

МОДЕЛИРОВАНИЕ СЦЕНАРИЯ КОЛЛАПСОВ ПРОМЫСЛОВЫХ ПОПУЛЯЦИЙ У БЕРЕГОВ КАНАДЫ И АЛЯСКИ¹

Аннотация. В популяционных процессах стремительно развиваются особые ситуации, которые трудно спрогнозировать и моделировать традиционными методами. К важнейшим для экономики нелинейным явлениям в экосистемах, помимо вспышек вредителей леса, относится внезапный коллапс запасов популяций промысловых рыб. Проведенный системный анализ статистических данных о промысловых уловах и воспроизводстве популяций показал схожесть перехода к стремительной деградации у различных видов рыб и водных беспозвоночных. Выделены наиболее характерные этапы происхождения явления коллапса ресурсов. На основе метода динамически преопределяемой гибридной вычислительной структуры рассмотрены ситуации коллапсов, которые происходили с крабом у побережья Аляски и с треской у берегов канадской провинции Ньюфаундленд и Лабрадор. Приведены полученные вычислительные сценарии реализации коллапса, состоящие из трех этапов, вплоть до деградации биоресурсов. Бифуркции реализуются целенаправленно из логики процесса. Обобщен метод моделирования для случаев со стационарными пищевыми ресурсами рыб и с динамикой колебаний объемов кормовой базы.

Ключевые слова: гибридные системы, бифуркции, кризис аттрактора, моделирование пороговых эффектов, преопределяемые вычислительные структуры, коллапс атлантической трески, деградация водных биоресурсов, биокибернетика.

ВВЕДЕНИЕ

В работе [1] рассматривалось возникающее в лесах провинций Востока Канады опасное явление, относящееся к экстремальному развитию биологических процессов. Спорадически один раз в 15–20 лет от активности обычно невидимых насекомых происходит гибель массивов ценного леса. С учетом анализа поведения различных видов бабочек с точки зрения теории кибернетической регуляции живых систем в [1] предлагался вычислительный сценарий для развития и завершения явления вспышек вредителей леса. Опасный популяционный процесс насекомых развивался в форме серии пиков численности. Математическая модель затухающих релаксационных пилообразных осцилляций (sawtooth-like oscillations) записана с непрерывным представлением модельного времени на основе запаздывающей регуляции биотического противодействия размножению вредителей. В [1] представлена новая модификация модели вспышки численности насекомых с экспоненциальной формой регуляции эффективности размножения. Использован метод дифференциальных уравнений с двумя отклоняющимися аргументами:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)(U - \gamma e^{-bN(t-\xi)})}{K + N(t-\eta)} \right) - \chi N(t), \quad (1)$$

где r — репродуктивный потенциал (агрегированная и условная величина, естественная характеристика — средняя плодовитость); параметры ξ, η — величины запаздывания, которые имеют различный экологический смысл; K — параметр ем-

¹Работа выполнена в рамках проекта РФФИ №17-07-00125 частично темы АААА-А16-116051250009-8.

кости экологической ниши, как и в модели Хатчинсона (Hutchinson's equation):

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left(1 - \frac{N(t-\xi)}{K}\right)^k.$$

В (1) использована экспоненциальная форма $e^{-bN(t-\xi)}$ для понижения контроля за эффективностью размножения при повышении плотности и параметр независимой смертности χ . Моделирование регуляции осуществлялось иначе, чем в модели «мясных мух» Николсона (Nicholson's blowflies equation), — уравнения с одним параметром запаздывания ξ , но включенным в него дважды:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t-\xi)e^{-bN(t-\xi)} - \chi N(t).$$

Модель (1) хорошо описывает затухание осцилляционной активности, как наблюдалось локально в сценарии вспышек бабочек рода *Choristoneura* в провинции Нью-Брансуик. В [1] отмечалось, что тренд амплитуды колебательной динамики дефолиации лесных массивов существенно отличается в трех соседних провинциях Канады: Нью-Брансуик, Квебек и Онтарио. Оказалось, что если проанализировать новые данные (из проекта [biodivcanada.ca](#), National Forestry Database [2]) об общей активности вредителя хвойных лесов еловой листовертки (*spruce budworm*) *Choristoneura fumiferana*, начиная с 1900 г., в ареале Северной Америки и Севера США включительно, то можно увидеть незатухание пиков активности, что важно для системного анализа. Агрегировано на вековом тренде замечен рост амплитуды в серии пиков вспышек, мощность которых определяется по масштабу сплошного поражения гектаров леса, а не по численности локальных популяций насекомых-вредителей.

Сведения о вспышках свидетельствуют о многообразии экстремальной популяционной динамики и неожиданной ее общности у различных видов. У насекомых семейства *Psyllidae* в лесах Австралии [3] вспышка выражается в форме единичного пика после хаотических флюктуаций. Все подобные экстремальные сценарии нарушают хрестоматийные принципы биологической кибернетики, ведь для насекомых оптимально избегать избыточно высокой плотности и нерационально допускать гибели леса.

Целью настоящей работы является разработка модели для противоположно по характеру и последствиям, но похожего по механизмам регуляции экстремального экологического явления не в лесах, а у берегов Северной Америки.

КОЛЛАПС КАК ЗАКОНОМЕРНОСТЬ РАЗВИТИЯ ПРОЦЕССА

У берегов провинции Ньюфаундленд и Лабрадор на Атлантическом побережье Канады в 1992 г. произошло неожиданное для авторитетных экспертов критическое явление — коллапс запасов крупной трески вида *Gadus morhua* и мгновенный упадок векового рыбного промысла для всего соседнего региона. В большой статье в Википедии это критическое явление называется «Collapse of the Atlantic northwest cod fishery». Случившееся в 1992 г. привлекает внимание и в настоящее время. Моделирование остается актуальной задачей, потому что промысел так и не был восстановлен вопреки всем расчетам и прогнозам. Аналогичное явление происходило у берегов Аляски с крабом и в Перу с экологически несхожим видом промысловых рыб — мелким анчоусом. Таким образом, можно провести сравнительный системный анализ этих ситуаций.

Попытаемся обосновать универсальность метода моделирования кризисных явлений с использованием гибридных моделей — непрерывно-дискретных вычислительных конструкций. Некоторые аспекты задачи о коллапсах, а именно пороговый характер изменения эффективности воспроизводства популяций крупных рыб

аналогичен с задачей построения модели резких изменений в динамике вспышек насекомых, численность которых регулируют паразиты. Покажем, что нелинейные экологические явления можно моделировать ограниченным набором метаморфозов фазового портрета динамических систем (полученного с использованием методов теории бифуркации и свойств хаотической динамики).

МЕТОД ПЕРЕОПРЕДЕЛЯЕМЫХ СТРУКТУР В БИОКИБЕРНЕТИКЕ

Различные типы динамических моделей (непрерывные, дискретные, стохастические) имеют свой спектр возможностей поведения и главное — разные модели обладают строго определенными свойствами для смены качественных режимов. Существует ограниченный набор таких трансформаций, их условия устанавливаются фундаментальными теоремами с критериями, не зависящими от биологической, химической и другой интерпретации модели.

В [1] разработано дифференциальное уравнение (1) с двумя запаздываниями для серий вспышек листовертки в целях получения специфической формы затухающих негармонических колебаний с повторной индукцией вспышки. В дискретных системах не имеется возможности достичь в модели плавного изменения амплитуды цикла, а лишь резких изменений периода циклов в порядке теоремы Шарковского. Однако в общем случае траектория дискретных итераций [4] имеет большие возможности смены режимов поведения траектории. Можно получить устойчивое равновесие, циклическую динамику или хаотическое движение трех различных типов.

Циклы одной величины периода p в итерациях не эквивалентны. Циклы отличаются порядком обхода их точек. Цикл с перескоками из четырех точек, который возник из цикла длины 2 после бифуркации удвоения периода, и монотонный цикл $p = 4$, появившийся после касательной бифуркации, — это топологически различные циклы. Длинные циклы периодов $p > 3$ в итерациях $x_{n+1} = f(x_n, x_{n-1})$ использовать затруднительно, они получаются в очень узких диапазонах значений параметров среди апериодических интервалов их значений. Нечетные циклы появляются иначе, чем четные.

Более того, тип движения траектории зависит не только от значений параметров. Теория Фейгенбаума перехода к хаосу через бесконечные удвоения применяется только для дискретных систем с единственным «глобальным» притягивающим множеством [5]. В общем случае границы между различными аттракторами тоже влияют на типы поведения траектории, и тип переходного движения определяет выбор начальной точки траектории.

Действительно, не все трансформации поведения дискретных динамических систем можно объяснить. Часто эти метаморфозы в моделях биосистем лишние — не имеют обоснования в экологии, как например внутренний кризис фрактального хаотического аттрактора. Если модель предполагает хаотизацию по Фейгенбауму или сценарий хаотизации Помо–Манневиля, то с ними появится весь их набор из нелинейных эффектов, кризисов и субдукций. Для того чтобы в задачах о популяционных изменениях использовать динамику функциональных итераций в моделировании природных процессов, нужно рассматривать только необходимые трансформации поведения. Для этого имеет смысл перейти к методу итераций изменяющейся функции (с внешним воздействием): $x_n = \varphi_Y(x_{n-1}) + \kappa(\mathbf{a})$, где φ_Y — зависимость оператора эволюции ψ от времени Y , которое внутри будет сложным, т.е. состоять из группы кадров. Цели можно добиться в непрерывно-дискретных системах, выстраивая логику изменений в расчетах по определенным правилам.

Для получения сложной динамики сценариев с воздействием решим задачу вычислительного расчета частных пороговых эффектов — внутренних критических состояний популяций. Стремительное снижение выживаемости на ранних стадиях онтогенеза бывает непропорционально большим, чем сокращение общей

численности популяции, — это пороговый эффект. Альтернативный пороговый эффект — резкое ослабление действия паразитов на насекомых-вредителей. В биологии известен положительный эффект агрегированной группы, когда для эффективного выращивания потомства социальным животным нужно поддерживать большую численность коллектива. Обеспеченность пищей и защищенность на ранних стадиях развития в группе повышается. Однако эффект группы может вдруг стать и симметрично отрицательным.

Системный анализ нелинейных процессов у рыб и насекомых лучше строить на основе математического описания выживаемости поколений популяций в раннем онтогенезе. Применительно к изменяющимся условиям в эколого-физиологическом развитии видов предложенные автором вычислительные модели логично формировать в виде логико-событийных структур. Для построения модели популяций с выраженнымами стадиями развития используется форма времени с дискретной и непрерывной составляющими, а также упорядоченное кадрирование непрерывных отрезков модельного времени Υ . Гибридное время формализуется для приведенной задачи в виде мультимножества кортежей из упорядоченных элементов $\Upsilon = \bigcup_n \left\{ \partial L_n, \left\{ \bigcup_i [t_i^0, t_{i+1}^T] \right\}_n, \partial R_n \right\}$.

Рассмотрим дискретные изменения траектории, однако вводить компоненту событийности будем при управлении развитием непрерывного процесса. Форма времени с непрерывной и дискретной компонентами оставляет щели $\{\partial L, \partial R\}$ слева и справа от непрерывного кадра для выполнения перестроений в выделенных условиях точках системных событий и перехода к расчету развития следующего смежного поколения.

Первая идея представленного метода состоит в том, что модель популяционного процесса формируется на основе динамически переопределяемой системы. В задачах о рыбах или насекомых ключевой биологический аспект позволяет рассматривать последствия неизбежных онтогенетических изменений в их жизненном цикле как фактор нелинейной динамики. Вторая идея метода — устанавливать события, за которыми следуют изменения процедуры расчета модели. Выделять события можно по предикатам, не обязательно связанным с модельным временем. Изменения управляющего воздействия извне нетрудно анализировать по сценарию, т.е. по ходу вычислительного эксперимента.

Для построения модели стадийного онтогенеза предлагается предиктивно переопределяемая вычислительная структура с тремя последовательными режимами изменения состояния поколения от $N(0)$ до $N(T)$. Система описывается дифференциальным уравнением с набором возможных форм для правой части и дополнительно с множеством предикатов для смены режима расчетов. Представим общую модель с неспецифичными обобщенными тремя стадиями развития онтогенеза на интервале $t \in [0, T] \equiv \bigcup_i \{[t_1^0, t_i^T]\}, i = 1, \dots, 3$. Введем запаздывание

$t - \eta$, но не как в (1), а только для старшей стадии, что связано с исчерпанием ресурсов предыдущими стадиями. Первое основное уравнение гибридной модели для изменения численности

$$\frac{dN}{dt} = \begin{cases} -(\alpha_1 w(t)N(t) + \beta)N(t), & t < \tau, \\ -\alpha_2 N(t)/w(\tau) - \beta N(t), & \tau < t < \tau + 5\eta, \\ -\alpha_3 w(t)N(t)N(t-\eta), & t > \tau + 5\eta, w(t) < \bar{w}, \end{cases} \quad (2)$$

где $\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3$ и β — различно трактуемые коэффициенты ювенальной смертности в зависимости от плотности исходной генерации и зрелых особей S , \bar{w} — пороговый уровень развития для выхода поколения из ювенальных факторов смертности, переменная $w(t)$ описывает динамику размерного развития поколения.

В приведенном методе перестроения происходят между режимами изменения состояния, что отличается от переходов между самими состояниями, как это обычно случалось в дискретно-событийных моделях. Реализация модели в вычислительной среде осуществляется гибридным автоматом [6]. Такой автомат с переходами представляем как граф с ориентированными дугами — направлениями трансформации правой части от исходного положения, и с вершинами — альтернативными формами правой части, для которых рассчитываются сопряженные начальные условия из предыдущего непрерывного кадра. Перестроения правой части основного уравнения (2) происходят предиктивно по отсчетам кадров времени (назовем такие переходы таймированными «time-forced») или будут вызваны реляционными «relation-forced» переходами. Во втором случае изменение вида уравнения происходит по вычислению соотношений у внутренних модельных переменных, которые связаны с расчетами вспомогательных уравнений в модели.

Чтобы иметь возможность проводить сравнения в наборе предикатов, расчет сокращения численности необходимо дополнить вычислением других биологических показателей. Наиболее важным из них является темп среднего весового прироста поколений, который опишем через показатель динамики размерного развития $w(t)$.

Базовая гибридная структура (1) решается численно во взаимосвязи со вспомогательным показателем темпа размерного развития $w(t)$ поколения. Второе вспомогательное уравнение, которое непосредственно связано с моделью (2), запишем так:

$$\frac{dw}{dt} = \frac{\rho}{\sqrt[3]{(N(t) + \delta)^2}}, \quad (3)$$

где δ — поправочный показатель для зависимости темпов прироста от плотности конкурирующих за ресурсы особей поколения, ρ — фиксированно задает в модели доступность пищевых ресурсов, что можно применять в большинстве случаев, когда скорость восполнения кормовых объектов велика (актуально для случая выращивания рыб). Влияние на выживаемость (фактор, связанный с плотностью поколений) установлено экспериментально для скорости развития личинок многих насекомых [7].

РАСШИРИЕМОСТЬ БАЗОВОЙ ВЫЧИСЛИТЕЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ

В расширении модели показатель в числителе (3) можно задать динамически $\rho(t)$ третьим вспомогательным уравнением. Особи могут конкурировать между собой за возобновляемые ресурсы. Если полагается, что кормовая база пре-бывает в стационарном равновесии $\rho(t) \rightarrow K$, то можно использовать (в зависимости от удобства настройки) уравнение квадратичной саморегуляции Ферхольста — самой популярной формы регуляции ($k=1$) с параметром емкости экологической ниши K и независимой убылью численности:

$$\frac{d\rho}{dt} = \vartheta \rho(t) \left(1 - \frac{\rho(t)}{K}\right)^k - \zeta N(t), \quad (4)$$

где ϑ — репродуктивный параметр, сравнимый с коэффициентом потребления корма ζ , K — балансовая величина равновесия, означающая емкость насыщения экологической ниши, по сути аналогична величине из модели (1). Можно применять уравнение с логарифмической функцией саморегуляции модели Гомпертца

$$\frac{d\rho}{dt} = \vartheta \rho(t) \ln\left(\frac{K}{N(t)}\right) - \zeta N(t). \quad (5)$$

Модели (4) и (5) отличаются положением точки t^* перегиба $N''(t^*) = 0$, где вторая производная изменяет свой знак, что означает убывание темпов прироста численности.

Для задачи о коллапсе трески достаточно вспомогательных уравнений (3) и (4). Разрабатываемый метод можно применять к более широкому кругу ситуаций. Согласно условиям задачи требуется динамика колебаний кормовых ресурсов, связанных с климатическими или сезонными изменениями. В таком особом случае для моделирования можно использовать уравнение с запаздыванием $\dot{\rho} = \vartheta f(N(t - \xi))$, как в (1), и с коэффициентом хищничества ζ , как в модели Вольтерра. Тогда при увеличении $\vartheta \xi$ наблюдается самая распространенная в биологической кибернетике бифуркация Хопфа (Hopf bifurcation) [8] с возникновением орбитально устойчивого цикла $\rho_*(t; \vartheta \xi)$, передающего колебания в $w(t)$. Можно непосредственно ввести запаздывание в уравнение (4) или (5):

$$\frac{d\rho}{dt} = \vartheta \rho(t) \left(1 - \frac{\rho(t - \xi)}{K}\right) - \zeta N(t). \quad (6)$$

В (6) вокруг равновесия K возникают колебания. Вместо квадратичной можно использовать другую, экспоненциальную функцию саморегуляции

$$\frac{d\rho}{dt} = \vartheta \rho(t - \xi) e^{-b\rho(t - \xi)} - \zeta N(t) - \chi \rho(t). \quad (7)$$

Запаздывание ξ в данном случае не предполагает сущностной интерпретации, но оно необходимо для феноменологического описания колебаний объема ресурсов. Однако самые очевидные варианты уравнений с запаздыванием при численном моделировании имеют существенный недостаток. При необходимости увеличения периода между максимумами колебаний с ростом $\vartheta \xi$ происходит быстрый рост амплитуды цикла $\rho_*(t)$. Минимумы становятся чрезвычайно малыми: $\lim_{\xi \vartheta \rightarrow \infty} \min \rho_*(t) = 0$. Околонулевые значения ρ недопустимы для расчетов (3), это не соотносится с физической реальностью.

Предложим новое специальное уравнение для варианта модели с колебанием объема ресурсов

$$\frac{d\rho}{dt} = \vartheta \rho(t) \left(\frac{K - N^2(t - \xi)}{K + zN^3(t - \xi)} \right) - \zeta N(t). \quad (8)$$

В данном случае после бифуркации рождения цикла получим релаксационные колебания — пики значительной амплитуды негармонической формы, начинающиеся от ненулевого порогового значения около потерявшего устойчивость равновесия.

Вариант модели с учетом (8) без недостатка глубоких минимумов флуктуаций актуален для ряда задач с сезонной изменчивостью, когда генерируется несколько поколений в различных условиях. Ситуация соответствует осеннему минимуму корма, что естественно для планктона. Таким образом, констатируем, что базовая модель может адаптироваться к специфическим случаям.

Биологическое обоснование применения численного вычисления $R = N(T) = \varphi(N(0))$ в виде оператора эволюции для анализа итераций $R_{n+1} = \varphi(R_n)$ строится на теории формирования пополнения промысловых запасов рыб — кривых «запас–пополнение» в [9].

ВАРИАТИВНОСТЬ БАЗОВОЙ ГИБРИДНОЙ СТРУКТУРЫ

Идея представления базовой модели с непрерывно-дискретным временем и зависимостью оператора эволюции φ от смены кадров гибридного времени Υ существенно вариативна в конкретной ситуации при выборе формы и количества вспомогательных уравнений. В этих уравнениях описываются факторы опосредованной регуляции численности поколения, тогда как в базовой модели — непосредственные факторы. Благодаря методу, позволяющему расширять базовую модель, указанная идея стала значимой для экстремальной дина-

ники многих видов с большой плодовитостью λ . Для многих видов насекомых и рыб актуально численно рассчитывать именно колебания ювенальной выживаемости для прогнозирования их долговременной динамики. Численность многих вредных насекомых фитофагов регулируют паразиты. Осы-паразиты атакуют обычно одну из стадий развития псилюл, чаще всего их яйца [10]. Реакция паразитов обусловлена наличием скопления доступных жертв, а именно $N(0)$. Реакция врагов на начальную численность обусловит специфическую модификацию уравнения для динамики убыли поколения:

$$\frac{dN}{dt} = \frac{-(\alpha_1 w(t)N(0) + \beta)N(t)}{t} < \tau. \quad (9)$$

В (9) на первой стадии учтены отличные от рыб особенности регуляции выживаемости для лесных насекомых. Уровень воздействия врагов насекомых зависит от предпочтения паразитов и обусловлен скученностью самых доступных для атаки жертв.

В результате численного решения задачи Коши для всех значимых $N(0) \in \mathbb{N}$ получена функциональная зависимость $N(0) \rightarrow N(T) \equiv \varphi(N(0))$ от начальной (яиц или икры) группы особей $N(0) = \lambda S$. Далее в гладкие зависимости необходимо добавить возможности для описания скачкообразных изменений поведения траектории, при этом избегать скачкообразных изменений во внутренних параметрах системы.

ОБЩИЙ МЕТОД РАСЧЕТА ПОРОГОВЫХ ЭФФЕКТОВ

Из практических наблюдений известно, что при малой численности нерестового запаса многократно усиливается влияние неблагоприятных факторов среды на воспроизводство популяций. Эффективность нереста севрюги *Acipenser stellatus* по показателю численности молоди рыб [11], попавшей из Волги в Каспийское море, резко снижается, если численность нерестового запаса рыб (ввиду продолжительного превышения норм вылова) станет меньше пороговой (рис. 1). Непропорциональное сокращение восполнения запасов невозможно предвидеть корреляционными методами. Необходимость учета пороговых изменений параметров важна в объяснении проблемы низкой эффективности искусственного воспроизводства осетровых рыб Каспия. Столь низкий процент возврата в реку мальков осетровых рыб, выпущенных в Каспийское море, не могли объяснить ихтиологи. Преувеличение желаемых результатов стало одной из причин уничтожения трех популяций при хищническом и неконтролируемом промысле. Пороговый эффект очевиден в ситуации коллапса трески и связан с каннибализмом.

Новизна предлагаемого подхода заключается во внедрении в базовую гибридную и предиктивно переопределляемую динамическую систему триггерных функционалов — динамических коэффициентов для итераций $\varphi^t(x_0; \Psi)$, $\Psi \neq \text{const}$, но только с ограниченной областью воздействия на допустимом множестве значений аргумента. Функционал Ψ сохранит свое значение на всем объединенном интервале непрерывного модельного времени $\{[t_1^0, t_i^T]\}_i$. Значения функци-

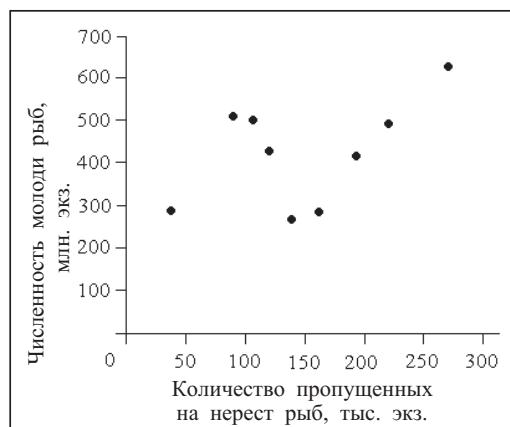


Рис. 1. Пороговый эффект в восполнении запасов севрюги Каспия

ционалов изменяются при смене кадра. Функционалы к уравнениям необходимо выбирать из условий решаемой задачи.

В уравнении убыли численности поколения обозначены два коэффициента смертности: αN^2 , зависящий от внутривидового взаимодействия квадратично, и βN — независимый линейный. Сомножитель αw учитывает быстрейшее исчерпание необходимых для развития ресурсов по мере повышения биомассы рыб. Оказалось, имеет смысл учитывать потери воспроизводства на стадии t_1^0 для мигрирующих рыб при низкой плотности зашедших на нерест в реку половозрелых особей. Эффект потерь репродуктивной активности рыб реализуется в модели триггерным функционалом, зависящим от величины родительской популяции S , из которого рассчитывались начальные условия $N(0)$. Функционал ограничен диапазоном принимаемых им значений $E(\Psi) = [2, 1]$. Область значений таких функционалов $E(\Psi)$ справа (или слева) всегда должна иметь единичный предел:

$$\begin{aligned} \Psi(S) &= 1 + \exp(-\sigma S^2), \quad \lim_{S \rightarrow \infty} \Psi(S) = 1, \quad \Psi(0) = 2, \\ \frac{dN}{dt} &= -\alpha w(t) N^2(t) - \Psi[S] \beta N(t), \end{aligned} \tag{10}$$

где параметр $\sigma < 1$ — степень выраженности порогового эффекта. Биологическая причина проявления описываемого функционалом эффекта наступает вследствие снижения вероятности образования нерестовых пар на большом протяжении нерестилищ. Таким образом, можем создавать сценарии с использованием метаморфозов дискретной траектории.

ВАРИАНТЫ СЦЕНАРИЯ КОЛЛАПСА БИОРЕСУРСОВ

Численное решение итоговой модели $R = N(T)$ с учетом (10) используется как оператор эволюции функциональных итераций $R_{n+1} = \varphi(R_n) - qR_n$. Величина q — доля промыслового улова — может принимать значения от 0 до 0.9. По сравнению с применявшимися ранее для расчетов нелинейными итерационными моделями автором получены оригинальные свойства динамики траектории, актуальные именно для рассматриваемых проблем. Хаотизацию траектории через каскад бифуркаций удвоения периода можно получить в итерациях известных в вычислительной биологии зависимостей, как в $x_{n+1} = ax_n e^{-bx_n}$, $a > e^2$, и $x_{n+1} = ax_n / (1 + (x_n / B)^b)$, $b > 2$. Для рассматриваемой задачи считаем, что свойство хаотичности с фрактальным аттрактором не актуально.

В задаче о коллапсе трески и краба важнее получить разделение фазового портрета траектории неустойчивой точкой-репеллером. Зависимость φ будет иметь более одного максимума, а итерации получат две области притяжения альтернативных аттракторов. У неунимодальной функции, таким образом, не выполняются условия теоремы Синжера [12] для реализации сценария перехода к хаосу через каскад удвоения периода цикла по теории Фейгенбаума [13]. Модель имеет возможность образования хаотического репеллера при изменении положения экстремумов зависимости $\varphi(\lambda S)$, но это другой тип хаоса, чем в аттракторе Фейгенбаума. Получен вариант переходного хаотического состояния.

Поскольку выразительные средства ограничены, у функциональных итераций возможны только три топологических типа аттракторов: равновесие (цикл периода $p < \infty$), аттрактор в форме канторовского множества и интервальный аттрактор из объединения бесконечного множества несвязных отрезков. Для итераций возможны три типа бифуркаций: прямые, обратные и метаморфизы аттракторов. С последними могут происходить кризисы, а именно фрактальный аттрактор может состоять из нескольких ветвей (внутренний кризис), а аттрактор —

утрачивать свойство инвариантности (внешний кризис).

Проанализируем проблему и попытаемся понять, почему коллапс происходит столь неожиданно. Чрезмерная интенсивность промысла считается первой причиной деградации всех биоресурсов. Коллапс запасов трески в Северной Атлантике в 1992 г. самый масштабный по экономическим последствиям от прекращения векового промысла. Коллапс принципиально отличается от постепенного монотонного истощения запасов, поэтому его трудно предотвратить регуляцией квоты. Так, когда происходило неуклонное медленное уничтожение осетровых рыб Каспийского моря, все специалисты предсказывали деградацию, но не могли ее предотвратить.

В Википедии коллапсу трески посвящена подробная статья, в которой приведен график динамики уловов перед прекращением промысла, однако для анализа управления запасами гораздо информативнее рис. 2 из [14]. На нем сплошной линией показана динамика уловов, а точками — размеры квоты, предназначеннной для вылова в тыс. тонн. Штриховой линией обозначена рассчитанная предполагаемая величина запасов трески, которая, как выяснилось только после наступившего коллапса, не соответствовала ходу процесса. Очевидно, оценка запасов превышала их реальную величину.

Наблюдалось два резких снижения уловов трески у берегов Канады без их восстановления, поэтому в вычислительном сценарии должно быть столько же трансформаций фазового портрета.

После первого снижения уловов в 1970 г. рыболовы несколько лет не могли освоить выделенную им квоту, рассчитанную по когортным популяционным моделям и статистическим методам. Со временем величина уловов начала соответствовать оценкам квот. В 80-х годах квоту успешно осваивали и она почти не изменялась. Это были идеальные условия для ведения промыслового бизнеса. Однако ситуация внезапно кардинально изменилась. В 1996 г. прогнозировалось восстановление промысла трески у Ньюфаундленда через девять лет [14], но это до сих пор не произошло. Изначально мораторий на вылов рыбы ввели на два года. Никто из авторитетных экспертов-биологов не мог предсказать столь длительной деградации ценных биоресурсов. Коллапсы ранее происходили с сельдью, анчоусом — короткоцикловыми рыбами. Треска — хищник-каннибал с длинным жизненным циклом, значит, существуют резервные поколения, но они не повлияли на регенерацию.

Помимо снижения численности популяции произошли изменения в ее генетической структуре, треска медленнее набирала вес, раньше наступало половое созревание, сократился жизненный цикл. Подобные сдвиги характеристик онтогенеза описываются набором параметров вспомогательных уравнений предложенной гибридной вычислительной структуры. Мнение экспертов о причинах коллапса противоречиво [15].

Аналогичная ситуация с коллапсом без восстановления произошла с камчатским крабом у берегов Аляски в 1985 г. (рис. 3). Для краба вида *Paralithodes camtschaticus* еще нагляднее виден нелинейный характер процесса деградации. Очевидны три этапа процесса коллапса и колебательная составляющая одного из них.

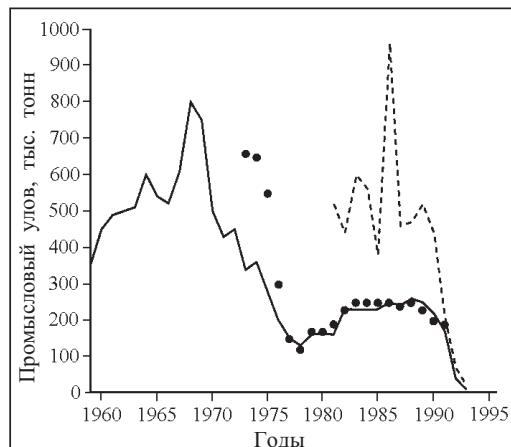


Рис. 2. Динамика коллапса запасов трески в 1992 г. у берегов Канады [14]

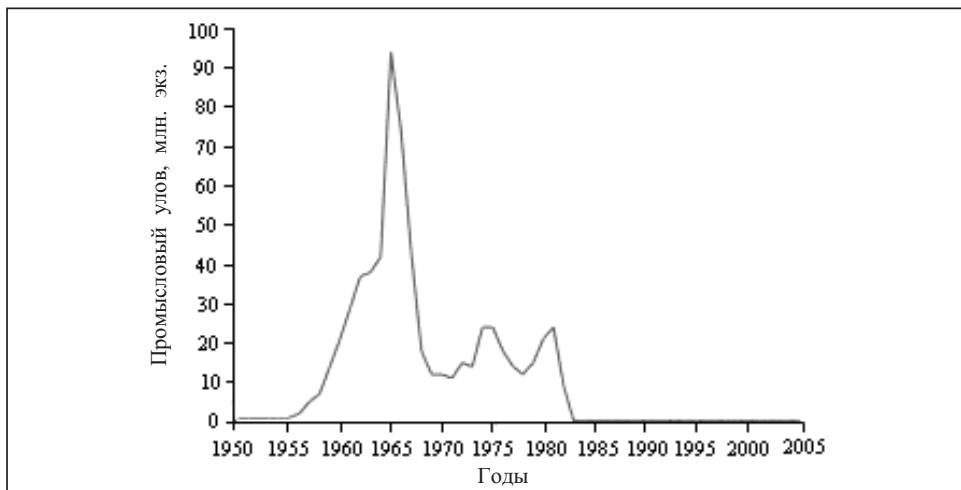


Рис. 3. Динамика коллапса запасов Камчатского краба вида *Paralithodes camtschaticus* у берегов Аляски

Краб, как и треска, — это крупные хищники-каннибалы, живущие более 10 лет. Снижение запасов у короткоцикловых рыб аналогично проходит в три этапа, как в случае вылова анчоуса у берегов Перу и его коллапса в 1982–1984 гг. Фазы, предшествующие коллапсу, схожи с ранее указанными примерами. Однако очевидно отличие — восстановление анчоуса более эффективное, чем запаса трески у берегов Канады и краба у Аляски [16]. Восстановление можно описать только стохастической моделью. Популяционные вспышки типичны для мелких быстро созревающих видов рыб. Треска созревает долго, а осетровые рыбы — очень долго, поэтому объяснимо стремление истощенных популяций сократить жизненный цикл.

ВЫЧИСЛИТЕЛЬНАЯ РЕАЛИЗАЦИЯ СЦЕНАРИЯ КОЛЛАПСА

Для математической реализации подобного сценария двухэтапного коллапса предлагается сценарий с двумя метаморфозами в динамике итераций зависимости с четырьмя нестривиальными стационарными $\varphi(R_i^*) = R_i^*$ состояниями: $R_1^* < R_2^* < R_3^* < R_4^*$. Первый метаморфоз — обратная касательная бифуркация с редукцией притягивающего состояния равновесия, а второй — граничный кризис интервального аттрактора, который притянет траекторию после редукции устойчивой точки. Для такого перестроения фазового портрета необходимо как минимум три неустойчивые стационарные точки при сохранении устойчивости нулевого равновесия. Гибридная система позволяет масштабировать зависимость по оси S и целенаправленно изменять положения экстремумов $\varphi(\lambda S)$, как показано на рис. 4. Точки пересечения кривой с биссектрисой координатного угла на графиках — это равновесия функциональной зависимости $\varphi(\lambda S)$. На графике (см. рис. 4, а) показан сдвиг минимума вниз к точке первого равновесия, а график (см. рис. 4, б) — это экстремумы. Триггерный функционал Ψ не изменяет относительного положения четвертого устойчивого равновесия R_4^* , но действует на положение $\min \varphi(\lambda S)$ относительно неустойчивого R_2^* .

Пусть в базовом варианте зависимости в окрестности максимума модельная кривая немного (на 1 %) превышает третье равновесие $\varphi(\max \varphi(N(0)) \pm \varepsilon) > R_3^*$, и если исходное состояние популяции R_0 соответствует диапазону $R_0 \in (R_1^*, R_3^*) \cap \{\varphi^{-n}(R_2^*)\}$, то через ряд апериодических флюктуаций достигается состояние вы-

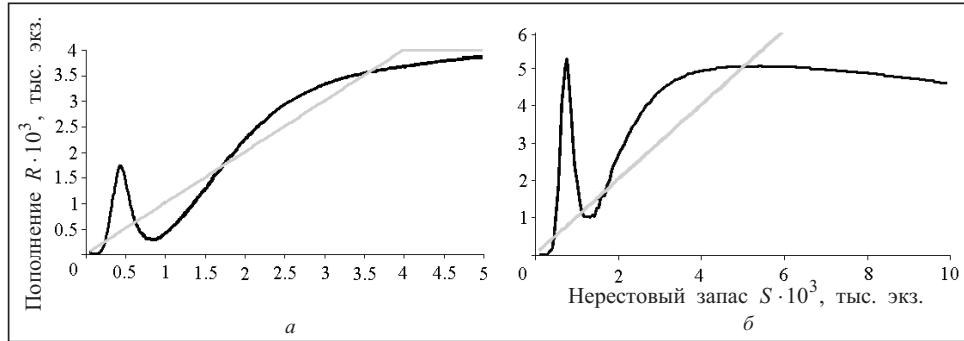


Рис. 4. Трансформация экстремумов и равновесий у функциональной зависимости $\varphi(\lambda S)$

сокой стабильной численности R_4^* . Здесь $\{\varphi^{-n}(R_2^*)\}$ — множество прообразов точек репеллера. Все точки, которые отображаются в неустойчивые стационарные точки или циклы, никогда не притягиваются к аттракторам. Следовательно, область притяжения Ω для точечного аттрактора R_4^* , $R_0 \in \Omega$, $\lim_{n \rightarrow \infty} \varphi^n = R_4^*$, не включает всех прообразов неустойчивых $\Omega \cap \{\varphi^{-n}(R_2^*)\} \cup \{\varphi^{-n}(R_3^*)\} \cup \{\varphi^{-n}(R_1^*)\} = \emptyset$.

Пусть популяция после краткого нестабильного режима восстановилась до устойчивого равновесия и экологического оптимума. Уловы постепенно увеличились, после чего в соответствии с теорией «Maximum sustainable yield» [17] об оптимизации доходов от рыболовства эксперты решили интенсифицировать режим промысла.

Уловы $Y = R_n q_n$ увеличились, после чего было решено увеличить годовую квоту \bar{q}_n . Показатели уловов на первом этапе достигли исторических максимумов, но затем снизились, прошли локальный минимум, не попадая сразу в окрестность критического состояния. В прогнозах на промысел в расчетах гарантированно учитывалась высокая эффективность воспроизводства предыдущих годов. Однако оптимальное состояние быстро ухудшилось, поэтому корректировка разрешенного объема вылова запаздывала. Вступил в действие механизм регуляции, когда при обилии молодых рыб взрослая треска или краб переходит на каннибализм. Уловы после кризиса заметно увеличились до былых объемов. У специалистов по регулированию промысла не было причин радикально пересматривать долю вылова. Однако тренд восстановления обманчив. В реальности продолжительность восстановления связана со случайными факторами. Величина запаса рыб после интенсификации промысла возвращается в апериодический малочисленный режим. Эти колебания без резких скачков и при их статистическом усреднении в оценках вполне можно считать стабилизацией, поэтому в прогнозах учитывают средние показатели за предшествующие годы. В случае запоздалого установления прежней рациональной доли вылова после кратких колебаний следует второе снижение уловов (рис. 5), которое называют собственно коллапсом. Чтобы остановить его, нужно установить $q = 0$ после первого кризиса.

Вычислительный эксперимент со сценарием коллапса показал, что коллапс — процесс закономерный и разделен на этапы, для описания которых требуется два метаморфоза аттракторов. Одному году соответствует в среднем восемь шагов машинного времени. В модели с гибридной структурой сценарий коллапса промыслового запаса развивается в три этапа, продолжительность которых зависит от повышения \bar{q}_n . Основные этапы коллапса составляют быстрое увеличение уловов, относительно медленное их снижение с переходом к третьему этапу — колебаниям. Флуктуации при усреднении за пять лет воспринимаются как стабилизация. Последний этап заканчивается крахом — мгновенным коллапсом (термин позаимствован биологами из астрофизической терминологии).

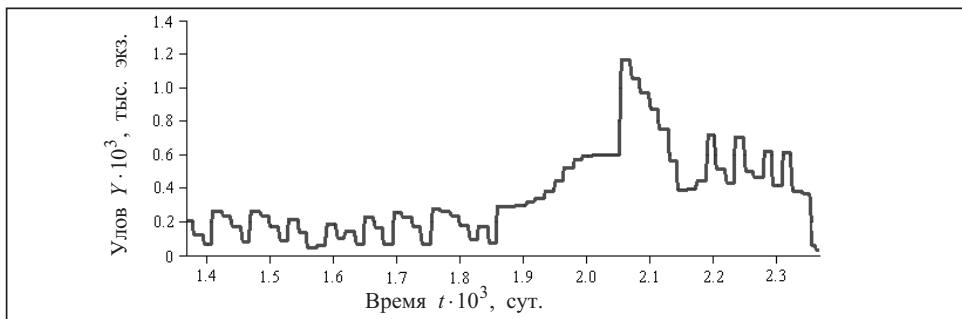


Рис. 5. График сценария коллапса запасов рыб в вычислительном эксперименте в динамике гибридного модельного времени вычислительной среды

Если первичное повышение квоты вылова очень резкое, то угроза коллапса сразу очевидна, флуктуаций может не быть. При регулируемом промысле недопустима столь явная ошибка, а скрытые ошибки при выработке стратегии управления еще опаснее.

Коллапс трески был спровоцирован ложными представлениями о слишком благополучном темпе восполнения данных биоресурсов. До появления критического порога эффективность воспроизводства популяции согласно предложенной модели достаточно высока, это приводит к обманчивым ожиданиям. Мораторий на вылов трески вводился в целях обеспечения вступления в репродуктивный возраст виртуальных «резервных» поколений.

Наблюдаемый в вычислительных экспериментах апериодический режим вызван локально-несвязанным характером области притяжения аттрактора R_4^* . Область не включает множество непрятягивающихся к аттрактору прообразов двух неустойчивых точек: $\Delta = \{\varphi^{-n}(R_2^*)\} \cup \{\varphi^{-n}(R_3^*)\}$. В случае негативного внешнего воздействия на выживаемость изменится конфигурация стационарных точек у масштабируемой по оси ординат кривой. Для модели возможна обратная касательная бифуркация: при слиянии R_3^*, R_4^* с исчезновением устойчивой стационарной точки R_4^* , а также при сохранении оставшихся R_1^*, R_2^* . Изменения означают пребывание популяции при существенно меньшей среднемноголетней численности в режиме флуктуаций значительной амплитуды, которому соответствует интервальный аттрактор, третьего топологического типа в перечне теоремы Дж. Гукейнхэймера [18]. Продолжительность колебаний зависит от положения минимума кривой. Когда происходит сдвиг $\varphi(R_{\min}) < R_1^*$, то реализуются граничный кризис «boundary crisis» интервального аттрактора. Точка R_1^* — неустойчивое критическое равновесие, если $R_0 < R_1^* - \varepsilon$, то реализуется необратимая деградация $R_0 \notin \Delta, \psi^n(R_0) \rightarrow 0$.

При граничном кризисе аттрактор Λ соприкасается с границей своей области притяжения и теряет свойство инвариантности $\varphi(\Lambda) \in \Lambda$. На его месте появляется непрятягивающее хаотическое множество, где ограниченное время пребывает траектория. Поведение всех хаотических систем, в том числе продолжительность в переходных режимах, отличается непредсказуемым характером ввиду чувствительной зависимости от выбора R_0 .

На практике это означает, что когда популяция переходит в состояние спорадических колебаний, то не существует механизмов расчета и предсказания оптимальной величины изъятия, основанных, как известно, на статистической обработке.

Вариативность изменений фазового портрета динамической системы оказалась большей, чем у любых аналогов, и не только вследствие настройки параметров модели, но например, ввиду возможности учета запаздывания при регуляции смертности на одной из стадий развития $N(t-\tau)$. Фактически непрерывно действующее запаздывание в данном случае влияет на поведение дискретной траектории. Воздействие посредством сдвига положения минимума зависимости относительно неустойчивой стационарной точки $R_1^* = \varphi(R_1^*)$ итерации вызывает мгновенную потерю свойства инвариантности.

Редукция стационарного состояния R_4^* в сценарии коллапса происходила вследствие внешнего воздействия — сокращения промысла. Метод можно адаптировать для моделирования самопроизвольного перехода из малочисленного в многочисленное состояние и обратно.

Один из наиболее распространенных сценариев перехода к вспышке численности — пороговый. Последний можно представить математически как неустойчивое равновесие у итераций сложной функциональной зависимости. Суть проблемы в том, что порог должен преодолеваться спонтанно, значит, без внешнего воздействия. Модельная вспышка должна быть редким явлением. Хаотический репеллер вследствие локально-несвязной границы областей притяжения двух альтернативных аттракторов успешно решает данную математическую проблему моделирования редких эффектов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В серии работ автора проводится планомерное совершенствование методологического арсенала теоретической математической биологии и практической биологической кибернетики, как науки о регуляции и оптимальном управлении ценными природными ресурсами — биокибернетики [19]. Для решения задач используются и непрерывные, и дискретные динамические системы, наиболее пригодные для вычислительного описания указанных специфических ситуаций. Для каждой из них разрабатываются собственные алгоритмы компьютерного моделирования. Можно создать общий метод для расчета значимых пороговых эффектов в динамике популяций трески или анchoуса, но его реализация должна быть индивидуальной. В конкретных примерах учитываются такие специфические факторы среды, как эвтрофирование водоемов [20].

В работе решается задача вычислительного моделирования практически важных сценариев — группы ситуаций, которые относятся к экстремальной и переходной динамике экосистем. Метод на основе модели выживаемости поколений применяется к анализу ситуаций коллапса биоресурсов — быстрой и неожиданной деградации запасов рыб, которая не сменяется восстановлением популяции вопреки прогнозам и расчетам специалистов. В основе идеи предлагаемого метода — формализация нелинейной эффективности воспроизводства, которая изменяется пороговым методом только в строго определенных условиях среды [21]. Для задачи используется непрерывно-дискретное время. В гибридной системе уравнений реализован метод триггерных функционалов, действующих в выделенных особых состояниях биосистем. Выбор функционала можно адаптировать к широкому классу моделей, использующих дифференциальные уравнения на фиксированном интервале.

Новизна работы заключается в методике конструирования вычислительной структуры из базового варьирующего форму уравнения и нескольких вспомогательных с событийной компонентой. Численные алгоритмы позволяют вариативно рассчитывать ситуации. Анализируется дискретная составляющая траектории с возмущением и определяется модель (2) системы как предикативно переопределляемая вычислительная структура. Оператор эволюции φ системы изменяется,

но не в непрерывном сегменте времени $t \in [0, T]$, а в гибридном мультимножестве временных кадров с событиями.

В вычислительном сценарии демонстрируется развитие процесса деградации трески *Gadus morhua* в Северной Атлантике и краба *Paralithodes camtschaticus* у Тихоокеанского побережья Аляски. В сценарии выделяются три этапа, которые связаны с логикой управления промыслом, так называемыми «экспертными ожиданиями». На практике модельные сценарии явления коллапса запасов рыб означают, что установление оптимальной квоты вылова q согласно концепции Maximum sustainable yield — опасный путь. Незначительное в процентном отношении, но систематическое превышение норм улова может обернуться катастрофой. В приведенном эксперименте популяция рыб продолжала восстанавливаться при $q = 0.7$, но при $q = 0.707$ развивался коллапс. Предлагается лимитировать технические возможности промысла — параметры орудий лова и запас хода судов, а также рекомендуется вводить краткий мораторий или усиливать ограничения сразу при резком снижении уловов на 17–19 %.

В следующих работах будут обсуждаться сценарии разрушения экологической ниши в результате неконтролируемой инвазии вида, уничтожающего собственные ресурсы, для которого невозможен переход от вспышки в некоторое равновесное состояние.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Perevaryukha A.Yu. Continuous model for the devastating oscillation dynamics of local forest pest populations in Canada. *Cybernetics and Systems Analysis*. 2019. Vol. 55, N 1. P. 141–152.
2. Hennigar R. Applying a spruce budworm decision support system to maine: Projecting spruce-fir volume impacts under alternative management and outbreak scenarios. *Journal of Forestry*. 2011. N 9. P. 332–342.
3. Perevaryukha A.Yu. Modeling abrupt changes in population dynamics with two threshold states. *Cybernetics and Systems Analysis*. 2016. Vol. 52, N 4. P. 623–630.
4. Zayats V.M. Construction and analysis of a model of a discrete oscillatory system. *Cybernetics and Systems Analysis*. 2000. Vol. 36, N 4. P. 610–613.
5. Catsigeras E., Enrich H. Persistence of the Feigenbaum attractor in one-parameter families. *Communications in Mathematical Physics*. 1999. Vol. 207, Iss. 3. P. 621–640.
6. Skobelev V.V., Skobelev V.G. Some problems of analysis of hybrid automata. *Cybernetics and Systems Analysis*. 2018. Vol. 54, N 4. P. 517–526.
7. Reznik S.Ya. The influence of density-dependent factors on larval development in native and invasive populations of *Harmonia axyridis* (Pall.) (Coleoptera, Coccinellidae). *Entomological Review*. 2017. Vol. 97, Iss. 7. P. 847–852.
8. Selezov I.T. Hopf bifurcation in coastal ecogeosystems. *Cybernetics and Systems Analysis*. 2016. Vol. 52, N 4. P. 546–554.
9. Ricker W.E. Stock and recruitment. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 1954. Vol. 11, N 5. P. 559–623.
10. 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*. 2015. N 2. P. 147–156.
11. Veshchev P.V., Guteneva G.I. Efficiency of natural reproduction of sturgeons in the lower Volga under current conditions. *Russian Journal of Ecology*. 2012. Vol. 43, N 2. P. 142–147.
12. Singer D. Stable orbits and bifurcations of the maps on the interval. *SIAM Journal of Applied Math*. 1978. Vol. 35. P. 260–268.
13. Feigenbaum M.J. The transition to aperiodic behavior in turbulent systems. *Communications in Mathematical Physics*. 1980. Vol. 77, N 1. P. 65–86.
14. Roughgarden J., Smith F. Why fisheries collapse and what to do about it. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1996. Vol. 93. P. 5078–5083.
15. Myers R.A. Why do fish stocks collapse? The example of cod in Atlantic Canada. *Ecol. Appl.* 1997. Vol. 7. P. 91–106.
16. Larkin P.A. An epitaph for the concept of Maximum sustained yield. *Transac. Amer. Fish. Soc.* 1977. Vol. 106, N 1. P. 1–11.

17. Barrett R. Population dynamics of the Peruvian anchovy. *Mathematical Modelling*. 1985. Vol. 6, Iss. 6. P. 525–548.
18. Guckenheimer J. Sensitive dependence on initial conditions for one dimensional maps. *Communications in Mathematical Physics*. 1979. Vol. 70. P. 133–160.
19. Sergienko I.V. Main directions in the development of informatics. *Cybernetics and Systems Analysis*. 1997. Vol. 33, N 6. P. 757–827.
20. Nikitina A.V., Semenyakina A.A. Mathematical modeling of eutrophication processes in Azov Sea on supercomputers. *Computational Mathematics and Information Technologies*. 2017. N 1. P. 82–101.
21. Ponomarev V.I., Andreeva E. M., Shatalin N.V. Group effect in the gypsy moth (*Lymantria dispar*, Lepidoptera, Lymantriidae) related to the population characteristics and food composition. *Entomological Review*. 2009. Vol. 89, Iss. 3. P. 257–263.

Надійшла до редакції 19.11.2018

А.Ю. Переварюха

МОДЕЛЮВАННЯ СЦЕНАРІЮ КОЛАПСУ ПРОМИСЛОВИХ ПОПУЛЯЦІЙ БІЛЯ БЕРЕГІВ КАНАДІ І АЛЯСКИ

Анотація. У популяційних процесах стрімко розвиваються особливі ситуації, які важко прогнозувати і моделювати традиційними методами. Одним з найважливіших для економіки цілінійних явищ в екосистемах, крім спалахів шкідників лісу, є раптовий колапс запасів популяцій промислових риб. Проведений системний аналіз статистичних даних промислових виловів виявив подібність етапів переходу стрімкої деградації у зовсім різних видів риб і водних безхребетних. Виділено найбільш характерні етапи походження явища колапсу ресурсів. На основі методу динамічно переозначеній гіbridної обчислювальної структури розглянуто ситуації колапсів, які відбувалися з популяціями крабів біля узбережжя Аляски і тріски біля берегів канадської провінції Ньюфаундленд і Лабрадор. Наведено отримані обчислювальні сценарії реалізації колапсу, що складаються з трьох етапів, аж до деградації біоресурсів. Біфуркації реалізуються цілеспрямовано. Узагальнено метод моделювання для випадків з стаціонарними харчовими ресурсами і з динамікою коливань обсягів кормової бази.

Ключові слова: гібридні системи, біфуркації, криза атрактора, моделювання порогових ефектів, переозначені обчислювальні структури, колапс атлантичної тріски, деградація водних біоресурсів.

A.Yu. Perevaryukha

MODELING OF SCENARIOS OF COLLAPSE OF THE COMMERCIAL AQUATIC POPULATIONS OFF THE COAST OF CANADA AND ALASKA

Abstract. In population processes, special situations are rapidly developing, which are difficult to predict and carry out modeling by traditional methods. The most important nonlinear phenomena for the economy in ecosystems besides outbreaks of forest pests are sudden collapse of stocks of commercial fish populations. According to the out systematic analysis of the data in the dynamics of catches, it turns out that the transition stages of rapid degradation in completely different species of fish and aquatic invertebrates occur in a similar way. We can distinguish the general stages on the way to the collapse of fish resources. Restoration of the already critically depleted aquatic bioresources occurs at different rates. Based on the method of dynamically redefinable hybrid computational structure, we considered situations of collapse that occurred with the crab off the coast of Alaska and northern cod off the coast of the Canadian province of Newfoundland and Labrador. The resulting computational scenarios for the implementation of the collapse consist of three stages up to degradation of the bioresources. Bifurcations are implemented purposefully. The modeling method is generalized for cases with stationary food resources and with oscillatory dynamics of food organisms.

Keywords: hybrid systems, bifurcations, attractor in crisis, simulation of threshold effects, redefined computational structures, collapse of Atlantic cod, degradation of aquatic biological resources, biocybernetics.

Переварюха Андрей Юрьевич,

кандидат техн. наук, старший научный сотрудник Санкт-Петербургского института информатики и автоматизации РАН, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: temp_elf@mail.ru.