

МОДЕЛЬ ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ СЦЕНАРИЕВ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ С ФАКТОРОМ НЕОПТИМАЛЬНОЙ ИНДИВИДУАЛЬНОЙ СКОРОСТИ РОСТА

* Санкт-Петербургский институт информатики и автоматизации РАН, г. Санкт-Петербург, Россия

Анотація. Проведений нами аналіз ситуацій біологічних інвазій і колапсів запасів показує, що стан популяції в режимі екстремальної динаміки чисельності відрізняється рядом важливих нелінійних особливостей. До екстремальної динаміки відносимо стрімкий розвиток спалаху чисельності комах або стан нечисленної локальної групи після нераціонального промислу. Механізми регуляції і подальша еволюція таких особливих станів суперечать класичним моделям математичної екології, що включає константні параметри репродуктивного потенціалу та ємності екологічної ніші. Для розширення моделей пропонується розглядати фактор швидкості росту особня, який може порушуватися в розглянутих специфічних ситуаціях. Запропонований метод доповнення рівняння зменшення чисельності поколінь на фіксованому інтервалі часу динамічної функціональної складової відобразить вплив відхилення швидкості розвитку організмів від оптимальної. Оптимальний темп розрахуємо з підбраного балансового співвідношення анаболізму і катаболізму. Нова модель демонструє важко передбачувану зміну двох альтернативних простих циклів, кожен з яких може редукувати раптово при незначній зміні характеристик екологічного процесу.

Ключові слова: динамічні моделі біологічних процесів, моделі швидкості росту, змінні темпи розвитку; альтернативні аттрактори, обчислювальні сценарії депресії у популяції комах.

Аннотация. Проведенный нами анализ ситуаций биологических инвазий и коллапсов запасов показывает, что состояние популяции в режиме экстремальной динамики численности отличается рядом важных нелинейных особенностей. К экстремальной динамике относим стремительное развитие вспышки численности насекомых или состояние малочисленной локальной группы после нерационального промысла. Механизмы регуляции и дальнейшая эволюция таких особых состояний противоречат классическим моделям математической экологии, включающим константные параметры репродуктивного потенциала и ёмкости экологической ниши. Для расширения моделей предлагается рассматривать фактор скорости роста особей, который может нарушаться в интересующих нас специфических ситуациях. Предложенный метод дополнения уравнения убыли численности поколений на фиксированном интервале времени динамической функциональной составляющей отразит влияние отклонения скорости развития организмов от оптимальной. Оптимальный темп рассчитаем из подобранного балансового соотношения анаболизма и катаболизма. Новая модель демонстрирует трудно предсказуемую смену двух альтернативных простых циклов, любой из которых может редуцироваться внезапно при незначительном изменении характеристик экологического процесса.

Ключевые слова: динамические модели биологических процессов, модели скорости роста, переменные темпы развития, альтернативные аттракторы, вычислительные сценарии депрессии у популяций насекомых.

Abstract. Our analysis of situations of biological invasions and collapses of reserves has shown that the state of the population in the regime of extreme population dynamics is characterized by a number of important nonlinear features. The types of extreme dynamics include the rapid development of an outbreak of insects or the presence of a small local group after irrational fishing. The mechanisms of regulation and the further evolution of such special states contradict the classical models of mathematical ecology, including the constant parameters of the reproductive potential and the capacity of the ecological niche. To extend the range of models, we propose to consider the growth rate of individuals, which can be disturbed in the rare and specific situations that interest us. The author proposes a new method for supplementing the equation of the decrease in the number of generations over a fixed time interval of the dynamic functional component that will reflect the effect of the deviation of the rate of development of organisms from the optimum value. We will calculate the optimal growth rate from the selected balance ratio for anabolism and catabolism. The new model demonstrates a difficultly predictable replacement of two al-

ternative simple cycles, any of which can be reduced suddenly with a slight change in the characteristics of the ecological process.

Keywords: dynamic models of biological processes, growth rate models, variable rates of development, alternative attractors, computational scenarios of depression of insect populations.

1. Введение

В работе [1] обсуждались аспекты актуальной проблемы: почему результаты расчетов большинства моделей популяционных процессов биологически очень сложно интерпретировать при наличии нелинейных эффектов и возникновении топологически неэквивалентных фазовых портретов. Для реальных ситуаций необходима разработка специфических и сценарных моделей, которые описывали бы развитие некоторой актуальной экологической ситуации при заданном наборе допустимых воздействий. Ключевой момент проблемы математического описания взаимодействия важнейших факторов заключается в том, что на протяжении развития процесса основные зависимости не будут сохранять изначальную функциональную форму, не являющуюся единственно возможной. Регуляция численности при вспышке инвазионного вида отличается от состояния популяции при прохождении «бутылочного горлышка». Отличаются темпы индивидуального развития особей в данных ситуациях. Монотонное стремление к устойчивому балансовому равновесию со средой, как предсказывают классические уравнения Ферхюльста или Ричардса, в таком подходе видится скорее редким исключением из современной практики. Однако в альтернативных моделях спектр нелинейных эффектов может быть слишком широк, соответственно сужается диапазон значений параметров, при которых поведение модели может получить существенное объяснение. При хаотизации сами интервалы значений управляющего параметра функциональных итераций для хаотических и ламинарных режимов приобретают структуру фрактального Канторовского множества. Обоснована необходимость использования естественных параметров вместо агрегированных и включения в непрерывно-дискретные модели изменчивых факторов косвенной регуляции популяционных процессов.

В настоящей статье рассмотрим пример построения модели специфической ситуации. Основная новизна подхода – включение опосредованного влияния процесса индивидуального развития организма со ступенчатым жизненным циклом, характерным для рыб и насекомых вредителей, на формирование половозрелого поколения биологического вида при неравномерно изменяющейся эффективности воспроизводства.

2. Концепция гибридных уравнений в экологии популяций

Нами предложен метод организации базовой модели формирования пополнения в форме системы уравнений взаимосвязанной убыли численности. Основная идея формализации процесса формирования пополнения заключается в описании убыли начальной численности поколения $N(0)$ от момента выхода из икринок дифференциальным уравнением с переопределяемой структурой на кадрированном промежутке времени $[0, T]$. Так мы можем в явном виде учитывать разные факторы смертности и её изменение по мере развития особей:

$$\frac{dN}{dt} = \begin{cases} -(\alpha w(t)N(t) + U[x]\beta)N(t), & t < \tau \\ -(\alpha_1 N(\tau) / w(\tau) + \beta)N(t), & t > \tau, \quad w(t) < w_{D2} \\ -\alpha_2 w(t)N^2(t), & w(t) < w_{D3}, \end{cases} \quad (1)$$

где α – коэффициент зависящей от плотности компенсационной смертности, β – коэффициент нейтральной убыли. От абстрактного «репродуктивного потенциала» разумно перейти к естественному показателю средней плодовитости λ , оцениваемой по данным мо-

ниторинга. Начальные условия для уравнений: $N(0) = \lambda S$. Время τ – длительность первой стадии с эндогенным питанием для осетровых в среднем составляет 8–10 сут., w_D – условный уровень развития, при достижении которого меняется действие факторов смертности, что интерпретируется экологией обитания молоди при уже самостоятельной миграции рыб. Для случая бассейнового выращивания осетровых вместо величины $w(\tau)$ в знаменателе второй формы мы предполагаем существенную роль запаздывания на третьей стадии развития $N(t - \zeta)$. Для насекомых запаздывание можно перенести на вторую стадию.

Концепция, развиваемая нами, рассчитана на применение инструментальной среды моделирования, обладающей библиотекой численных методов с изменяющимся шагом интегрирования для дифференциальных уравнений первого порядка, записанных в форме Коши.

3. Метод локального функционального дополнения

$U[x]$ – в модели (1) триггерный функционал с ограниченной областью значений. Смысл предложенного нами метода функционалов выразить влияние экстремальных условий для успеха размножения. Для ситуации вспышки численности такой подход оказался даже более актуален, чем в сценарии деградации сложноструктурированной популяции севрюги. Триггерный функционал совсем не обязательно может включаться в уравнение первой стадии развития, где он учитывает количество неоплодотворенной икры и ухудшение условий из-за размножения вредных микроорганизмов после гибели нерестовых кладок. Исходная форма однопараметрического функционала $U[S] = (1 - \exp(-cS))^{-1}$ не единственно возможная. В некоторых случаях мы можем предположить немонотонную зависимость. Точнее, действующая зависимость может изменяться с течением времени, если она описывает действие экологического эффекта Олли на группу особей. Механизмы эволюционной адаптации, выраженные в репродуктивной изоляции отдельных групп, позволят преодолеть негативное действие эффекта на уровне локальной субпопуляции и далее восстановить исходный ареал вида.

В перспективе дальнейшей модификации мы изначально предполагали более сложную изменчивость динамики используемого показателя размерного развития $w(t)$. Данный показатель исходно рассматривался нами как вспомогательный и предназначенный для формирования предикатов при вычислении моментов смены режима поведения в гибридной системе. Все «настоящие» модели роста организмов исходят из формализации баланса анаболизма и катаболизма, но для математического рассмотрения распада и накопления биомассы предполагается наличие полностью сформированных жизненно важных систем организма. В момент истинности предиката происходит переопределение начальных условий для расчета убыли поколения на следующем кадре непрерывного модельного времени. Найден путь более обоснованного использования в первом уравнении $\alpha \Xi N^2(t)$ с показателем отклонения в развитии ($\Xi > 0$) от некоторого оптимального \bar{w} , которое и должно оказывать влияние на убыль группы:

$$\Xi = \sqrt{w(t) - \bar{w}}^2.$$

В результате мы получаем структуру, где дискретная составляющая траектории «гибридной» непрерывно-дискретной модели исследуется в вычислительной среде как итерация отображения с несколькими экстремумами. Для описанного нами ранее поведения траектории в виде переходной хаотизации и изменения границ областей притяжения нам удалось подобрать экологическую интерпретацию.

4. Интерпретация нелинейной итерационной динамики

В изолированном случае без внешнего управления динамическая система изменения состояния популяции представляется тройкой $\langle M, T, \psi \rangle$, состоящей из фазового пространства M , переменной, выполняющей роль времени, T , оператора эволюции ψ . Для $\forall x \in M$ и $\forall t, s \in T$ выполняется условие $\psi(\psi(x, t), s) = \psi(x, s + t)$. Множество $\{\psi^{(t)}(x)\}_{t \in T}$ – фазовая траектория точки x . Значения переменных в последующий момент рассчитываются из текущих значений по закону, называемому оператором эволюции. В нашем случае оператором будет обсуждаемая зависимость исходного запаса и полученного от него нового поколения и нас интересуют разновидности асимптотики фазовой траектории. Биологическая часть теории и применения метода изложена в [4].

Эволюция диссипативной динамической системы во времени представляется движением точек в фазовом пространстве к аттрактору, подмножеству фазового пространства $A \subseteq M$, инвариантному относительно эволюции: $\psi^{(t)}(A) = A$ для всех $t \in T$ и такое, что существует окрестность U множества A , в которой для всех $y \in U$ выполняется $\lim_{t \rightarrow \infty} \psi^{(t)}(y) = A$.

Для дискретных динамических систем классифицируют три топологические разновидности аттракторов [5]. Регулярным аттрактором для отображения интервала $\psi: \mathbf{I} \rightarrow \mathbf{I}$ считается состояние равновесия с неподвижной точкой x^* : $\lim_{t \rightarrow \infty} \psi^{(t)}(y) = x^*$ и устойчивый цикл, соответствующий режиму периодических автоколебаний.

Для предложенной в [4] популяционной модели итераций $x_{n+1} = ax_n e^{-bx_n}$, помимо хорошо известного каскада удвоений [6], наблюдаем серию касательных бифуркаций с появлением устойчивых циклов периодов $p \neq 2^i$ при последовательном увеличении, начиная с $a_1 = e^2$. Ли и Йорк в 1975 г. показали, если одномерное отображение $R_{j+1} = \psi(R_j)$ при значении параметра $a = \hat{a}$ имеет цикл периода $p = 3$, то оно при \hat{a} имеет и бесконечное множество циклов всех других периодов. Ранее в 1964 г. А.Н. Шарковский [7] доказал, что если одномерное отображение $\psi: \mathbf{I} \rightarrow \mathbf{I}$ имеет цикл $p = n$, то оно также имеет циклы со всевозможными периодами \tilde{n}_i , предшествующими числу n , среди целых чисел, выписанных в специальном порядке, который завершает число три [7]. Единственно, что в теореме А.Н. Шарковского ничего не говорится об устойчивости данных циклов.

Появлению окон предшествует явление «перемежаемости». Перемежаемостью считается режим чередования во времени почти регулярных колебаний (ламинарная фаза) с интервалами хаотического поведения (турбулентная фаза). Перед появлением циклических точек график третьей итерации функции $f^3(S) \equiv f(f(f(S)))$ образует каналы, по которым в строгой последовательности траектория движется довольно долго. Выход точки траектории из канала определяет короткую турбулентную фазу. Выявление такого поведения при настройке параметров может служить индикатором близости бифуркационных значений.

Появление хаоса интерпретировалось в биологическом контексте как последствие повышения репродуктивного потенциала популяции. В $x_{n+1} = ax_n e^{-bx_n}$ этому термину соответствует параметр a , но для динамики подобных унимодальных отображений при a, \hat{a} мы увидим набор резких изменений поведения, для которых нам трудно найти рациональное толкование. При использовании более сложных нелинейных дискретных моделей с внешним воздействием практические выводы будут определяться свойствами критерия устойчивости аттрактора уже как функции нескольких переменных. Рассматривая различные воздействия на популяцию, подчиняющуюся $x_{n+1} = ax_n e^{-bx_n} \pm kx_n$, мы получим, напри-

мер, что искусственное воспроизводство хаотизирует динамику, а промысловое изъятие наоборот уменьшает амплитуду колебаний. Однако выводы будут тождественны для целого семейства итераций функций, удовлетворяющих критериям теоремы Д. Сингера, называемых SU -отображениями.

5. Опосредованные механизмы экстремальной динамики популяций

Анализ свойств $\{\psi^{(t)}(x)\}_{t \in T}$ обоснован для анадромных видов, заходящих для нереста на речном грунте. Популяция осетра испытала не просто промысловое истощение на рубеже 1980-х гг., что случилось со многими видами, а стремительное сокращение по сценарию,

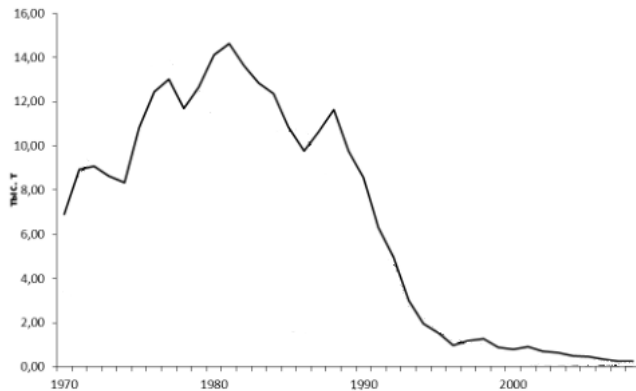


Рис. 1. Стремительное сокращение запасов осетра после серии пиков вылова (тыс. т)

определенному нами как «немонотонный коллапс» из псевдостабильного состояния (рис. 1).

При таком сценарии специалисты не могут предвидеть кризис. Непосредственно перед фазой коллапса предполагалось увеличение уловов из-за благоприятности гидрологического тренда. Можно констатировать безвозвратную деградацию волжского осетра и особенно более уязвимой севрюги, так как остановить нелегальную добычу не удастся, несмотря на включение всех каспийских видов в «Красную книгу» в 2010 г. [8]. Нелегальная добыча снижается, но, как показывают наши модели, критическим может стать и самое незначительное превышение допустимой доли изъятия. Искусственное воспроизводство оказалось не столь эффективно, как планировалось в оптимистичных рыбохозяйственных прогнозах с заявленным коэффициентом промыслового возврата 3%.

Изучение ретроспективных данных о популяциях анадромных рыб Каспия позволило выявить нелинейные особенности в формировании пополнения, которые оказались различными у двух видов. Ранее основным фактором считались параметры гидрологического режима. Количество пропущенных на нерест в Волгу производителей за период наблюдений изменялось существенно: от 2500 тыс. экз. в 1979 – 1981 гг. до 25 тыс. в 2000-х гг. [9]. В настоящее время мы не имеем достоверной информации о состоянии нерестовой части популяций, отдельная поимка рыб носит случайный характер. Имеются сведения с 1968 г. об общей численности осетровых Каспийского моря по данным тралового учета [10]. Некоторые специалисты сомневаются в правомерности применяемых методик подсчета, где данные по поимке рыб в небольших участках моря экстраполируются на всю акваторию. Другая проблема в недостаточной сегментации данных учета, не опубликованы данные дифференцированного вылова озимых и яровых репродуктивных рас осетровых рыб. Данные о русском и персидском осетре не разделялись, притом, что у видов различен температурный оптимум нереста [11].

Главное, что позволило понять сравнение различных сведений, это статистически достоверный пороговый эффект скачкообразного перехода эффективности воспроизводства на некий отличный от нуля минимальный показатель и не отмеченный специалистами при составлении промысловых прогнозов. Для волжской севрюги, размножающейся в тех же условиях, только в более поздние сроки, отмечен и максимум, и локальный минимум в эффективности воспроизводства. Такое состояние более чувствительно к условиям среды.

Главное, что позволило понять сравнение различных сведений, это статистически достоверный пороговый эффект скачкообразного перехода эффективности воспроизводства на некий отличный от нуля минимальный показатель и не отмеченный специалистами при составлении промысловых прогнозов. Для волжской севрюги, размножающейся в тех же условиях, только в более поздние сроки, отмечен и максимум, и локальный минимум в эффективности воспроизводства. Такое состояние более чувствительно к условиям среды.

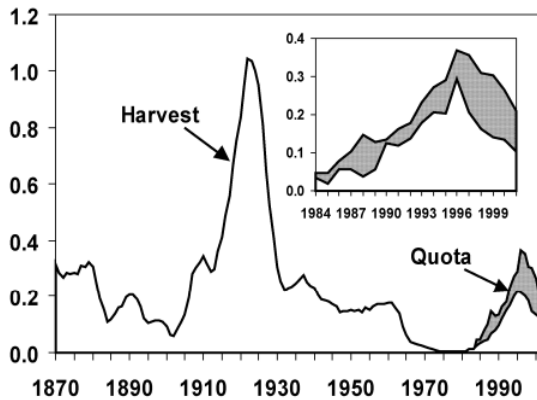


Рис. 2. Крах и восстановление промысла сига в оз. Онтарио (тыс. т) по [12]

Запасы сига в оз. Онтарио восстановились внезапно после, казалось бы, полной потери промыслового значения. Образовались локальные группы, для которых эффективность воспроизводства имеет высокую вероятность сохранения $R_c > f(R_c)$ при небольшой численности – механизм адаптации малочисленного вида и стратегия локального убежища. Сценарий модельно описать можно с применением стохастического возмущения.

6. Комплекс факторов развития организма

Рассмотрим форму представления репродуктивного потенциала с сохранением непрерывного характера функциональной зависимости «родительский запас ↔ новое поколение», которую можно модифицировать методом гибридных динамических систем для скачкообразного онтогенеза. Учтем снижение эффективности нереста из-за уменьшения количества икры, реально вступившей в репродуктивный процесс, при условии $S \ll R^*$. Прямой учет такой зависимости становится необходимым при моделировании динамики популяций, подвергающихся интенсивному промыслу. На сегодняшний день нет оснований полагать, что севрюга Каспия или треска атлантического побережья Канады преодолела кризис, как это произошло с сигом в озере Онтарио.

Примем, что скорость роста находится в обратной зависимости от численности поколения, но не в обратно пропорциональной, а дробно-стенной, и действует до перехода на активное питание из-за увеличения пищевых потребностей малоподвижной молодежи. Убыль численности поколения $N(t)$ на интервале модельного времени $[0, T]$ опишут объединённые в систему два дифференциальных уравнения (α, β, c – константы):

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = -(\alpha w(t)N(t) + \Theta(S)\beta)N(t) \\ \frac{dw}{dt} = \frac{g}{\sqrt{N^k(t) + \zeta}}, \end{cases} \quad (2)$$

где S – величина нерестового запаса, $w(t)$ – отражает уровень размерного развития поколения, влияющий на увеличение пищевых потребностей, g – параметр, учитывающий ограниченность количества доступных для молодежи кормовых объектов, ζ – параметр, ограничивающий темп развития вне зависимости от $N(t)$, λ – средняя плодовитость особей, определяющая начальные условия для вычисления задачи Коши $w(0) = w_0$, $N(0) = \lambda S$, α – коэффициент квадратично зависимой (компенсационной) смертности, β – коэффициент декомпенсационной смертности, $k \in [1, 2]$; интервал уязвимости $t \in [0, T]$ специфичен

Существуют примеры неожиданного для ихтиологов восстановления запасов даже долго созревающих рыб. В начале 1990 гг. произошло восстановление промысла ранее сократившейся до минимальных значений к 1960 гг. популяции сига в озере Онтарио (рис. 2, уловы и расчетная квота вылова из [12]).

Задолго до деградации ежегодные уловы сига *Coregonus clupeaformis* прошли очевидный пик перелома и выглядели стабильно. После падения вылова в Канаде ожидали скорого восстановления за счет резерва не вступивших в промысел поколений, но период депрессии затянулся на четверть века.

для видов рыб, в некоторых экстремальных случаях зависит от уровня половодья. При незначительном количестве повторно нерестующих рыб численно из (2) вычисляем $S = N(T)$. Учет повторного нереста приведет к формированию вектор-столбца \bar{S} нерестующих поколений и расчету начальных условий: $N(0) = \lambda_1 S_1 + \dots + \lambda_i S_i$.

Выберем другой триггерный функционал: $\Theta(S) = 1 + \exp(-cS^2)$, $\lim_{S \rightarrow \infty} \Theta(S) \rightarrow 1$ быстро убывающая функция отражает действие известного эффекта агрегированной группы [13]. Не вступившие в репродуктивный процесс кладки икры после своей полной гибели будут ухудшать токсикологическую обстановку на нерестилище и отравлять русло. Параметр c характеризует степень действия эффекта, который триггерно выключается, если численность нерестующих особей осетровых исторически оптимальна. Когда численность нерестового стада рыб низка, то большая протяженность русловых нерестилищ и растянутость сроков миграции становится уже негативным фактором.

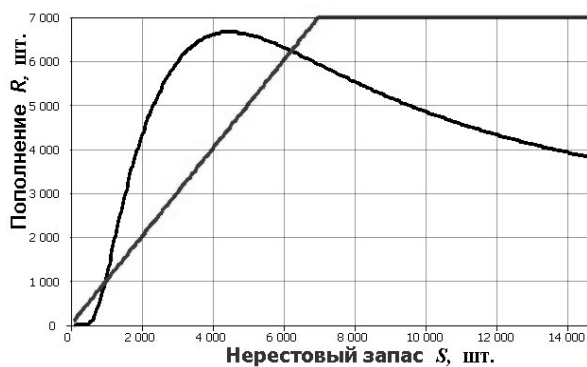


Рис. 3. Модельная зависимость $R = f(S) = N(T)$

Графиком исследованной с применением численного решения в инструментальной вычислительной среде последовательности задач Коши (2) для вычисления численности выживших особей поколения к моменту времени T новой модели является унимодальная кривая с уменьшающимся наклоном ниспадающей правой ветви. Кривая (на рис. 3 кривая относительно биссектрисы координатного угла) имеет ненулевую горизонтальную асимптоту, две нетривиальные точки пересечения с биссектрисой координатного угла $R = S$ и двумя точками перегиба.

От дифференциальных уравнений $\dot{N} = -\alpha \times f(N(t), N(0))$ на интервале $t \in [0, T]$ вернемся к дискретной задаче. Будем исследовать дискретно-непрерывную гибридную систему, где нас интересует дискретная составляющая траектории, дающая положение нового нерестующего поколения. Качественная динамика модели зависит от математических свойств выбранной функции эффективности воспроизводства, особенно вне диапазона оптимальной численности нерестового стада. Важны относительные положения минимума и максимума зависимости и даже количество точек перегиба. Фазовое пространство динамической системы $\psi^n(R_0)$ с оператором эволюции в виде системы (2) разделено на две области притяжения: Ω_1 и Ω_2 . Границей между областями является неустойчивая стационарная точка R_1^* первого пересечения кривой с биссектрисой $R = S$. Анализ устойчивости неподвижных точек дискретно-непрерывной системы в инструментальной среде можно проводить с использованием свойства второй итерации $\psi(\psi(x))$. Необходимым и достаточным условием устойчивости неподвижной точки одномерного отображения x^* является неравенство $\psi^2(x) > x$ при $x < x^*$, $\psi^2(x) < x$ при $x > x^*$. Второе полученное для динамической системы равновесие R_2^* устойчиво.

7. Идея описания изменений скорости роста в онтогенезе

Многokратное увеличение кормовой базы не приводит к пропорциональному скачку скорости роста рыб, так как организмы потребляют не более необходимого суточного рацио-

на. Потому очевидный на первый взгляд вариант совершенствования модели с отдельным описанием динамики кормовых организмов $g(t)$:

$$\frac{dg}{dt} = rg \left(1 - \frac{g}{K} \right) - \gamma Nw,$$

где γ отразит эффект хищничества, не принесет желаемого результата. Помимо того, что имеется предел насыщения, рыба способна в поиске пищи использовать для добычи корма ограниченную площадь акватории, потому оказываются безрезультатными попытки разрядки взрослого стада для увеличения продуктивности водоема.

Развитие методов моделирования процессов, связанных с особенностями раннего онтогенеза, сталкивается с проблемой происходящих изменений в динамике развития, которые не ограничиваются только увеличением массы и линейных размеров. Большинство организмов проходят в своей жизни до вступления в репродуктивный процесс последовательность различных по физиологическому строению и пищевому поведению этапов. Появляющиеся на свет уже полностью сформированными млекопитающие являются продуктом совсем недавнего эволюционного развития. У личинок рыб происходит ряд метаморфоз с появлением органов дыхания, пищеварения и передвижения. Переходов между стадиями у молоди осетровых рыб физиологи выделяют гораздо больше [14], но для задач разработки вычислительных моделей нужно выделить не более трех эколого-физиологических этапов развития. У насекомых вредителей отряда Hemiptera всегда три выраженные стадии развития.

Современные средства компьютерного моделирования позволяют исследовать событийно-управляемые динамические системы, где течение заданной системой уравнений неизменного процесса прерывается в моменты событий, и происходят определенные переключения в уравнениях. Промежутки относительной стабильности в развитии рыб между двумя скачкообразными изменениями можно обособлять отрезками непрерывного времени. На концах отрезков в специально отделенных выделенных временных лакунах допустимо проводить предикативное переопределение вычислительной структуры. Возникает необходимость введения в модель условий реализации событий и иерархии модельного гибридного времени, заключенного в пронумерованную последовательность кадров для переопределения начальных условий и вычисления задачи Коши на следующем непрерывном кадре.

Помимо дифференцированного описания смертности изменяющимися уравнениями в (1), биологически обоснованным представляется другая, нетривиальная реализация идеи этапности. В базовую модель включен фактор скорости роста, которая при рассмотрении этапов развития не может полагаться неизменной. Если смертность полагаем зависимой от прироста, следовательно, логично формализовать влияние резких перемен в темпах приращения биомассы, происходящих при успешном достижении организмом следующего этапа.

Известно несколько различных моделей роста рыб. Модели для описания развития насекомых с циклом превращений нам неизвестны. Модели роста дают представление о регуляции предельных размеров особи вида и подходят к накоплению биомассы как непрерывному явлению, не учитывая переходные процессы при формировании систем жизнедеятельности на ранних этапах развития.

У осетровых и лососевых рыб относительно продолжительное время по сравнению с другими видами занимает смешанное питание. На самой первой стадии икринки питание происходит эндогенно за счет запаса питательных веществ [15], и скорость роста не может считаться положительной, но этот небольшой промежуток времени мы включим в этап, завершающийся резорбцией желточного мешка и переходом на активное питание. Скорость роста линейная с незначительным коэффициентом наклона к оси абсцисс сохраняет-

ся до тех пор, пока личинкам не станут доступны подвижные кормовые объекты. Условием для перехода пусть служит накопление достаточного показателя \bar{w} .

На втором этапе скорость роста уже зависит от плотности конкурирующих за пищевые ресурсы и еще недостаточно подвижных личинок. Характер зависимости прироста от плотности – малоисследованный вопрос, и имеющиеся результаты экспериментов в искусственных условиях несколько противоречивы из-за разных условий содержания и кормления молоди. Сюда входит вопрос не только питания, но и достаточного обеспечения всех биохимических процессов кислородом [16]. Наиболее правдоподобно, что зависимость – обратная, но дробно-степенная и таким образом будет пропорциональна значению N^{-z} , где показатель $z < 1$ дробь от 1/3 до 2/3. После начала миграции в потоке воды к эстуарию Каспийского моря зависимость от плотности должна снижаться, а в прудовых условиях даже фиксировалось повышение упитанности при более плотном зарыблении уже подростой молодью. Второе уравнение в системе (2) переопределим в виде структуры с дважды изменяющейся правой частью. Каждому виду правой части сопоставлено условие завершения активности для данной фазы скорости весового прироста:

$$\frac{dw(t)}{dt} = \begin{cases} \rho, & t < \tau \\ \zeta \frac{w(t)}{\sqrt{N}}, & t > \tau, w(t) < w_1 \\ \eta \sqrt[3]{w(t)^2} - \vartheta w(t), & w(t) > w_1, t < T \end{cases}, \quad (3)$$

где τ – длительность периода развития до полного израсходования питательных запасов желточного мешка, определяемая биологическими особенностями вида с линейным коэффициентом прироста $\rho < 1$, который в среднем для поколения должен быть положительным; w_1 – интерпретируется как уровень развития, при достижении которого изменяется характер метаболизма из-за смены характера питания. На втором этапе может наблюдаться депрессия роста при повышенной плотности. При переходе модели к описанию третьего этапа полагается, что скорость роста свободно мигрирующей молоди не определяется более численностью поколения. Третий вид правой части представляет собой балансовое уравнение разности между синтезируемой биомассой с параметром анаболизма η и убылью вещества при метаболическом распаде, которое было предложено в работе [17] Л. фон Берталанфи. Успешный рост в дальнейшем делает недоступным молодь для большего числа мелких окуневых хищников. Половозрелые осетровые не имеют естественных врагов, что позволяет убрать из уравнений убыли численности взрослых зависимый от плотности фактор смертности.

8. Противоречивые и перспективные свойства новой модели

Модель (3) показала наибольшую параметрическую вариабельность динамических режимов поведения по сравнению с итерациями SU -отображения $x_{n+1} = ax_n e^{-bx_n}$ и даже нашей модели кризиса аттрактора в [3]. Вычислительное исследование дискретной составляющей новой «непрерывно-событийной» динамической системы показало разнообразие качественной динамики, управляемое более чем одним бифуркационным параметром с появлением всех типов бифуркаций, возможных для функциональных итераций. С применением переопределяемого уравнения темпа развития, калибруя соотношения модельных параметров, можно получить сложные формы зависимости, имеющие более одного экстремума. Итерации таких зависимостей уже не подчиняются теореме Сингера.

Положение экстремумов относительно стационарных точек – важная характеристика для динамики, так как влияет на характер границ областей притяжения аттракторов. Для

найденных сценариев перехода к аperiodической динамике и обратно к регулярной еще не разработано обобщенного строго математического описания в объяснении свойств перехода к хаосу.

В ранее описанной нами модели воздействие вызывало изменение свойств аттрактора, но сохраняло его топологическую структуру. В вычислительном эксперименте на рис. 4 показаны последствия воздействия селективного промысла, уменьшающего среднюю плодовитость. Амплитуда колебаний увеличивается, и цикл сдвигается в область малой численности.

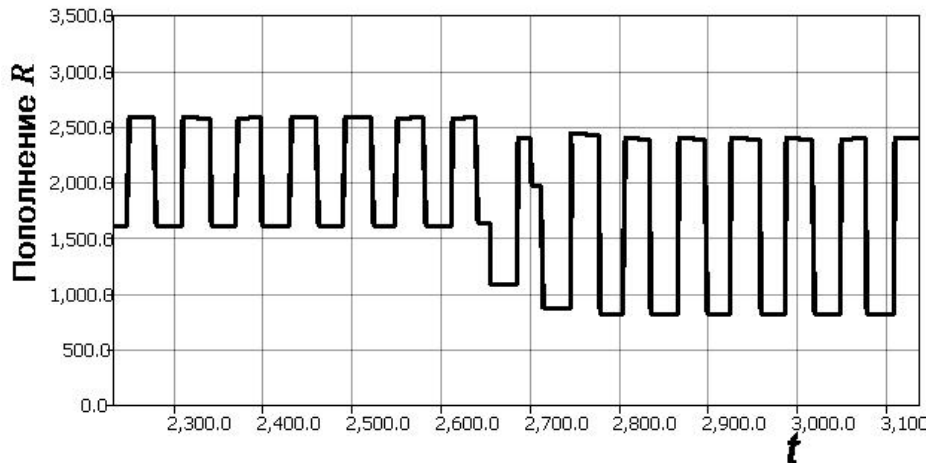


Рис. 4. Изменение характеристик цикла после внешнего воздействия

В динамической системе, как оказалось, возникает качественное перестроение фазового портрета с возникновением и исчезновением границ областей притяжения альтернативных аттракторов. Помимо этого, сменяются бифуркации при плавном изменении одного параметра с прямых на обратные. Сперва при увеличении параметра происходит каскад удвоений периода $p = 2^{i+1}, i \rightarrow \infty$, сменяющийся обратным процессом последовательного кратного двум уменьшения периода цикла $p = 2^{i-1}$, то есть прямая и обратная бифуркация бывает при увеличении одного и того же бифуркационного параметра. Подобные «paired cascade» обнаруживались ранее в двумерных отображениях типа «аттрактор Эно» и пока не ясно, может ли получить данный сценарий поведения биологическое объяснение.

В числе других нелинейных эффектов можно наблюдать появление в диапазоне значений параметра одновременно существующих в Ω_2 двух устойчивых циклов периода $p = 2$.

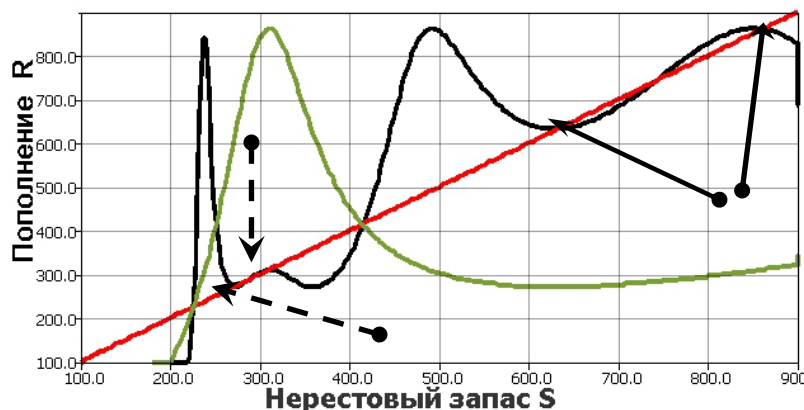


Рис. 5. Появление двух циклов периода $p = 2$ для $\psi(\psi(S))$

На рис. 5 показано появление четырех новых стационарных точек (показанных на рисунке стрелками) у второй итерации модельной зависимости $\psi(\psi(S))$, которые образуют два цикла периода $p=2$ у итераций $x_{n+1} = \psi(x_n)$, что невозможно для функций, удовлетворяющих критериям теоремы Сингера. Появление альтернативных циклов может иметь популяционную интерпретацию для популяции рыб, когда одна из составляющих, частично изолированная группа, начинает изменять свою численность по циклу с меньшей амплитудой. Для насекомых вредителей такой вариант поведения реализуется из-за давления паразитов, численность которых сильно зависит от внешних погодных факторов и от предшествующего состояния.

В новой модели реализуется иной метаморфоз фазового портрета в области Ω_2 , не описанный ранее для популяционных моделей. На рисунке показано, как из-за изменения конкурентной регуляции у второй итерации исчезают стационарные точки пересечения с биссектрисой координатного угла. Такое изменение описывает сценарий с переходом в длительную депрессию численности популяции без возможности быстрого восстановления. Аттрактором Ω_2 остается показанный стрелками малый цикл с незначительной амплитудой, который очень близок к репеллерной точке $R_1^* \equiv \partial\Omega_1$, переход которой означает безвозвратную деградацию биоресурсов, так как $\forall x_0 \in \Omega_1 \lim_{n \rightarrow \infty} \psi^n(x_0) = 0 + \varepsilon$.

Биосистема с показанной на рис. 5 зависимостью восполнения – хрупкий объект для управления, так как существует возможность старшей нечетной итерации $\min \psi^k(S) < \partial\Omega_1, k \neq 2^i$, то есть вариант граничного кризиса аттракторов области Ω_2 при увеличении периода циклов.

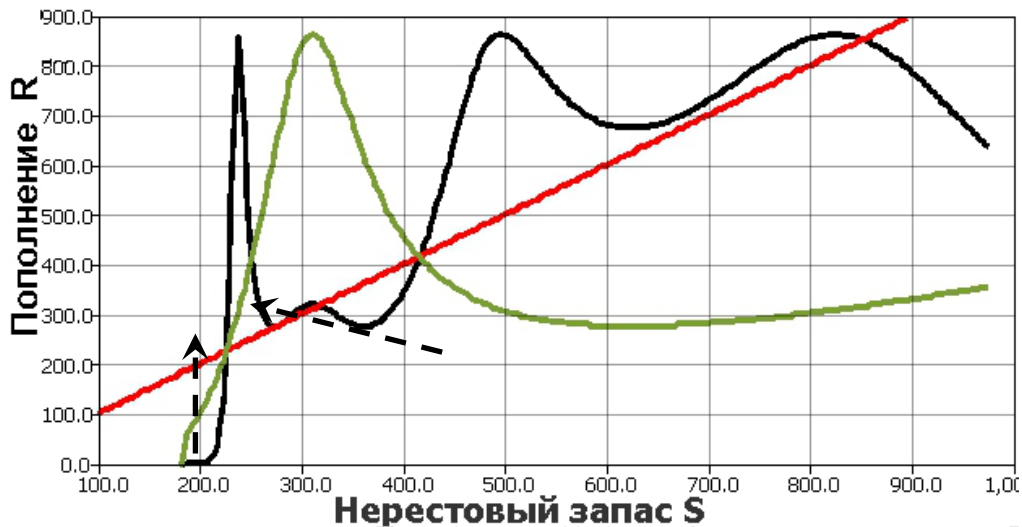


Рис. 5. Зависимость после бифуркации с редуцированием циклических точек $\psi(\psi(S))$

9. Заключение

Расширена методика моделирования, где трактовка эффективности воспроизводства не задается параметром репродуктивного потенциала, но определяется через убыль численности поколения на ранних этапах развития. Скорость убыли изменяется по мере успешности развития поколения. Модель отражает наличие критической минимально допустимой численности для благополучного существования вида. Присутствует репеллер – неустойчивая особая точка первого пересечения кривой с биссектрисой координатного угла. Траектории с начальными условиями, разделёнными репеллером, покидают его окрестность и приближаются к разным аттракторам. Один из аттракторов точка $(0,0)$ на плоскости $R \times S$. Если численность популяции соответствует области притяжения этого аттрактора, произой-

дѣт вымирание. Эффективность воспроизводства популяции, находящейся в надкритическом диапазоне состояния нерестового запаса, весьма велика, что часто служит поводом для ошибочных оптимистичных промысловых прогнозов. Мы это видим в форме пиков на графиках вылова сига и осетра. Популяция долго способна поддерживать высокий процент изъятия, но потом произойдет резкое снижение уловов. Коллапс происходит так, будто мы имеем дело с короткоцикловым видом, а не популяцией, состоящей минимум из 7 возрастных групп. Коллапс сложно предвидеть экспертам, ориентирующимся на влияние гидрологических факторов. На Нижней Волге в 1980 гг. они были благоприятны [18].

В ходе совершенствования метода предложена модель с учетом скачкообразно меняющейся скорости роста в виде гибридной системы на основе предикативного изменения правой части дифференциального уравнения. Обнаружена возможность притяжения соседствующих в некоторой компактной области $\delta \in \Omega_2$ начальных точек к двум альтернативным циклическим траекториям. Эффект сосуществования циклов не наблюдается на бифуркационных диаграммах, так как при их построении используют фиксированные начальные точки. Интервал значений параметра, в котором существует один из циклов, весьма узок, потому для популяции вероятность динамики с переходом на другой устойчивый цикл кажется незначительной. Обоснование такого поведения можно представить для случая нарастающей в процессе адаптации популяционной дивергенции, начальной стадии симпатрического видообразования. Тогда выбор альтернативного цикла актуально трактовать в контексте разнообразия эволюционной стратегии размножения. Гипотеза может служить объяснением возникновению значимых отличий для зависимости запаса и пополнения всех каспийских осетровых. В локальной обособившейся группе перестает действовать отрицательный эффект агрегированной группы, который мы описали функционалом со свойством $\lim_{S \rightarrow \infty} \Theta(S) \rightarrow 1$.

Неустойчивое равновесие в модели представляется точкой-репеллером, но в реальности это размытая область, где положение функции над или под биссектрисой имеет вероятностный характер. Вероятность превышения плавно убывает, но оставляет ненулевые шансы на восстановление запасов при отсутствии промысла за счет сохранности локальных форм, менее подверженных промысловой смертности на миграционных путях.

Для динамики численности насекомых вредителей леса более актуальной представляется ситуация с исчезновением при возникновении бифуркации для другого альтернативного аттрактора – цикла с меньшим средним значением точек траектории. В таком случае будет происходить стремительная вспышка численности с переходом к устойчивым флуктуациям в сохранившемся аттракторе. Вспышки численности насекомых различаются по аспектам прохождения основных фаз на несколько динамических сценариев. Транзитивный апериодический режим траектории был ранее использован нами в моделировании порогового эффекта в воспроизводстве севрюги Каспия [19], но обратный переход из стационарного равновесия к хаосу требовал сильного внешнего воздействия. В задаче о взрывообразной инвазии насекомых для достоверного описания явления необходима разработка оригинального математического описания механизма завершения данного сценария вспышки: триггерного включения дополнительного звена обратной связи, обратного по смыслу функционалу Θ . Включение $\tilde{\Theta}$ переведет популяционный процесс обратно не к апериодическим, но к устойчивым циклическим флуктуациям.

10. Поддержка исследований

Работа выполнена при обобщении результатов проектов РФФИ по математической экологии: № 17-07-00125 (СПИИРАН), №15-04-01226 (совместно с Всероссийским институтом защиты растений), №15-07-01230 (СПИИРАН) и №16–37–00028 для Молодых ученых.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Борисова Т.Ю. Проблемные аспекты моделирования популяционных процессов и критерии их согласования / Т.Ю. Борисова, А.Ю. Переварюха, И.В. Трофимова // Математичні машини і системи. – 2017. – № 1. – С. 71 – 81.
2. Frolov A.N. The beet webworm *Loxostege sticticalis* l. (Lepidoptera, Crambidae) in the focus of agricultural entomology objectives: The periodicity of pest outbreaks: Entomological Review / A.N. Frolov. – 2015, N 2. – P. 147 – 156.
3. Clark L.R. The population dynamics of *Cardiaspina albitextura* (Psyllidae) / L.R. Clark // Australian Journal of Zoology. – 1964. – Vol. 12, N 3. – P. 362 – 380.
4. Ricker W. Stock and recruitment / W. Ricker // Journal Fisheries research board of Canada. – 1954. – N 11. – P. 559 – 623.
5. Guckenheimer J. Sensitive dependence on initial conditions for unimodal maps / J. Guckenheimer // Communications in Mathematical Physics. – 1979. – Vol. 70. – P. 133 – 160.
6. Feigenbaum M. Universal behavior in nonlinear systems / M. Feigenbaum // Physica D. – 1983. – Vol. 7. – P. 16 – 39.
7. Sharkovskii A.N. Coexistence cycles of continuous map of the line into itself / A.N. Sharkovskii // International Journal of Bifurcation & Chaos. – 1995. – Vol. 5. – P. 1263 – 1273.
8. Khodorevskaya R.P. Formation of populations of Acipenseridae sturgeons in the Volga-Caspian basin / R.P. Khodorevskaya, V.A. Kalmykov // Journal of Ichthyology. – 2014. – Vol. 54, Iss. 8. – P. 576 – 583.
9. Панин Г.Н. Современное состояние Каспийского моря / Панин Г.Н., Мамедов Р.М., Митрофанов И.В. – М.: Наука, 2005. – 281 с.
10. Лерега М.И. К методике исследования численности осетровых в Каспийском море / М.И. Лерега, Р.А. Маилян // Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХ. – 1974. – С. 82 – 83.
11. Perevaryukha Y.N. Present status of Caspian sturgeons, biodiversity and some problems of their specific identification by molecular genetic, including caviar / Y.N. Perevaryukha // The 4th International Symposium on Sturgeon. – Oshkosh, Wisconsin, USA. 2001. – July 8 – 13. – P. 121 – 127.
12. Hoyle J. Status of Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*) in Lake Ontario and the Response to the Disappearance of *Diporeia* spp. / J. Hoyle // Proc. of a workshop on the dynamics of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) in the Great Lakes. – 2005. – P. 47 – 61.
13. Courchamp F. Allee Effects in Ecology and Conservation / F. Courchamp, B. Ludek, J. Gascoigne. – Oxford University Press: New York, 2008. – 266 p.
14. Artyukhin E.N. On biogeography and relationships within the Acipenser / E.N. Artyukhin // The Sturgeon quarterly. – 1995. – Vol. 3, N 2. – P. 6 – 8.
15. Анисимова И.М. Ихтиология / И.М. Анисимова, В.В. Лавровский. – М.: Высшая школа, 1983. – 255 с.
16. Ryabova G.D. Variation in morphometric and genetic characteristics of stellate sturgeon juveniles raised at different densities / G.D. Ryabova // Russian Journal of Genetics. – 2006. – Vol. 42, N 2. – P. 182 – 191.
17. Bertalanffy L. Quantitative laws in metabolism and growth / L. Bertalanffy // Quarterly Review of Biology. – 1957. – Vol. 32. – P. 217 – 231.
18. Veshchev P.V. Efficiency of natural reproduction of sturgeons in the Lower Volga under current conditions / P.V. Veshchev, G.I. Guteneva // Russian Journal of Ecology. – 2012. – Vol. 43, N 2. – P. 142 – 147.
19. Переварюха А.Ю. Качественно различные динамические режимы в новых моделях биологических процессов / А.Ю. Переварюха // Математичні машини і системи. – 2013. – № 2. – С. 118 – 129.

Стаття надійшла до редакції 23.06.2017