

## КАЧЕСТВЕННО РАЗЛИЧНЫЕ ДИНАМИЧЕСКИЕ РЕЖИМЫ В НОВЫХ МОДЕЛЯХ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ

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

---

**Анотація.** У статті описується розробка нових моделей динаміки популяцій на основі розвитку представлення теорії формування промислових запасів риб. Аналіз даних про відтворення і експлуатацію осетрових риб Каспійського моря привів до висновку про необхідність математичного опису ряду нелінійних залежностей. Показано, що розширення екологічних принципів, які формалізуються математичним апаратом, приводить до реалізації якісно різних режимів поведінки при моделюванні популяцій з різними умовами відтворення.

**Ключові слова:** комп'ютерне моделювання екологічних процесів, нелінійна динаміка.

**Аннотация.** В статье описывается разработка новых моделей динамики популяций на основе развития представлений теории формирования промысловых запасов рыб. Анализ данных о воспроизводстве и эксплуатации осетровых рыб Каспийского моря привел к выводу о необходимости математического описания ряда нелинейных зависимостей. Показано, что расширение формализуемых математическим аппаратом экологических принципов приводит к реализации качественно различных режимов поведения при моделировании популяций с различными условиями воспроизводства.

**Ключевые слова:** компьютерное моделирование экологических процессов, нелинейная динамика.

**Abstract.** The article is devoted to development of new models of population dynamics on the basis of concepts development of the theory of fisheries stocks formation. Analysis of data about reproduction and exploitation of sturgeons of the Caspian Sea has led to a conclusion about necessity of mathematical description of a number of nonlinear dependencies. It is shown that the expansion of ecological principles formalizing by our mathematical methods, leads to realization of qualitatively different modes of behavior for populations modeling with different conditions of reproduction.

**Keywords:** computer simulation of ecological processes, nonlinear dynamics.

### 1. Введение

Исторически математическая биология характеризовалась той особенностью проведения исследований, когда предлагаются модели и уже после проводится поиск практического обоснования их свойств. В настоящее время в данной области существенную роль приобретают нелинейная динамика и методы вычислительного эксперимента. Современные средства компьютерного анализа позволяют выявлять ряд уже ранее описанных нелинейных эффектов [1] и констатировать переход к хаотическому режиму при достижении критического значения управляющего параметра на основе вычислений показателей Ляпунова. Тем не менее существует игнорируемая многими проблема перевода полученных результатов расчетов обратно на язык экологии.

Если модели динамики популяции используются для принятия решений при управлении эксплуатации биоресурсов, то противоречия в интерпретации качественного поведения модели имеют существенное влияние при обосновании промысловых прогнозов. Малые скачки параметров влекут важные изменения не только в поведении модели, но и в практических выводах, касающихся популяционных процессов. Однако в основе многих типичных для дискретных систем нелинейных сценариев лежат сугубо абстрактные критерии. Возникает проблема разработки моделей с уходом от ряда нелинейных эффектов, например, от перехода к хаосу через каскад бифуркаций удвоения, так как сценарий реализуется для целого класса отображений при выполнении не имеющих отношения к биологии

условий. В то же время модели должны позволять описывать нетривиальные особенности наблюдаемой динамики популяций и, безусловно, следовать имеющимся из мониторинговых наблюдений сведениям. Таким образом, цель заключается в выделении рационального звена в ряде разнообразных нелинейных эффектов в динамике моделей для адаптации к задачам управления биоресурсами.

Настоящая работа посвящена разработке моделей, описывающих сложные зависимости в воспроизводстве популяций, которые были выявлены в результате анализа данных наблюдений. Исследование динамики моделей должно исключить сценарий каскада бифуркаций и окон периодичности с возникновением множества переходов хаос→цикл. Алгоритмическая реализация моделей строится при дополнении системы уравнений структурами данных, включающих набор предикатов и множество кортежей, которые формализуют изменения управляющих воздействий. На основе трех моделей демонстрируется, как различие заложенных в основу математической формализации экологических гипотез влечет качественные изменения в поведении динамических систем.

## 2. Анализ экологической проблемы

Перед построением моделей природных процессов в вычислительной среде необходимо установить основные влияющие зависимости между факторами. Гипотезу о «нелинейности» на примере популяций осетровых рыб позволил обосновать анализ характера изменения уловов в сравнении с аналогичной статистикой о других популяциях со стремительно сокращающейся численностью запасов.

Данные об общей численности представляются нам серьезно завышенными [2], поэтому был проведен анализ имеющегося массива данных наблюдений, опубликованных в разрозненных источниках о естественном воспроизводстве. Компьютерная обработка данных с использованием алгоритма скользящей средней [3] подтвердила очевидную, но не монотонную и нелинейную зависимость между ключевым соотношением для благополучия рыбной популяции: количеством пропущенных на нерест в реку производителей и численностью скатившейся молодежи в акваторию Северного Каспия.

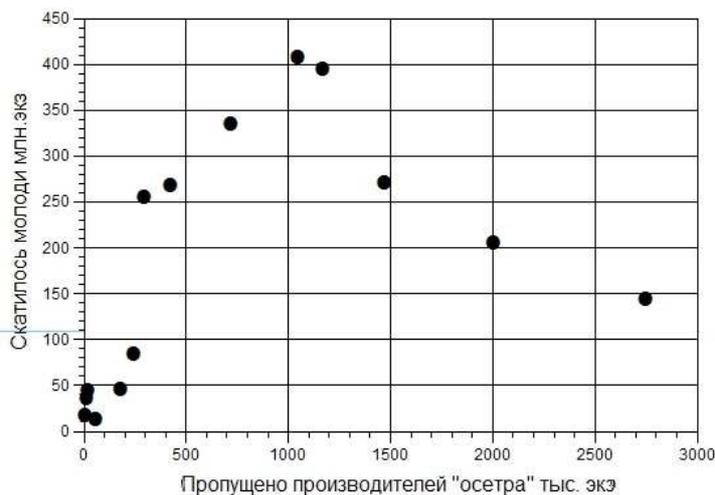


Рис. 1. Данные о воспроизводстве осетра *Acipenser guldenstaedtii*

Зависимость между нерестовым запасом и количеством скатившейся в море молодежи русского осетра *Acipenser guldenstaedtii* определим как несимметрично куполообразную (рис. 1). Восходящая левая ветвь по мере увеличения численности запаса разделяется на две части. Сначала происходит резкое увеличение пополнения, а после достижения 500 тыс. прирост заметно уменьшается и кривая становится полой. Это изменение свидетельствует о некотором сложном и распределенном во времени механизме действия смертности молодежи. Общий характер

графика является следствием воздействия интенсивного промысла на популяцию рыб с длительным жизненным циклом. Отметим также большую вариабельность выживаемости поколения при низких численностях запаса менее 100 тыс. шт., что говорит об усилении действия стохастических факторов среды.

Важнейший вывод для организации эксплуатации запасов этих рыб состоит в том, что на графике отчетливо проявляется действие эффекта группы (описан W. Allee). Эффективность воспроизводства при нересте менее  $400 \cdot 10^3$  стремительно уменьшается.

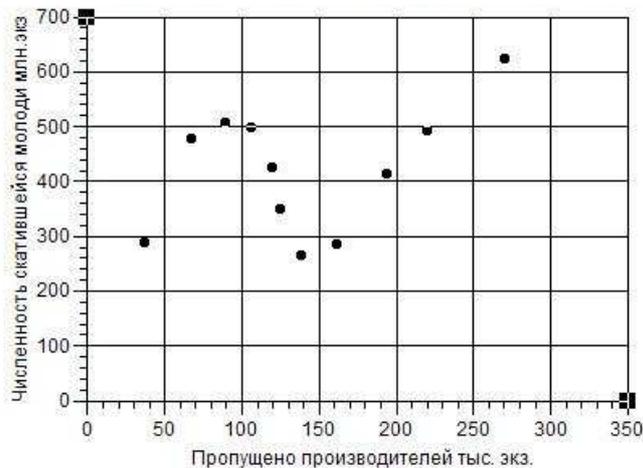


Рис. 2. Данные о воспроизводстве севрюги *Acipenser stellatus*

Осетр и севрюга являются таксономически близкими видами, но экология их нереста существенно отличается. Анализ аналогичных данных для севрюги *Acipenser stellatus* показал, что кривая воспроизводства данной популяции отличается неунимодальным характером. На графике (рис. 2) наблюдаются два выраженных экстремума. Появление второго диапазона минимизации количества скатывающейся молоди в диапазоне значений численности нерестового стада  $115-160 \cdot 10^3$  экз. не вызвано влиянием некоторого неблагоприятного периода, так как этому диапазону соответствуют

данные разных периодов. Между двумя максимумами наблюдается диапазон значений запаса, в которых эффективность воспроизводства резко снижается. Необходимо провести вычислительные исследования по оценке влияния этого эффекта при изменениях промыслового режима.

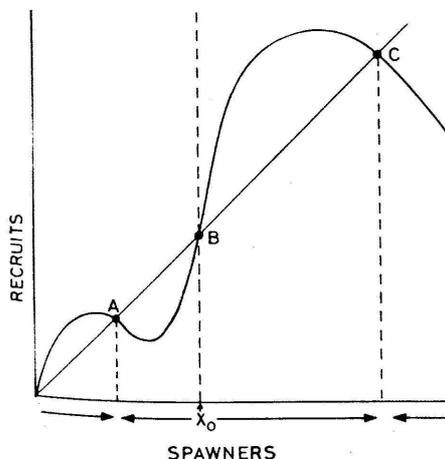


Рис. 3. Зависимость между запасом и пополнением горбуши

Интересны сведения и о других анадромных (размножающихся в реках) видах рыб. Согласно описанию причин деградации популяции горбуши *Oncorhynchus gorbusha* в [4], для лососевых рыб аналогично может наблюдаться волнообразная зависимость пополнения от нерестового запаса (рис. 3). По выдвинутой гипотезе сложный характер графика зависимости определяется различным характером смертности на протяжении периода формирования пополнения в реке и в море. Для популяции должны существовать два стабильных нетривиальных равновесных состояния: с низкой и высокой численностью и одно нестабильное. Однако тогда невозможен случай движения траектории динамической системы из области притяжения А в состояние с высокой численностью С.

Выявленные особенности представляются существенными для выработки планов рациональной эксплуатации. После проведенного анализа была определена задача модельного исследования возможных изменений в динамике биоресурсов с применением новых методов в соответствии с современным уровнем развития вычислительных систем.

### 3. Биологическая нелинейность в экспериментах

Для динамики численности биологических сообществ характерно саморегулирование. Внутривидовым механизмом регуляции у рыб является зависимость между нерестующим запасом и полученным новым поколением. В ихтиологии долгое время разрабатывалась теория формирования пополнения популяций рыб, впервые обоснованная на обширном фактическом материале канадским гидробиологом У. Рикером в работе [5].

После дискуссии среди зарубежных биологов в 1970 г. победила точка зрения, что зависимость должна описываться «куполообразной» кривой. При исследовании таких моделей на ЭВМ возникли несоответствия, ставящие под сомнение обоснованность теории. Проблемы связаны с тем, что на том уровне развития математической биологии не анализировались свойства динамической системы  $M \langle \Omega, t, \psi \rangle$ , где оператор эволюции  $\psi(x)$  есть формализация некоторой параметрической зависимости между основными величинами, характеризующими развитие популяционного процесса. Формула «куполообразной» зависимости запас-пополнение  $R = f(S)$ , представленная в итерационной форме  $R_{n+1} = aR_n \exp(-bR_n)$ ,  $a > 1, 0 < b < 1$ , обладает сложными динамическими режимами поведения траектории в зависимости от изменения значения параметра. Параметр  $a$  отражает репродуктивный потенциал популяции,  $b$  – сопротивление среды.

Возникновение первого топологически неэквивалентного фазового портрета [6] для  $M$  определяется тем, когда производная в неподвижной точке перестанет удовлетворять критерию устойчивости  $|\psi'(R^*)| < 1$ , где  $\psi'(R^*) = f(a)$ . При  $a_1 = e^2$  происходит бифуркация удвоения периода, которая связана с тем, что в итерации, дважды вычисленной  $\psi(\psi(R))$ , возникают неподвижные точки, образующие цикл. Плавное увеличение бифуркационного параметра в диапазоне значений параметра  $a \in [a_1, a_\infty]$  приводит к хаотическому поведению посредством каскада бифуркаций удвоения периода. Изменение поведения системы через бесконечный каскад бифуркаций известно как сценарий хаотизации М. Фейгенбаума и характеризуется «универсальными» константами [7]. Объясняет наличие универсальных констант теория ренормализации, хорошо разработанная для однопараметрического семейства отображений и основанная на том, что у оператора ренормализации есть единственная гиперболическая неподвижная точка в пространстве унимодальных отображений. Сценарий перехода к хаосу реализуется для динамических систем вида  $f: I \rightarrow I, f \in C^2, f'(x) \neq 0: x \neq c, f''(c) \neq 0$  со всюду отрицательным дифференциальным инвариантом Шварца, то есть при выполнении критериев теоремы Д. Сингера [8].

Когда рассматривается появление динамического хаоса в компьютерных моделях природных процессов, необходимо иметь представление о его математическом определении. Известно несколько предложенных определений понятия «хаос» и по данной тематике в рамках математической дискуссии продолжают публиковаться новые работы. Вполне естественно, что исторически в определение включается следующее условие  $v$ :

v) чувствительной зависимости от начальных значений: для  $f: V \rightarrow V$  существует  $\delta > 0$  такое, что для любых  $x \in V, \gamma > 0$  при некотором  $y \in V$ , таком, что  $|x - y| < \gamma$ , и  $n \geq 0$  выполняется  $|f^n(x) - f^n(y)| > \delta$  [9].

Это есть основное, наблюдаемое в вычислительных экспериментах свойство хаоса. Однако авторы [10] показали, что чувствительность по отношению к начальным условиям является следствием двух других условий уже известного определения хаоса Девани:

y) топологической транзитивности  $f$ :

для всех открытых множеств  $U \subseteq V, U \neq \emptyset$  и  $Y \subseteq V, Y \neq \emptyset \exists n \geq 0$ , что  $f^n(U) \cap Y \neq \emptyset$ ;

z) плотности периодических траекторий.

В работе [11] показано, что для случая отображений отрезка  $f: I \rightarrow I$  условия  $v$  и  $z$  следуют из условия  $y$ . Для исследования хаотизации дискретных моделей математической биологии целесообразно воспользоваться именно этими результатами.

Осмыслить переход к хаосу с образованием странного аттрактора Фейгенбаума при  $a = a_\infty$  в популяционной модели с точки зрения биологии на самом деле проблематично. Возникла гипотеза, что переход к хаосу происходит при увеличении репродуктивного по-

тенциала популяции. Однако существует модель Дж. Шепарда, предложенная в развитие теории, относящаяся уже к двухпараметрическому семейству отображений:

$$R_{n+1} = \frac{aR_n}{1 + \left(\frac{R_n}{K}\right)^b}, \quad (1)$$

и бифуркации в (1) могут возникать при увеличении  $b$ , параметра, описывающего степень действия лимитирующих факторов из-за ограниченной емкости среды  $K$ . Существует ряд попыток популяционной интерпретации странных аттракторов в подобных моделях, объектов фрактальной топологической размерности, но ни в одной работе не давалось существенной интерпретации критерию теоремы Д. Сингера об отрицательности шварциана.

$SU$ -отображения обладают целым набором нелинейных эффектов, из которых сценарий Фейгенбаума самый изученный. Возможности интерпретации затрудняются и тем, что «хаотический» диапазон значений  $a$  прерывается при касательных бифуркациях, когда выполняется  $\psi^n(R^*) = 1$  возникновением несчетного количества окон периодичности с устойчивыми циклами различных, нечетных и четных периодов. Появляется цикл периода 3 при  $a = 22,54$  в соответствии с теоремой Ли и Йорка [12], испытывающий бифуркации появления периодов  $3 \times 2^n$ . Исследованиями для двух моделей установлено наличие ряда других нелинейных эффектов [13], в том числе режима перемежаемости. Таким образом, простая «куполообразная» зависимость, рассматриваемая в биологической теории, для нелинейной динамики определяется  $SU$ -отображением и обладает сложнейшим поведением.

### 3. Модель с учетом действия эффекта группы

Анализ причин возникновения нелинейных эффектов привел к идее разработки модели формирования пополнения в виде системы дифференциальных уравнений, учитывающей влияние на смертность условной скорости развития особей, которая уменьшается при возрастании численности поколения:  $w' \sim N^{-k}$ ,  $k < 1$ . Новшеством является введение функции  $\theta(S) = (1 - e^{-cS})^{-1}$ ,  $c < 1$ , отражающей снижение эффективности воспроизводства при деградации популяции, связанное с уменьшением вероятности встречи особей в сезон размножения [14] (эффект группы). Систему запишем таким образом:

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

где  $S$  – величина нерестового запаса;  $w(t)$  – отражает уровень размерного развития поколения, влияющий на увеличение пищевых потребностей;  $g$  – параметр, учитывающий ограниченность количества доступных для молоди кормовых объектов; убывающая функция  $\theta(S) \rightarrow 1$ , которая слабо влияет на вычисление итогового пополнения  $N(T)$ , когда численность запаса достаточно велика;  $\zeta$  – параметр, учитывающий ограничение темпов развития, не зависящее от численности;  $c < 1$  параметр, характеризующий степень действия эффекта Олли;  $\alpha$  – коэффициент компенсационной смертности;  $\beta$  – коэффициент декомпенсационной смертности;  $t \in [0, T]$  специфичный для вида интервал уязвимости. Так как при  $S \rightarrow 0$ ,  $\theta(S)$  неограниченно возрастает, естественное ограничение для модели  $S > 2$ .

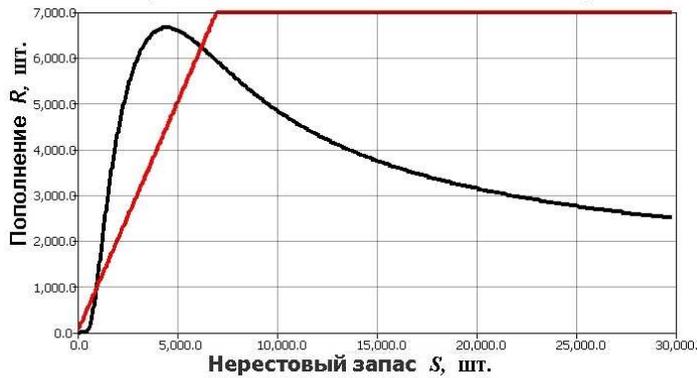


Рис. 4. Зависимость запас-пополнение модели (2)

График зависимости, полученный при численном решении последовательности задач Коши с начальными условиями  $w(0) = w_0$ ,  $N(0) = \lambda S$ , где  $\lambda$  – средняя плодовитость, представляет унимодальную кривую с уменьшающимся наклоном ниспадающей правой ветви (рис. 4) при параметрах  $\alpha = 0,8 \times 10^{-14}$ , по средней плодовитости волжской севрюги за время наблюдений  $\lambda = 225000$ ,  $c = 2,5 \times 10^{-3}$ ,  $T = 50$  сут.

Кривая имеет ненулевую горизонтальную асимптоту и две нетривиальные точки пересечения с биссектрисой координатного угла  $R = S$ .

Фазовое пространство  $\Omega$  динамической системы  $M$  с использованием в качестве оператора эволюции, определяющего полугруппу функциональных итераций  $R_{j+1} = \psi(R_j)$  решения системы уравнений (2), отличается разделением на две области притяжения аттракторов:  $\Omega_1 \cup \Omega_2 \subset \Omega$ , что определяет качественное отличие поведения траектории  $M$  от моделей воспроизводства популяций рыб У. Рикера, Дж. Шепарда, Р. Бивертонна, С. Холта, Д. Кушинга [15]. Существует инвариантная граница подмножеств  $\partial\Omega_1 : \partial\Omega_1 \cap (\Omega_1 \cup \Omega_2) = \emptyset$  и в данном случае неустойчивая точка  $R_1^* = \psi(R_1^*)$  первого пересечения кривой с биссектрисой координатного угла  $R_1^* \in \partial\Omega_1$  со свойством  $\partial\Omega_1 \setminus R_1^* = \emptyset$ .

Анализ устойчивости неподвижных точек  $M$ , исследуемой в вычислительной среде *AnyLogic*, проводилось при численном нахождении свойств  $\psi^2(x)$ . Необходимым и достаточным условием устойчивости неподвижной точки  $x^*$  отображения  $\psi : I \rightarrow I, \psi \in C^2$  является неравенство  $\psi^2(x) > x$  при  $x < x^*$  и  $\psi^2(x) < x$  при  $x > x^*$ . Точка второго, считая от нуля пересечения с биссектрисой  $R = S$ , оказывается устойчивым состоянием равновесия.

#### 4. Событийность в популяционных процессах

Изучение биологических особенностей рыб рода *Acipenseridae* привело к выводам о существенном влиянии быстрых изменений в их онтогенезе, имеющем экспериментальное подтверждение в работах по исследованию смены этапов развития организмов, теоретически обоснованных в [16]. При решении задач создания модели, учитывающей метаморфозы в жизненном цикле, общие для всего поколения, возникает необходимость останавливать расчет уравнений непрерывного процесса, выделять события и выполнять определенные (дискретные) изменения. В современных условиях развития вычислительной математики целесообразно воспользоваться следующим представлением условного модельного времени:

$$\vartheta = \left\{ \left\{ \text{Gap\_pre}_1, [0, T_1], \text{Gap\_post}_1 \right\}_1, \dots, \left\{ \text{Gap\_pre}_n, [T_{n-1}, T_n], \text{Gap\_post}_n \right\}_n \right\},$$

где *Gap\_pre* – «временная щель» для вычисления согласованных начальных условий и проверки предиката на левом конце промежутка очередного длительного поведения; *Gap\_post* – «временная щель», где определяются новые начальные условия на правом конце текущего промежутка  $\vartheta_i$  для решения следующей по порядку или выбранной по условиям предиката задачи Коши.  $T_i$  – время срабатывания перехода, приводящего к смене

поведения, если предикат события принимает значение *true*. Модельное гибридное время определяется пронумерованной и упорядоченной последовательностью «кадров», в которых непрерывная составляющая времени сменяется дискретными отсчетами.

При достижении особых состояний в пространстве переменных состояния (событий) могут изменяться как значения параметров в правых частях, так и форма правой части. События описываются набором булевых функций, определенных на решениях дифференциальных уравнений и позволяющих численному алгоритму выделять из всего множества состояний системы то, которое приводит к изменению поведения. Гибридные системы выделяют в отдельный класс динамических систем и для их исследования разработаны специальные алгоритмы [17]. Современной формой представления таких динамических систем является гибридный автомат, являющийся расширением концепции дискретных карт состояний с условными переходами, где узлам графической формы сопоставлены процессы, описываемые конечным множеством дифференциальных уравнений. Ориентированным дугам соответствуют возможные переходы с указанными для них предикатами:  $pred(t, w(t)) \rightarrow \{false, true\}$ . Алгоритмическая реализация гибридного автомата в вычислительной среде, обладающей достаточной библиотекой численных методов, дает преимущества наглядного описания событий, позволяя сформировать и обрабатывать массив данных о последовательных изменениях процесса.

## 5. Вычислительная структура для этапов развития

Представим модель в виде системы дифференциальных уравнений, учитывая, что коэффициент компенсационной смертности в правой части ведет себя как кусочно-непрерывная функция, а действие вычисленного  $\bar{\theta} = \theta(S)$  имеет смысл только на самой первой стадии после откладки икры. Перейдем к рассмотрению последовательности кортежей, соответствующих стадиям развития  $D_i$ , продолжительностью  $\tau$  или для  $D_1, D_2$ , функционально зависящим от  $w$ , начальной и конечной численностью на интервале стадии:

$$\langle D_0, \tau, N_0(0), N(\tau) \rangle, \langle D_1, f(w_{k1}), N_0(\tau), N(\tau_1) \rangle, \langle D_2, f(w_k), N_0(\tau_1), N(\tau_2) \rangle. \quad (3)$$

В структуре (3) сохраняются значения о промежуточных стадиях развития. Тогда уравнение из (2) для текущей численности поколения  $N(t)$  заменим уравнением с дважды изменяемой правой частью с указанием предикатов осуществления изменений:

$$\frac{dN}{dt} = \begin{cases} -(\alpha w(t)N(t) + \bar{\theta}\beta)N(t), & 0 < t < \tau \\ -(\alpha_1 N(\tau) / w(\tau) + \beta)N(t), & t > \tau, \quad w(t) < w_{k1} \\ -(\alpha_2 w(t)N(t))N(t), & w_{k1} < w(t) < w_k, \end{cases} \quad (4)$$

где  $0 < t < \tau$  – длительность стадии развития  $D_0$ , определяемая биологическими особенностями вида (для осетровых в среднем 8 суток);  $w_k$  – определяет условие остановки и интерпретируется как уровень развития, при достижении которого резко уменьшается действие факторов смертности из-за изменения мест обитания или выхода из-под пресса доминирующего хищника. Для осетровых рыб были выделены две важные смены стадий в раннем онтогенезе: переход на активное питание и начало миграции к морю. Естественно, что физиологи выделяют гораздо больше стадий у личинок и молоди рыб, но их добавление в структуру (3) уже чрезмерно увеличивает вычислительную сложность.

С использованием численного решения (4) в инструментальном пакете моделирования *AnyLogic5*, основанном на языке программирования Java, получена унимодальная зависимость запас-пополнение, описывающая кривую с ниспадающей правой ветвью, соот-

ветствующую данным о воспроизводстве волжской популяции осетра за период наблюдений (рис. 1). Для данной кривой не выполняются условия теоремы Д. Сингера, соответственно невозможен сценарий хаотизации Фейгенбаума.

Фазовое пространство дискретной динамической системы с использованием в качестве оператора эволюции, определяющего функциональную итерацию  $R_{j+1} = \psi(R_j)$  численного решения гибридной системы (4), также разделено на две области притяжения:  $\Omega_1$  и  $\Omega_2$ , границей между которыми служит неустойчивая особая точка первого пересечения кривой с биссектрисой координатного угла. Для траектории существует возможность притяжения к двум аттракторам, но в данном случае аттракторам различного типа. Аттрактор области  $\Omega_1$  – точка с координатами (0,0) на плоскости  $R_j \times R_{j+1}$  ( $R = N(T)$ ). Если текущая численность нерестового запаса популяции соответствует подмножеству фазового пространства  $\Omega_1$ , то такое поведение будет интерпретироваться как переход в состояние необратимой деградации популяции.

Исследование фазового портрета динамической системы показало, что аттрактором для области  $\Omega_2$  является цикл с периодом  $p = 2$ , отвечающий режиму периодических автоколебаний:  $\psi^n(R^*) = \psi^{n+2}(R^*)$ . На рис. 5 приведена полученная в вычислительных экспериментах диаграмма Ламерея с характерным прямоугольником вокруг биссектрисы координатного угла и временная реализация осцилляционной динамики. Циклические точки являются устойчивыми стационарными точками для второй итерации  $\psi^2(R)$ .

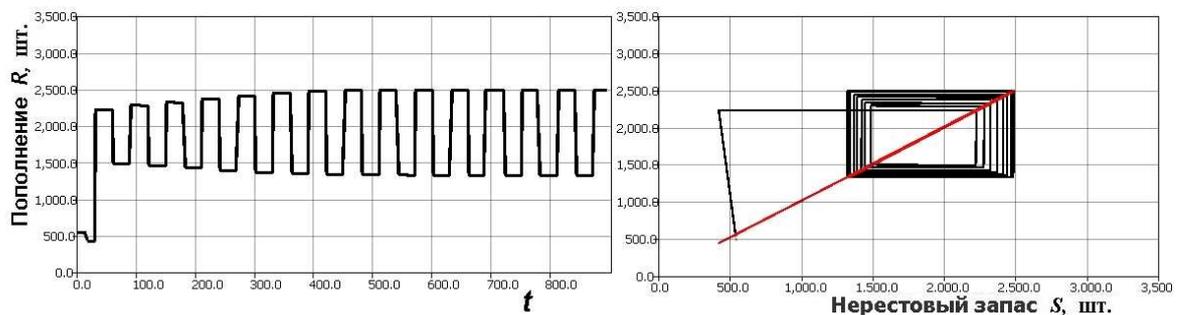


Рис. 5. Притяжение траектории к циклу  $\psi^n(R^*) = \psi^{n+2}(R^*)$  при исследовании (4)

## 6. Возникновение временной хаотичности

Разработка и анализ качественно модифицированной непрерывно-дискретной модели зависимости, наблюдавшейся в воспроизводстве севрюги и гипотетически приводящей к появлению более двух нетривиальных стационарных точек, оказались сложной задачей, не решаемой только изменением параметров в вычислительной структуре (4) из тройки правых частей ОДУ, условий перехода между ними и условия завершения вычислений.

Необходимые свойства удалось получить и исследовать при рассмотрении в контексте моделирования зависимости запаса и пополнения явления, известного по описаниям в других областях математической биологии. Неоднократно наблюдалось, что состояние биологической системы в данный момент зависит от процессов, происходивших в течение некоторого временного отрезка  $\zeta$ , предшествующего настоящему моменту. Запаздывание рассматривалось при моделировании динамики лабораторных популяций насекомых, в частности, для математической интерпретации результатов экспериментов Никольсона [18]. Явление актуально для ситуаций, когда определяющее влияние на смертность оказывает ухудшение условий среды, вызванное постепенным накоплением продуктов метаболизма.

Для моделирования подобных процессов необходима разработка уравнений с отклоняющимся аргументом [19].

По очевидным причинам данное явление не может действовать на стадиях развития  $D_0, D_1$ . Перейдем от первого уравнения системы (2) к системе уравнений с переменной структурой и отклоняющимся аргументом для старшей стадии развития:

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = \begin{cases} -(\alpha w(t)N(t) + \bar{\theta}\beta)N(t), & 0 < t < \tau \\ -(\alpha_1 N(\tau) / w(\tau) + \beta)N(t), & t > \tau, \quad w(t) < w_{k1} \\ -\alpha_2 w(t)N(t - \zeta), & w_{k1} < w(t) < w_k, \end{cases} \\ \frac{dw}{dt} = \frac{g}{N^k(t) + \zeta} \end{cases} \quad (5)$$

где  $\zeta$  – небольшое по сравнению с интервалом уязвимости  $t \in [0, f(w_k)]$  запаздывание. Завершение интервала уязвимости определяется в гибридной модели достижением определенного значения уровня размерного развития, что обосновано с точки зрения физиологии развития.



Рис. 6. Зависимость запас-пополнение с четырьмя стационарными точками

График зависимости запас-пополнение модели (5) четыре раза пересекает биссектрису  $R = S$  (рис. 6). Множество нетривиальных неподвижных особых точек для траектории динамической системы состоит из последовательности  $R_1^* < R_2^* < R_3^* < R_4^*$ .

Траектория системы зависит от расположения устойчивых точек.

В случае  $M$  с оператором эволюции в виде решения модели (5), как показали вычислительные эксперименты с анализом свойств второй итерации, устойчивые и неустойчивые особые точки будут чередоваться. Интервал между неустойчивыми первой и третьей особыми точками не содержит устойчивой точки. Множество аттракторов, как и в случае  $M$  на основе (1), также ограничено парой: в данном случае  $\{R_4^*, (0, 0)\}$ .

Однако вычислительные эксперименты показали,  $\Omega_1$  и  $\Omega_2$  не имеют гладкой границы и не образуют непрерывных подпространств в фазовом пространстве: область притяжения аттрактора  $R_4^*$  прерывается вкраплениями, принадлежащими области притяжения  $R_0$ . Граница областей притяжения ( $\partial\Omega_1 \notin \Omega_1 \cup \Omega_2, \psi(\partial\Omega_1) \in \partial\Omega_1$ ) локально несвязна «locally disconnected basin boundaries» по классификации фрактальных границ в [20] и отличается от непрерывных разновидностей подобных границ – фрактальных «кривых». Множество  $\partial\Omega_1$  есть странный по описанию на основе вычислительного анализа в [21] гомеоморфный канторовскому множеству репеллер. В области  $\Omega_3$ , ограниченной  $R_1^*$  и  $R_3^*$ , такой, что

$$\Omega_3 \setminus (\Omega_2 \cup \Omega_1) \neq \emptyset, \quad \Omega_3 \setminus (R_1^* \cup R_2^* \cup R_3^* \cup \partial\Omega_1 \cup \Omega_2) \subset \Omega_1,$$

появляются непериодические значения точек траектории – значения, которые никогда точно не повторяются и все приближительные повторения имеют конечную продолжительность. Траектория заполняет область фазового пространства  $\{R_0, R_1 \dots R_i\}_{i < n \in \mathbb{Z}} \subset \Omega_3$ , но  $\exists i \in \mathbb{Z}, R_{i+1} \notin \Omega_3$  (рис. 7). Траектория  $\psi^n(R_0 \notin \partial\Omega_1)$  не остаётся внутри, как в странном ат-

тракторе, а покинет  $\Omega_3$  по направлению к одному из существующих регулярных аттракторов. Рассматриваемая область  $\Omega_3$  является одной из разновидностей непритягивающих хаотических множеств, а тип поведения траектории определяется термином переходный хаос «chaotic transient» [22].

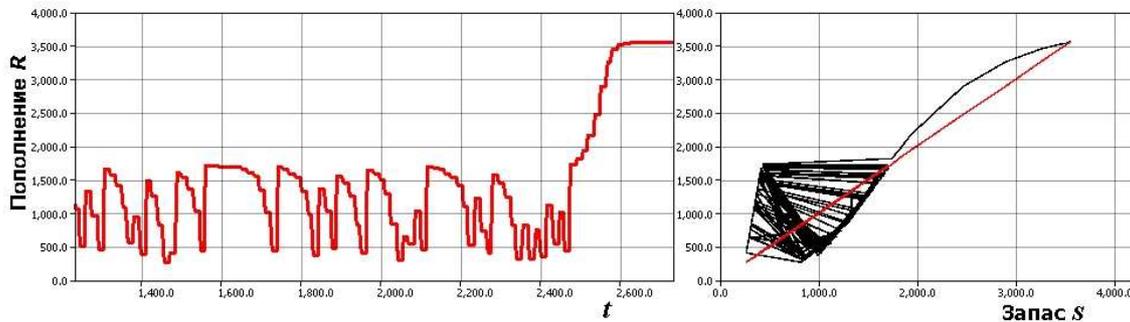


Рис. 7. Переход от аperiodического режима в состояние равновесия

Возникновение сложной границы областей притяжения аттракторов влияет на изменение характера поведения траектории  $M$ . В случае гладких границ, которыми отличались динамические системы на основе (1) и (2), при определении начальных условий траектория определенно соответствовала  $\Omega_1$  или  $\Omega_2$  и малое изменение начальных условий не приводило к выходу фазовой траектории на альтернативный аттрактор.

Так как для всех начальных условий  $\exists i \in \mathbb{Z}$  такое, что  $\psi^{i+1}(R_i \in \Omega_3) > R_3^*$  и  $\exists j \in \mathbb{Z}$ , что  $\psi^{j+1}(R_j \in \Omega_3) < R_1^*$ , следовательно, траектория может оказаться находящейся как в подмножестве фазового пространства  $\Omega_1 \setminus \Omega_3$ , так и в подмножестве  $\Omega_2 \setminus \Omega_3$ . Динамическая система при наличии странного репеллера характеризуется чувствительной зависимостью от начальных условий (условие  $\nu$  в §1), но это другой вид чувствительности.

## 6. Экологическое толкование полученных результатов

Сравнивая рис. 3 и рис. 7, отметим, что для достижения стабильного состояния  $R_4^*$  при высокой численности не требуется внешнее воздействие. В процессе аperiodических колебаний может быть достигнуто состояние, при котором траектория динамической системы покинет диапазон, ограниченный сверху точкой  $R_3^*$ , и окажется в области притяжения устойчивой точки  $R_4^*$ . Такое свойство отражает реальную ситуацию для некоторых популяций – существование численности, при достижении которой популяция опережает возможности лимитирующих ее хищников и численность возрастает в несколько раз. В литературе отмечены случаи, когда численность запаса падала с высокого до низкого уровня и оставалась на этом уровне в течение долгого времени. Однако отмечены несколько случаев, когда оскудевшее стадо внезапно возвращалось к высокому уровню, являющемуся исторически оптимальным. В литературе имеются примеры, когда аperiodические флуктуации сменялись коллапсом промысловых запасов на долгие годы.

Если численность под воздействием промысла оказывается ниже определенной, то популяция переходит в состояние аperiodических колебаний с дальнейшей возможностью полного исчезновения. Возможность регенерации запасов существует только при прекращении любой промысловой эксплуатации в момент, когда происходит резкое падение уловов. Деграция популяции рыб длительный и плохо изученный процесс.

## 8. Заключение

Разработанные модели позволяют с применением современных вычислительных систем исследовать характерные для эволюционно сложившейся стратегии размножения биологического вида резкие изменения в эффективности воспроизводства и описывать важные для промысла нелинейные эффекты. Показано, что популяции русского осетра при условии незначительности промыслового давления свойственны естественные длиннопериодические циклические колебания численности, обусловленные взаимозависимостью величин нерестового запаса и пополнения.

В отличие от осетра, для севрюги характерно стремление к состоянию устойчивого равновесия, в котором смертность уравнивается воспроизводством. Под действием промысла популяция может переходить в режим аperiodических колебаний, происходящих на существенно меньшем диапазоне численности. Аperiodический режим неблагоприятен для промыслового использования биоресурсов. Необходимо учитывать, что популяция севрюги является гораздо более сложным и чувствительным объектом управления. Возможности ее восстановления существенно меньше, чем у осетра.

Нелинейный характер популяционных процессов имел значение в принятии решений при управлении промыслом осетровых рыб. Стремительное сокращение уловов не могло своевременно прогнозироваться определяющими режим промысла экспертами. В настоящее время популяции осетровых рыб Каспийского моря, вследствие продолжительного чрезмерного промыслового изъятия, потеряли промысловое значение.

Работа выполнена в рамках Проекта РФФИ № 13-07-00925.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. May R. Biological population with nonoverlapping generation: stable points, stable cycles, and chaos / R. May // *Science*. – 1974. – Vol. 186, N 4164. – P. 62 – 67.
2. Краткая история формирования, современное состояние и предложения по сохранению биоразнообразия осетровых рыб Каспийского моря / Т.Ю. Переварюха, П.П. Гераскин, Ю.Н. Переварюха [и др.] // *Естественные науки*. – 2010. – № 2. – С. 60 – 69.
3. Ricker W.E. Computation and interpretation of biological statistics of fish population / Ricker W.E. – Ottawa: Supply and Services Canada, 1975. – 408 p.
4. Peterman R.M. A simple mechanism that causes collapsing stability regions in exploited salmonid population / R.M. Peterman // *Journal Fisheries research board of Canada*. – 1977. – Vol. 34. – P. 1130 – 1142.
5. Ricker W.E. Stock and recruitment / W.E. Ricker // *Journal Fisheries research board of Canada*. – 1954. – Vol. 11, N 5. – P. 559 – 623.
6. Малинецкий Г.Г. Нелинейная динамика и хаос / Г.Г. Малинецкий, А.Б. Потапов. – М.: изд-во КомКнига, 2006. – 240 с.
7. Feigenbaum M.J. Universal behavior in nonlinear systems / M.J. Feigenbaum // *Physica D*. – 1983. – Vol. 7, N 1–3. – P. 16 – 39.
8. Singer D. Stable orbits and bifurcations of the maps on the interval / D. Singer // *SIAM journal of applied math*. – 1978. – Vol. 35. – P. 260 – 268.
9. Touhey P. Yet another definition of chaos / P. Touhey // *The American Mathematical Monthly*. – 1997. – Vol. 104, N 5. – P. 411 – 414.
10. On Devaney's definition of chaos / J. Banks, J. Brooks, G. Cairns [et al.] // *The American Mathematical Monthly*. – 1994. – Vol. 99, N 4. – P. 332 – 334.
11. Vellekoop M. On intervals, transitivity = chaos / M. Vellekoop, R. Berglund // *The American Mathematical Monthly*. – 1994. – Vol. 101, N 4. – P. 353 – 355.
12. Li T. Period three implies chaos / T. Li, J. Yorke // *The American Mathematical Monthly*. – 1975. – Vol. 82, N 10. – P. 985 – 990.
13. Переварюха А.Ю. Хаотические режимы в моделях теории формирования пополнения популяций / А.Ю. Переварюха // *Нелинейный мир*. – 2009. – № 12. – С. 925 – 932.
14. Odum E.P. *Basic ecology* / Odum E.P. – Philadelphia: Saunders College Publishing, 1983. – 384 p.

15. Переварюха А.Ю. Анализ воспроизводства популяций рыб на основе динамических систем / А.Ю. Переварюха // Экологические системы и приборы. – 2008. – № 1. – С. 40 – 44.
16. Еремеева Е.Ф. Теория этапности развития и её значение в рыбоводстве / Е.Ф. Еремеева, А.И. Смирнов // Теоретические основы рыбоводства. – М.: Наука, 1965. – С. 129 – 138.
17. Kolesov Yu. B. Modeling hybrid systems in MvStudium / Yu.B. Kolesov, Yu.B. Senichenkov // Simulation Europe News. – 2010. – Vol. 20, N 1. – P. 31 – 34.
18. Arino O. Delay differential equations and applications / Arino O., Hbid M.L., Dads E. – Dordrecht: Springer, 2006. – 581 p.
19. Nicholson's blowflies revisited / W.S.C. Gurney, S.P. Blythe, R.M. Nisbet // Nature. – 1980. – Vol. 287. – P. 17 – 21.
20. Fractal basin boundaries / S. MacDonald, C. Grebogi, E. Ott [et al.] // Physica D. – 1985. – Vol. 17, N 2. – P. 125 – 153.
21. Grebogi C. Chaos, strange attractors and fractal basin boundaries in nonlinear dynamics / C. Grebogi, E. Ott, J. Yorke // Science. – 1987. – Vol. 238, N 4827. – P. 632 – 638.
22. Grebogi C. Crises, sudden changes in chaotic attractors and transient chaos / C. Grebogi, E. Ott, J. Yorke // Physica D. – 1983. – Vol. 7. – P. 181 – 200.

*Стаття надійшла до редакції 08.11.2012*