [-1, 1]$. Под действием этого управления уравнение (9) переходит из состояния $x(\tau_i) = x(\tau_i; \tau_{i-1}, x(\tau_{i-1}), v_{i-1})$ в состояние $x(\tau_{i+1})$. Работа алгоритма заканчивается в момент времени T .

2.3. Упрощенная модель движения стада

В случае отсутствия опасности можно предложить упрощенную модель преодоления стадом реки, в которой каждая особь придерживается направления движения к противоположному берегу, не меняя его. Ее движение будет описываться системой

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= -\rho, \\ \dot{x}_2 &= \xi(x_1). \end{aligned} \quad (10)$$

Здесь $x = (x_1, x_2)^\top$, скорость течения реки (ввиду простоты модели) можно взять приближенной к реальности, т. е. имеющей параболическую зависимость от расстояния от берега $\xi(x_1) = \xi_0 - 4\xi_0(x_1 - l/2)^2/l^2$. Около берегов она равно нулю и принимает максимальное значение ξ_0 на середине реки.

Интегрируя уравнения системы (10) с начальными данными $x_1(0) = l$, $x_2(0) = -a$, имеем следующие траектории:

$$x_1(t) = -\rho t + l, \quad x_2(t) = \xi_0 t + \frac{4\xi_0 \left(\frac{l}{2} - \rho t\right)^3}{3\rho l^2} - \frac{\xi_0 l}{6\rho} - a.$$

Время пересечения реки $T = l/\rho$. В данном случае правый конец траектории не фиксирован и определяется только скоростью течения реки.

3. Численные эксперименты

Проведем численный расчет положения особей стада во время преодоления реки. Моделирование проводилось в системе Wolfram Mathematica.

3.1. Случай отсутствия внешнего воздействия

Параметры систем (1) и (10) выбираем согласно проведенным наблюдениям в Восточном Таймыре (река Верхняя Таймыра, 72.18 с. ш., 103.00 в. д.). Скорость течения реки на участках наблюдений $\xi_0 = 1.6$ м/с, скорость движения животного в воде $-\rho = 1.8$ м/с [Пармузин, 1964], время ожидания при входе в воду $r = 3$ с, выход тропы к реке $a = 10$ м и длина реки $l = 200$ м.

Результаты моделирования представлены на рис. 4, где в качестве модели взяты (1) и (9), и на рис. 5 с моделью в виде упрощенной системы (10).

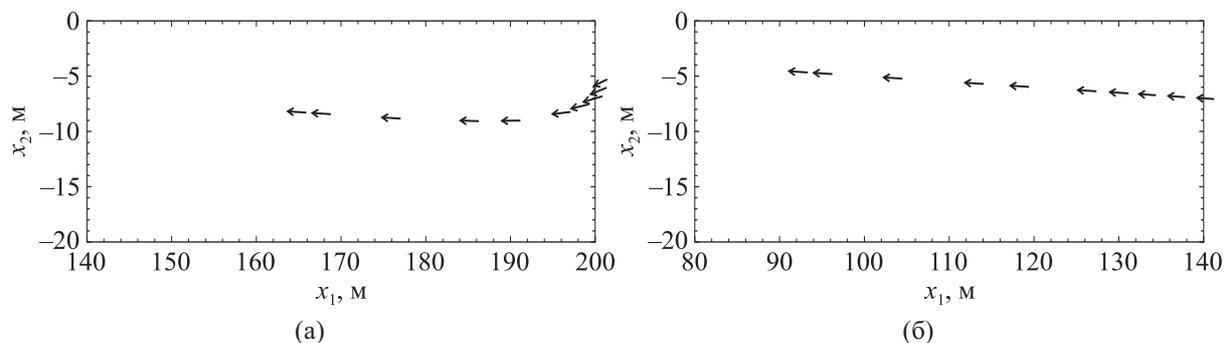


Рис. 4. Положение стада из 10 особей для моделей (1) и (9): (а) на 200 с; (б) на 600 с

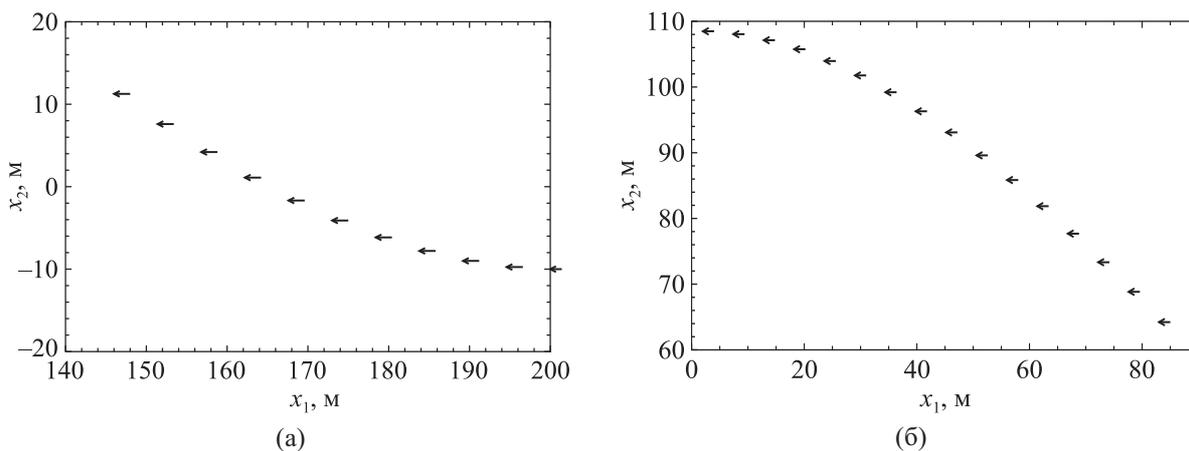


Рис. 5. Положение стада из 15 особей для модели (10): (а) на 150 с; (б) на 550 с

3.2. Случай наличия внешнего воздействия

Пусть движение особей описывается системами (1) и (9) с параметрами из предыдущего пункта.

Случай 1. В отсутствие фактора беспокойства стадо начинает вход в воду, его положение на 140 с представлено на рис. 6. В этот момент три особи исчезают (рис. 6, б), например, в процессе охоты.

Дальнейшее движение стада отражено на рис. 7.

Случай 2. Предложенная модель позволяет численно продемонстрировать действие внешнего воздействия на переплывающее стадо, один из видов которого (например, лодка) представлен на рис. 8.

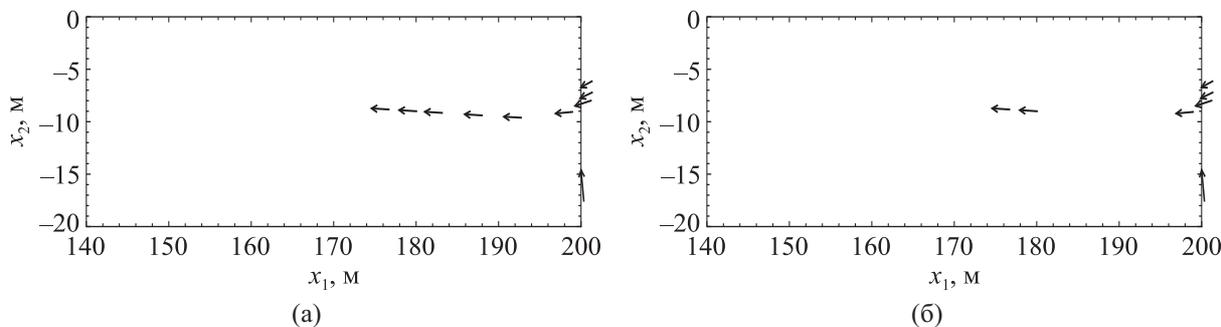


Рис. 6. Положение стада на 140 с: (а) до момента отстрела; (б) после момента отстрела

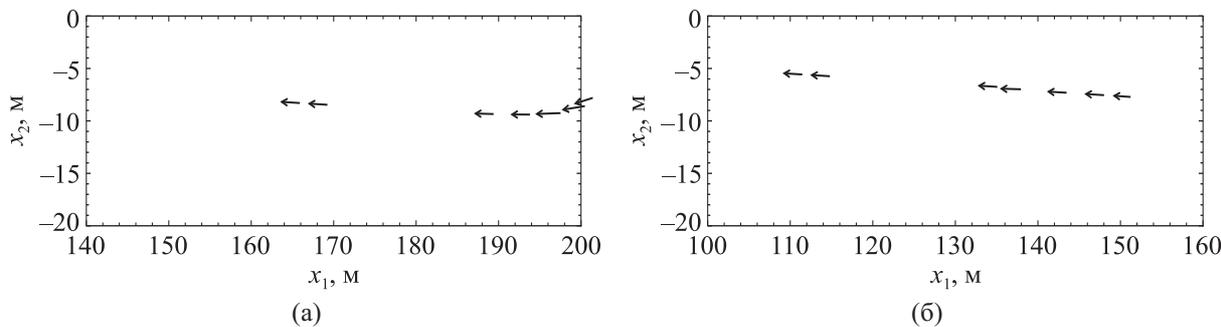


Рис. 7. Положение стада: (а) на 200 с; (б) на 500 с

Особь стада входят в воду и преодолевают реку. Их положение на 150 с и 600 с представлено на рис. 9. В момент времени $t = 600$ с мгновенное внешнее воздействие смещает часть особей, как показано на рис. 10, а. Дальнейшие положения особей на 601 с и 700 с приведены на рис. 10, б и рис. 10, в соответственно.

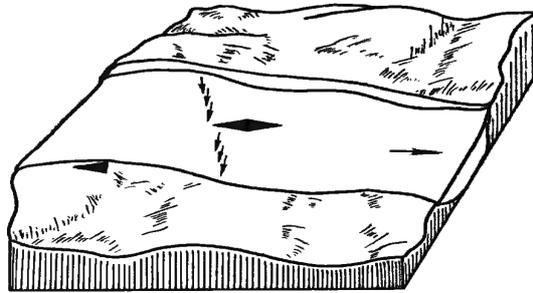


Рис. 8. Разбивка стада на два фрагмента и продолжение хода по стереотипу

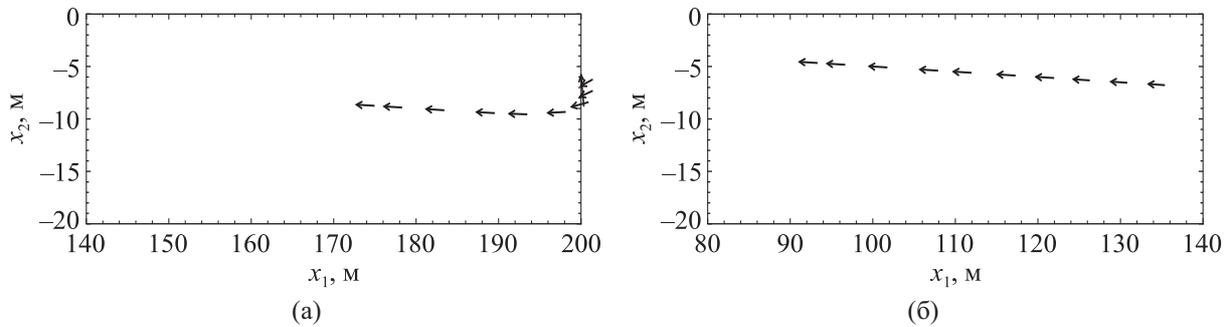


Рис. 9. Положение стада: (а) на 150 с; (б) на 600 с

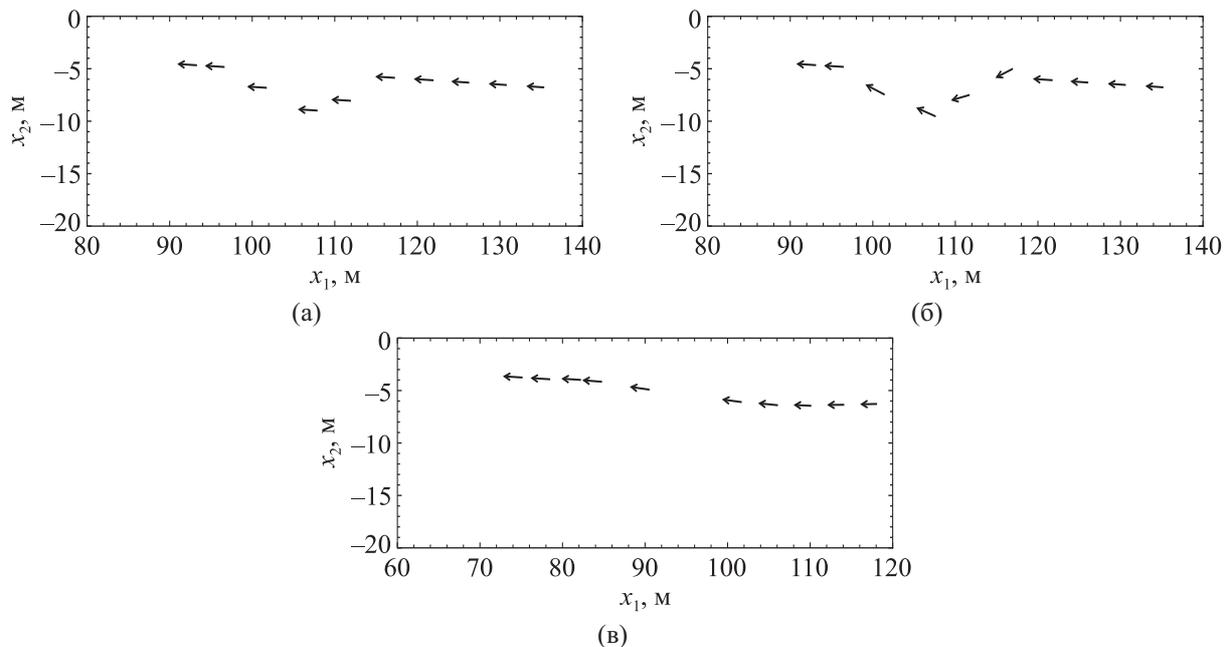


Рис. 10. Положение стада: (а) на 600 с в результате внешнего воздействия; (б) на 601 с воздействие прекратилось; (в) на 700 с

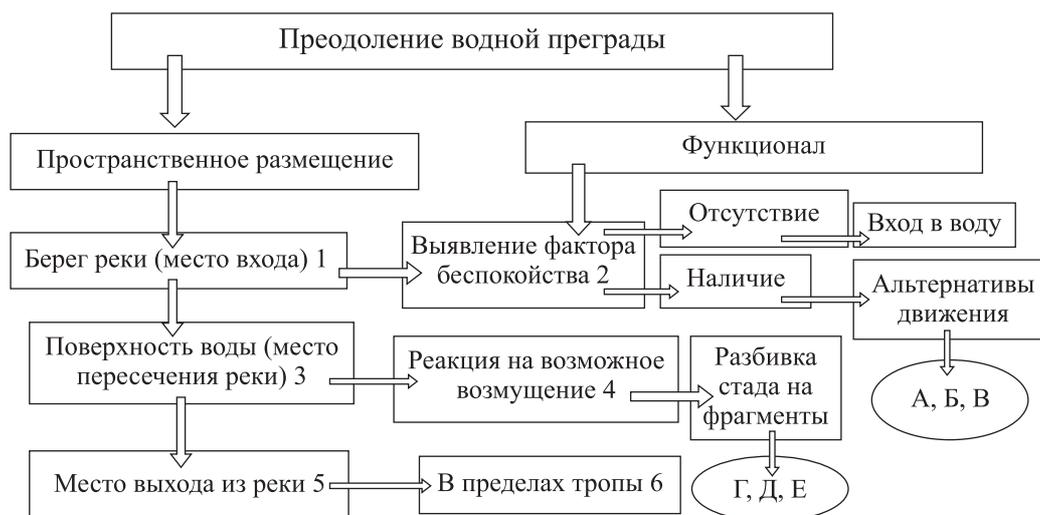


Рис. 11. Блок-схема экотона

4. Обсуждение

Все раздражители, действующие на оленей на водных переправах, можно условно разделить на две категории: первичные и вторичные. Первичные раздражители оказывают воздействие на животных в момент их выхода на берег. Стадо образует шеренгу вдоль реки (1). Здесь и далее: нумерация по блок-схеме рис. 11, в позиции выявления фактора беспокойства (2). Альтернативы движения: а) если направление ветра противоположно ходу животных, то запах человека (костра, пороха, бензина) и, в меньшей степени, звуки (голос, щелчки, треск) могут испугать животных, и они сразу же повернут обратно по наземной тропе, причем вожак первым начинает обратный ход, вслед идет все стадо, снова преобразовав шеренгу в цепочку; б) если направление ветра совпадает с направлением движения животных, то стадо может находиться на берегу достаточно долго, ожидая изменения направления ветра; в) если фактор беспокойства не выявлен, то первым в воду входит вожак (обычно это старая важенька). Стадо выстраивается цепочкой и плывет к противоположному берегу. Телята очень часто плывут, положив голову на круп матери. При появлении раздражителя (некоторого возмущения) вожаком выбирается альтернатива движения (3, 4). Выбор зависит от точки нахождения вожака на водной поверхности: г) вожак достиг половины пути (в приближенном варианте) — цепочка зверей распадается на небольшие фрагменты в точке внешнего воздействия на стадо, каждый из них плывет и стремится следовать тому же маршруту, что и в начале переправы, при этом в качестве фрагмента может быть одиночная особь (рис. 8); д) вожак не достиг половины пути — стадо плывет к месту входа в реку по траектории «петля иерархии»: первым разворачивается вожак, вслед за ним, цепочкой, — все стадо; е) стадо (вожак) не реагирует на действие раздражителя, это означает, что он слишком слабый как фактор беспокойства. При достижении противоположного берега стадо выходит на берег в заданной конфигурации.

Приведенная в работе модель аналитически описывает движение стада диких северных оленей в отсутствие внешнего возмущения. При численном моделировании все виды пространственных размещений (1, 3, 5) были получены. Более того, введение возмущений в модель при компьютерном эксперименте позволило смоделировать ситуацию выбора альтернатив (4). Характер полученных результатов полностью подтверждается натурными наблюдениями, за исключением обнаруженного в действительности сокращения больших разрывов в цепочке (рис. 7, а, б), что свидетельствует об увеличении скорости переплывания оставшимися особями. Основываясь

на долгосрочных и обоснованных натуральных наблюдениях, мы построили экологически реалистичную модель [Elith, Graham, 2009], поскольку соответствующим образом ограничили наши выводы связями между алгоритмом, данными и подобранными функциями.

Предлагаемый в работе подход к моделированию поведения животных не является единственным. Одним из широко распространенных видов экосистемного анализа является агентное моделирование (АМ). Его суть предполагает вывод свойства сложных систем путем выявления характерных признаков, свойств и способов взаимодействия составляющих частей системы — объектов (агентов). Этими объектами могут быть: а) большая часть составляющих экосистемы, в этом случае, как правило, один из объектов является фокусным, остальные рассматриваются как факторы влияния на исследуемые свойства; б) атрибуты и характеристики одного агента как качественные и количественные отражения, влияющие на состояние вида в экосистеме. Агентное моделирование в вышеизложенном подходе существовало со времен Аристотеля и Миддендорфа, развивалось и совершенствовалось по мере введения новых методов. Моделирование поведения начиналось с вербальных (словесных) моделей. Классический метод изучения поведения животных — прямое наблюдение и описание. «Описывая его [поведение. — Уточнение авт.] словами, мы тем самым создаем модель» [Баскин, 1976, с. 6]. Материал систематизируется как наглядно-образные (схемы, диаграммы, графики) и знаковые (описания) модели. Развитие технологий на сегодняшний день предоставляет исследователям широкий спектр методов, которые объединены в общие методические направления как ГИС-технологии, методы больших данных, дистанционное зондирование Земли [Белотелов и др., 2018; Стеряков, 2013]. Например, авторы в работе [Musiani et al., 2010] использовали ошейники с передатчиками для изучения взаимодействия составляющих экосистемы, где фокусным видом является волк. В основе построения модели в виде блок-схемы лежит пространственная сетка. Каждой ячейке сетки соответствует определенное поведение волка, которое определяется состоянием соседних ячеек и некоторыми другими факторами. Медведи, лоси и люди представлены в виде объектов без когнитивных способностей и составляют динамический компонент среды, в которой волки движутся и выполняют разные виды активности (охотятся на оленей, отдыхают, кормят щенков в логове, избегают медведей, человека, техногенного фактора). При любом методе архитектуры АМ — это: а) концептуальная блок-схема, показывающая, как агенты связаны с окружающей средой; б) универсальный язык программирования, дающий начало рассмотрению автономности и «интеллекта» агента.

Мы не пытались провести всестороннее исследование состояния вида в экосистеме в целом (разные агенты, разные виды активности (пастьба, отдых, отел, наземные миграции) и многое другое), в нашем исследовании мы рассматриваем особенности и некоторые аспекты поведения *Rangifer tarandus* L. в конкретной видоспецифической ситуации и малоизученном случае — при преодолении водной преграды, которая является пространственно ограниченной областью. Уменьшение возможных видов активности и внешнего воздействия, по сравнению с АМ, позволяет при моделировании поведения животных выделить факторы, оказывающие основное влияние на поведенческий стереотип в конкретном случае. Дальнейшее аналитическое развитие модели видится естественным введением изменяющихся во времени характеристик водной среды и скорости особей, а также введением внешнего возмущения.

5. Заключение

В работе приведены модели и алгоритмы, описывающие преодоление реки стадом диких северных оленей, представляющие собой задел для фундаментальных разработок моделей когнитивной эволюции и формирования общей платформы для систематического построения моделей адаптивного поведения. Алгоритм движения особей, использующий траектории, построенные

с помощью теории оптимального управления и экстремального прицеливания, позволяет вести дальнейшее исследование в направлении введения фактора беспокойства, что было отражено в численных экспериментах. Упрощенный алгоритм может быть использован для моделирования переходов стада с большим числом особей. В хозяйственной деятельности полученные результаты открывают возможности управления сценариями развития популяционных систем, в частности, могут применяться для совершенствования действующей методики охоты на дикого северного оленя на водных переправах.

Список литературы (References)

- Баскин Л. М. Поведение копытных животных. — М.: Наука, 1976.
Baskin L. M. Povedenie zhyvotnykh [Animal behavior]. — Moscow: Nauka, 1976 (in Russian).
- Белотелов Н. В., Коноваленко И. А., Назарова В. М., Зайцев В. А. Некоторые особенности групповой динамики в агентной модели «ресурс – потребитель» // Компьютерные исследования и моделирование. — 2018. — Т. 10, № 6. — С. 833–850.
Belotelov A. A., Konovalenko I. A., Nazarova V. M., Zaitsev V. A. Some features of group dynamics in the resource-consumer agent model [Nekotoryye osobennosti gruppovoy dinamiki v agentnoy modeli “resurs–potrubitel”] // Computer Research and Modeling [Komp’yuternyye issledovaniya i modelirovaniye]. — 2018. — Vol. 10, No. 6. — P. 833–850 (in Russian).
- Кряжжмский А. В., Максимов В. И. О сочетании процессов реконструкции и гарантирующего управления // Автомат. и телемех. — 2013. — № 8. — С. 5–21.
Kryazhinskii A. V., Maksimov V. I. On combination of the processes of reconstruction and guaranteeing control // Autom. Remote Control. — 2013. — Vol. 74, No. 8. — P. 1235–1248. (Original Russian paper: Kryazhinskii A. V., Maksimov V. I. O sochetanii protsessov rekonstruktsii i garantiruyushchego upravleniya // Avtomat. i telemekh. — 2013. — No. 8. — P. 5–21.)
- Линейцев С. Н. Сезонные миграции диких северных оленей на плато Путорана // Экология и рациональное использование наземных позвоночных севера Средней Сибири. — Новосибирск: ВАСХНИЛ Сиб. отд-ние, 1983. — С. 14–21.
Lineytshev S. N. Sezonnnyye migratsii dikikh severnykh oleney na plato Putorana [Seasonal migrations of wild reindeer on the Putorana plateau] // Ekologiya i ratsional’noe ispol’zovanie nazemnykh pozvonochnykh severa Sredney Sibiri. — Novosibirsk: VASKhNIL Sib. otd-niye, 1983. — P. 14–21 (in Russian).
- Маклаков К. В., Малыгина Н. В. Адаптивные изменения сезонных миграций диких северных оленей на Таймыре // Проблемы Арктики и Антарктики. — 2018. — Т. 64, № 1. — С. 71–83.
Maklakov K. B., Malygina N. V. Adaptivnyye izmeneniya sezonnykh migratsiy dikikh severnykh oleney na Taimyre [Adaptive Change in Wild Reindeer Seasonal Migrations in the Taimyr Peninsula] // Problemy Arktiki i Antarktiki. — 2018. — Vol. 64, No. 1.— P. 71–83 (in Russian).
- Малыгина Н. В. Дикий северный олень (*Rangifer tarandus* L.) Восточного Таймыра: диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. — М., 2000.
Malygina N. V. Dikii severnyi olen’ (Rangifer tarandus L.) Vostochnogo Taimyra [Wild reindeer (Rangifer tarandus L.) of East Taimyr]: thesis for the degree of candidate of biological sciences. — Moscow, 2000 (in Russian).
- Малыгина Н. В. Объект охоты: дикий северный олень (*Rangifer tarandus* L.) Восточного Таймыра. — Екатеринбург: Банк культурной информации, 2005. — 112 с.
Malygina N. V. Ob’ekt okhoty: dikii severnyi olen’ (Rangifer tarandus L.) Vostochnogo Taimyra [Object of hunting: wild reindeer (Rangifer tarandus L.) of East Taimyr.]. — Ekaterinburg: Cultural Information Bank, 2005. — 112 p. (in Russian).
- Малыгина Н. В. Хоросинхронная динамика диких северных оленей (*Rangifer tarandus* L.) на территории Восточного Таймыра как отклик на внешние вызовы // В мире научных открытий. — 2013. — № 3.3. — С. 265–293.
Malygina N. V. Khorosinkhronnaya dinamika dikikh severnykh oleney (Rangifer tarandus L.) na territorii Vostochnogo Taimyra kak otklik na vneshnie vyzovy [Horosynchronous dynamics of wild reindeer (Rangifer tarandus L.) in the territory East Taimyr as a response to external challenges] // V mire nauchnykh otkrytii. — 2013. — No. 3.3. — P. 265–293 (in Russian).
- Малыгина Н. В., Сурков П. Г. К вопросу о моделировании группового преодоления водной преграды *Rangifer tarandus* L. // Тезисы докладов XXV Международной конференции «Математика. Компьютер. Образование». — Дубна, 2018. — С. 29.

- Malygina N. V., Surkov P. G.* On the issue of modeling group overcoming water obstacles *Rangifer tarandus* L. [K vo-prosu o modelirovanii gruppovogo preodoleniia vodnoi pregrady *Rangifer tarandus* L.] // Tezisy dokladov XXV Mezhdunarodnoi konferentsii "Matematika. Komp'yuter. Obrazovanie" [Abstracts of the reports of the XXV International Conference "Mathematics. Computer. Education"]. — Dubna, 2018. — P. 29 (in Russian).
- Панов Е. Н.* Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения животных // Итоги науки и техники. Сер. Зоология позвоночных. — М.: ВИНТИ, 1983. — Т. 12. — С. 5–70.
Panov E. N. Metodologicheskie problemy v izuchenii kommunikatsii i sotsial'nogo povedeniya zhivotnykh [Methodological problems in the study of communication and social behavior of animals] // Itogi nauki i tekhniki. Ser. Zoologiya pozvonochnykh. — 1983. — Vol. 12.— P. 5–70 (in Russian).
- Пантелеев А. В., Бортакровский А. С.* Теория управления в примерах и задачах. — М.: Высшая школа, 2003. — 583 с.
Panteleev A. V., Bortakovskii A. S. Teoriya upravleniya v primerakh i zadachakh [Control theory in examples and problems]. — Moscow: Vysshaya shkola, 2003. — 583 p. (in Russian).
- Пармузин Ю. П.* Средняя Сибирь. Очерк природы. — М.: Мысль, 1964. — 313 с.
Parmuzin Yu. P. Srednyaya Sibir'. Ocherk prirody [Central Siberia. Sketch of nature]. — Moscow: Mysl', 1964. — 313 p. (in Russian).
- Размахин В. В., Павлов Б. П.* Рекомендации по организации промысла диких северных оленей. — М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1986. — 22 с.
Razmakhin V. V., Pavlov B. P. Rekomendatsii po organizatsii promysla dikikh severnykh olenei [Guidelines for organizing wild reindeer preying]. — Moscow: TsNIL Glavokhoty RSFSR, 1986. — 22 p. (in Russian).
- Савельев В. Д.* Поведение диких северных оленей на водных переправах // Экология и использование охотничьих животных Красноярского края: сборник ст. / АН СССР. ИЛИД. — Красноярск, 1977. — С. 17–20.
Savel'ev V. D. Povedenie dikikh severnykh olenei na vodnykh perepravakh [Behavior of wild reindeer on waterways] // Ekologiya i ispol'zovanie okhotnich'ikh zhivotnykh Krasnoyarskogo kraya. — 1977. — P. 17–20 (in Russian).
- Стеряков А. А.* Об одном универсальном методе построения моделей для сложных многоагентных систем // Компьютерные исследования и моделирование. — 2013. — Т. 5, № 4. — С. 513–523.
Steryakov A. A. Ob odnom universal'nom metode postoeniya modeley dlya slozhnykh mnogoagentnykh sistem [A universal method for constructing the simulation model of complex multi-agent systems] // Komp'yuternyye issledovaniya i modelirovaniye [Computer Research and Modeling]. — 2013. — Vol. 5, No. 4. — P. 513–523 (in Russian).
- Сурков П. Г.* Отслеживание решения параболического уравнения с памятью для общего класса управлений // Изв. вузов. Матем. — 2016. — № 10. — С. 53–64.
Surkov P. G. Tracking of solution to parabolic equation with memory for general class of controls // Russian Math. (Iz. VUZ). — 2016. — Vol. 60, No. 10. — P. 44–54. (Original Russian paper: *Surkov P. G.* Otslezhivanie resheniya parabilicheskogo uravneniya s pamyat'yu dlya obshchego klassa upravleniy // Izv. vuzov. Matem. — 2016. — No. 10. — P. 53–64.)
- Сыроечковский Е. Е.* Охота на диких северных оленей и проблема кругополярной культуры народов Севера // Северный олень. — М.: Агропромиздат, 1986. — С. 157–170.
Syroechkovskii E. E. Okhota na dikikh severnykh olenei i problema krugopolyarnoi kul'tury narodov Severa [Hunting for wild reindeer and the problem of the circular polar culture of the peoples of the North] // Severnyi olen'. — Moscow: Agropromizdat, 1986. — P. 157–170 (in Russian).
- Bauer S., Hoyer B. J.* Migratory animals couple biodiversity and ecosystem functioning worldwide // Science. — 2014. — Vol. 344, No. 1242552.
- Berdahl A. M., Kao A. B., Flack A., Westley P. A. H., Codling E. A., Couzin I. D., Dell A. I., Biro D.* Collective animal navigation and migratory culture: from theoretical models to empirical evidence // Phil. Trans. R. Soc. B. — 2018. — Vol. 373, No. 20170009.
- Couzin I. D., Krause J., Franks N. R., Levin S. A.* Effective leadership and decision-making in animal groups on the move // Nature. — 2005. — Vol. 433. — P. 513–516.
- Duquette L. S.* Snow characteristics along caribou trails and within feeding areas during spring migration // Arctic. — 1988. — Vol. 41, No. 2. — P. 143–144.

- Elith J., Graham C. H.* Do they? How do they? WHY do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models // *Ecography*. — 2009. — Vol. 32, No. 1. — P. 66–77.
- Fish F. E.* Influence of hydrodynamic-design and propulsive mode on mammalian swimming energetics // *Aust. J. Zool.* — 1993. — Vol. 42, No. 1. — P. 79–101.
- Krasovskii N. N., Subbotin A. I.* Game-Theoretical Control Problems. — New York etc: Springer-Verlag, 1988. — 517 p.
- Leblond M., St-Laurent M.-H., Côté S. D.* Caribou, water, and ice — fine-scale movements of a migratory arctic ungulate in the context of climate change // *Movement Ecol.* — 2016. — Vol. 4, No. 1. — 14 p.
- Le Corre M., Dussault C., Steve D., Côté S. D.* Weather conditions and variation in timing of spring and fall migrations of migratory caribou // *Journal of Mammalogy*. — 2017. — Vol. 98, Iss. 1. — P. 260–271.
- Malygina N. V.* Le migrazione di renne nel Taimir centrale e orientale // *Alto Serie IV*. — 1997. — Vol. 115. — P. 111–117.
- Musiani M., Anwar Sk. M., McDermid G. J., Hebblewhite M., Marceau D. J.* How humans shape wolf behavior in Banff and Kootenay National Parks, Canada // *Ecological Modelling*. — 2010. — Vol. 221, Iss. 19. — P. 2374–2387.
- Nicholson K. L., Arthur S. M., Horne J. S., Garton E. O., Del Vecchio P. A.* Modeling Caribou Movements: Seasonal Ranges and Migration Routes of the Central Arctic Herd // *PLoS One*. — 2016. — Vol. 11, No. 4. — P. 1–20.
- Osipov Yu. S., Kryazhinskii A. V.* Inverse problems for ordinary differential equations: dynamical solutions. — Basel: Gordon and Breach, 1995. — 625 p.
- Politopoulos I.* Review and analysis of agent-based models in biology. — University of Liverpool, 2007.
- Pontryagin L. S., Boltyanskii V. G., Gamkrelidze R. V., Mishchenko E. F.* The mathematical theory of optimal processes. — New York: A Pergamon Press Book, The Macmillan Co., 1964. — 338 p.
- Rosenthal S. B., Twomey C. R., Hartnett A. T., Wu H. S., Couzin I. D.* Revealing the hidden networks of interaction in mobile animal groups allows prediction of complex behavioral contagion // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. — 2015. — Vol. 112. — P. 4690–4695.
- Torney C. J., Lamont M., Debell L., Angohiatok R. J., Leclerc L. M., Berdahl A. M.* Inferring the rules of social interaction in migrating caribou // *Phil. Trans. R. Soc. B*. — 2018. — Vol. 373, No. 20170385.