

# **КАЧЕСТВЕННОЕ РАЗЛИЧИЕ РЕЖИМОВ ПОВЕДЕНИЯ В МОДЕЛЯХ ДИНАМИКИ ТАКСОНОМИЧЕСКИ БЛИЗКИХ БИОЛОГИЧЕСКИХ ВИДОВ**

Переварюха А.Ю.

Санкт-Петербургский институт информатики и автоматизации РАН, madelf@pisem.net

Доклад посвящен сложному поведению нелинейных моделей динамики биоресурсов при исследовании с применением вычислительных систем. Формализация теоретически обоснованных зависимостей в воспроизводстве популяций позволила разработать три новые математические модели. Первая модель соответствует динамике лабораторных популяций. Две другие модели реализованы в вычислительной среде с применением гибридного времени и специальной структуры кортежей. Компьютерным исследованием моделей установлен качественно различный характер нелинейных эффектов для трех динамических систем. Целью разработки новых моделей является исследование возможностей восстановления запасов промысловых популяций рыб.

## **1. Введение**

Смена режимов поведения характерна для многих применяемых на практике моделей, в том числе возникновение поведения, визуально близкого к стохастическому было отмечено в середине 70-х [1]. Применялись подобные модели и в биологических исследованиях, в частности в промысловой ихтиологии, что вызвало ряд проблем, так как случае, когда в управляемых биосистемах процессы и факторы связаны нелинейно, при неточно выбранной стратегии управления даже с незначительными отклонениями, будут происходить резкие негативные изменения вплоть до безвозвратной деградации промысловых запасов.

Настоящая работа посвящена разработке моделей на основе формализма гибридных автоматов, позволяющих описывать переходы при выполнении набора заданных условий. При анализе моделей показано, как различие заложенных в основу математической формализации 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 и определить свойства возникающих при изменении факторов нелинейных эффектов. 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 и отмеченное не соответствие данных об общей численности осетровых в море и количеству нерестующих особей в реках.

Так как данные об общей численности представляются серьезно завышенными [2], то 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

немонотонную и нелинейную зависимость между ключевым соотношением для благополучия рыбной популяции: количеством пропущенных на нерест в реку производителей и численностью скатившейся молоди в акваторию Северного Каспия.

Зависимость между нерестовым запасом и количеством скатившейся в море молоди 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 молоди. 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.

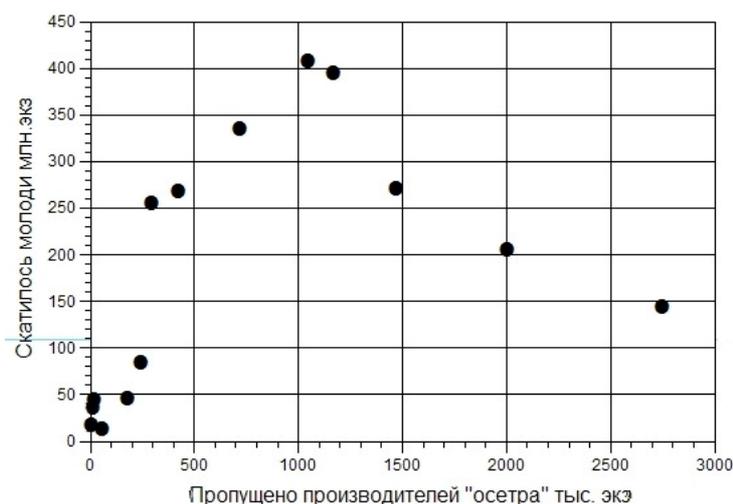


Рис. 1. Данные о воспроизводстве осетра *Acipenser guldenstaedtii*.

Важнейший вывод для эксплуатации запасов этих рыб состоит в том, что на графике отчетливо проявляется действие эффекта Олли, эффективность воспроизводства при нерестовом запасе менее  $400 \cdot 10^3$  экз. уменьшается непропорционально стремительно.

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.

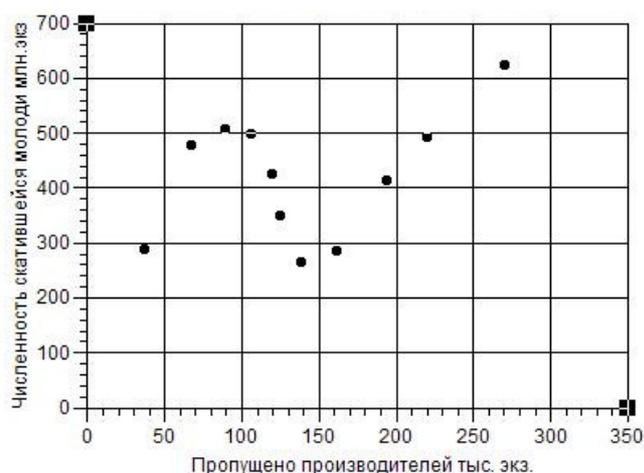


Рис. 2. Данные о воспроизводстве севрюги *Acipenser stellatus*.

Интересны сведения и о других анадромных (размножающихся в реках) видах рыб. Согласно описанию причин деградации («коллапса») популяции горбуши *Oncorhynchus gorbusha* в [4], для лососевых рыб аналогично может наблюдаться волнообразную 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. В результате для популяции должны существовать два стабильных нетривиальных равновесных состояния: с низкой и высокой численностью и одно нестабильное, являющееся границей областей. Однако, исходя из подобных представлений невозможен случай движения траектории динамической системы из области притяжения *A* в состояние с высокой численностью *C*.

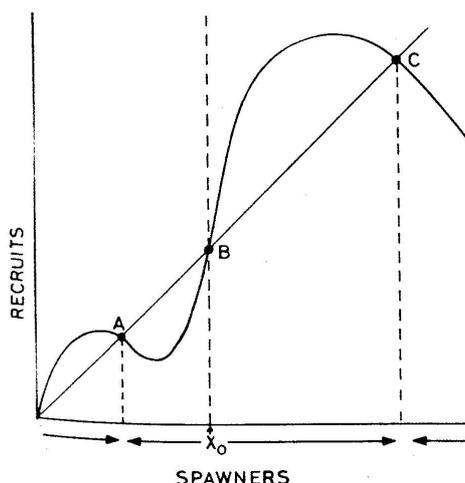


Рис. 3. Зависимость между запасом и пополнением горбуши.

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. Проявления нелинейности в вычислительных 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]:

Ряд попыток был сделан для математической формализации этой зависимости. Победила точка зрения среди ихтиологов, что зависимость должна описываться «куполообразной» кривой. Однако, при исследовании таких моделей на ЭВМ в 1970 гг. возникли явные несоответствия, ставящие под сомнение обоснованность теории. Проблемы были связаны с тем, что на тогдашнем уровне развития вычислительной математики 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. Простая модель «куполообразной» зависимости запас-пополнение  $R=f(S)$ , предложенная независимо Рикером и Мораном, 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 параметров. 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 у 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 удвоения периода. Изменение поведения системы через бесконечный каскад бифуркаций известно как сценарий хаотизации М. Фейгенбаума и характеризуются «универсальными» константами сходимости [7]. Объясняет наличие универсальных констант теория ренормализации, хорошо разработана для *однопараметрического* семейства отображений и основанная на том, что у оператора ренормализации есть единственная гиперболическая неподвижная точка в пространстве унимодальных отображений. Одинаковый 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 (шварцианом) Шварца (называемые  $SU$ -отображения), т.е. при выполнении критериев теоремы Д. Сингера о наличии единственной устойчивой траектории [8].

Когда рассматривается появление динамического хаоса в компьютерных моделях природных процессов, необходимо иметь представление об 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 результатами М. Веллекупа и Р. Берглунда.

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 потенциала популяции. Однако, существует модель Дж. Шепарда, предложенная в развитие теории У. Рикера, 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 сущностной интерпретации критерию теоремы Д. Сингера об отрицательности шварциана.

$SU$ -отображения обладают целым набором нелинейных эффектов, из которых сценарий Фейгенбаума наверно самый изученный. Возможности интерпретации затрудняются и тем,

что «хаотический» диапазон значений  $a$  прерывается при касательных бифуркациях (когда выполняется  $\psi^{n_1}(R^*)=1$ ) возникновением несчетного количества окон периодичности с устойчивыми циклами различных периодов. В том числе 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 особого режима перемежаемости. Таким образом, простая «куполообразная» зависимость, рассматриваемая в биологической теории, для нелинейной динамики определяется  $SU$ -отображением и обладает сложнейшим поведением.

### 3. Модель с эффектом Олли

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:  $w' \sim N^{-k}, k < 1$ . Концептуальным новшеством стало введение функции  $\theta(S) = (1 - e^{-cS})^{-1}, c < 1$ , отражающей снижение эффективности воспроизводства при деградации популяции, связанное уменьшением вероятности встречи особей в сезон размножения, что описано в экологии и получило название эффекта Олли [14]:

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

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  $\theta(S) \rightarrow 1$  и 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 (W. Allee);  $\alpha$  – 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, то естественное ограничение для модели:  $S > 2$ .

График зависимости, полученный при численном решении задачи Коши с начальными условиями  $w(0) = w_0, N(0) = \lambda S$ , где  $\lambda$  – средняя плодовитость особей, представляет унимодальную кривую с уменьшающимся наклоном ниспадающей правой ветви (рис. 4, при параметрах  $\alpha = 0.8 \cdot 10^{-14}$ , по средней плодовитости волжской севрюги за время наблюдений

$\lambda=227000$ ,  $c=2.5 \cdot 10^{-3}$ ,  $T=55$  сут.). Кривая имеет ненулевую горизонтальную асимптоту и две нетривиальные точки пересечения с биссектрисой координатного угла.

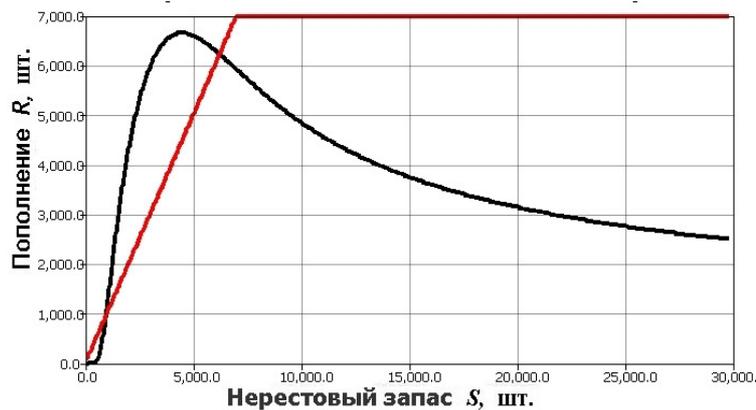


Рис. 4. Зависимость запас-пополнение модели (2).

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 и 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 целесообразно проводить, определяя при численном решении уравнений свойства второй итерации  $\psi^2(x)$ . 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 пересечения с  $R=S$  является устойчивым состоянием равновесия.

#### 4. Гибридное время и метаморфозы развития

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  $\vartheta$ ; 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*. Таким образом, модельное гибридное время определяется пронумерованной и упорядоченной последовательностью «кадров», в которых непрерывная составляющая времени сменяется дискретными отсчетами. Одной из первых программных сред, включавших встроенные средства разработки непрерывно-дискретных моделей, стал основанный на Fortran язык имитационного моделирования SLAM II.

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 булевских 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 дискретных событий, позволяя сформировать и обрабатывать массив данных о последовательных изменениях процесса.

## 5. Гибридная модель со структурой трех стадий

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 зависящей от  $w$ , начальной и конечной численностью на интервале стадии:

$$\langle D_0, \tau, N_0(0), N(\tau) \rangle, \langle D_1, f(w_{k_1}), N_0(\tau), N(\tau_1) \rangle, \langle D_2, f(w_k), N_0(\tau_1), N(\tau_2) \rangle. \quad (3)$$

В структуре (3) сохраняются вычисленные значения о промежуточных стадиях развития. Тогда уравнение из (2) для текущей численности поколения  $N$  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, соответствующую данным о воспроизводстве волжской популяции осетра за период наблюдений (рис. 1). Для данной кривой не выполняются условия теоремы Д. Сингера об отрицательности шварциана, что существенно, так как для одномерных отображений соответствующих критериям Сингера реализуется 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) так же разделено на две области притяжения:  $\Omega_1$  и  $\Omega_2$ , границей между которыми служит репеллер – неустойчивая особая точка первого пересечения кривой с биссектрисой координатного угла. Соответственно, 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 это 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  $\psi^2(R)$ .

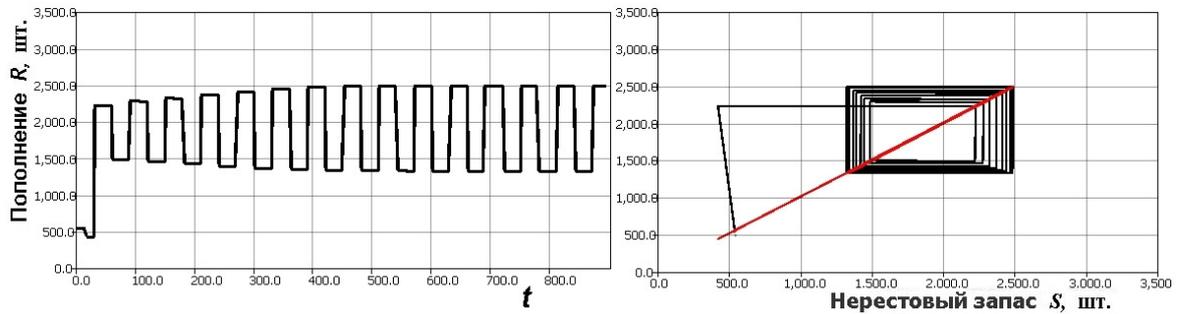


Рис. 5. Притяжение траектории к циклу  $\psi^n(R^*) = \psi^{n+2}(R^*)$  при исследовании (4).

## 6. Неунимодальность зависимости и хаотичность

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 аналогично 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 (дифференциально-разностных) [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 биологически обосновано.

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



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

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 не будут чередоваться. Интервал между неустойчивыми первой и третьей особыми точками не содержит устойчивой точки. Множество аттракторов, как и в случае  $M$  на основе (1), так же 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:

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

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 аттракторе, 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].

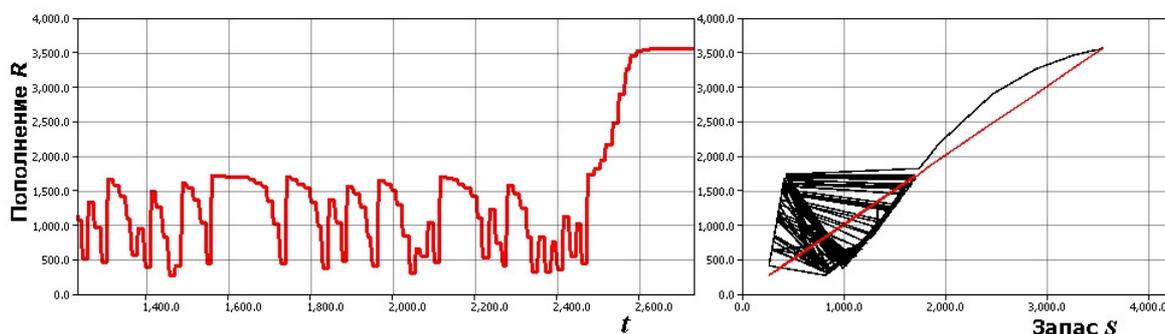


Рис. 7. Переход от аperiodического режима в состояние равновесия.

Очевидно, что 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 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 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, чем в хаотическом аттракторе.

## 6. Популяционная интерпретация свойств моделей

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.

Когда численность под воздействием промысла оказывается ниже определенной, то популяция переходит в состояние аperiodических колебаний с дальнейшей возможностью полного исчезновения. В модельном эксперименте на рис. 8 показан сценарий подобной деградации при незначительном превышении допустимого уровня промыслового изъятия.

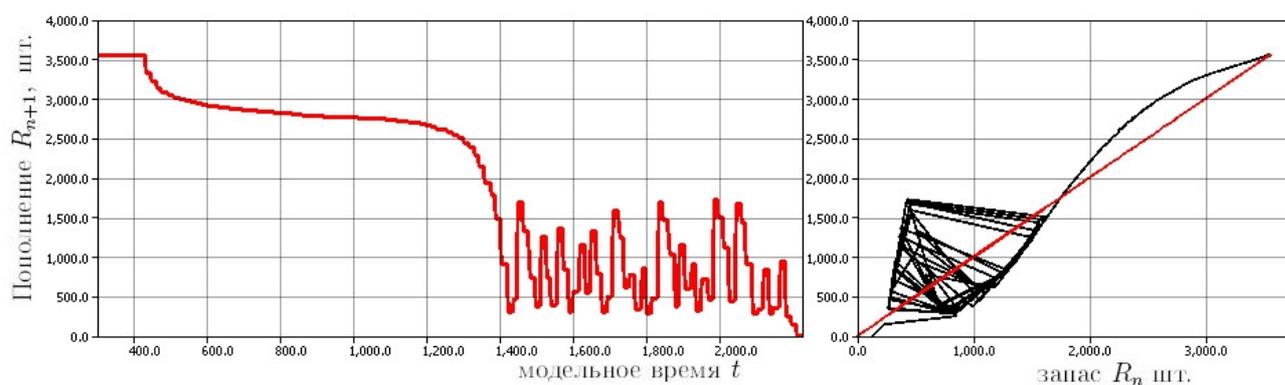


Рис. 8. Динамика деградации популяции при нерациональном промысле.

Перспектива восстановления существует только в случае прекращения любой промысловой эксплуатации в момент, когда происходит резкое падение уловов, на 20% и более. Особенностью сценария является краткий период стремительного сокращения уловов по сравнению с предыдущим годом, на рис. 8 за три года они сократились в два раза.

Разработанные математические модели позволяют с применением современных вычислительных систем исследовать характерные для экологии вида режимы изменения численности и описывать важные для промысла нелинейные эффекты в динамике популяций. Сделан вывод, что популяции русского осетра при условии незначительности промыслового давления свойственны естественные длиннопериодические, определяемые средним возрастом полового созревания данного вида 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. Однако, под действием промысла популяция может переходить в режим аperiodических колебаний, происходящих на существенно меньшем диапазоне численности. Аperiodический режим неблагоприятен для промыслового использования биоресурсов. Следовательно, 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 и в частности действие эффекта Олли имели значение в принятии решений при управлении промыслом осетровых рыб, что выразилось в частности в том, что 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, хотя в 1960-е гг. поддерживали стабильные уловы. По требованию CITES (с большим опозданием) промысел запрещен.

## **Заключение**

В работе [1] «Biological population with nonoverlapping generation: stable points, stable cycles, and chaos» был описан новый для биологов факт (в вычислительной математике эти свойства уже были известны) и показано, каким образом могут происходить изменения режимов поведения в одной популяционной модели, являющейся  $SU$ -отображением с управляющим параметром. В настоящей работе разработаны три разные модели для всех перечисленных в названии [1] видов поведения. Единственным отличием является то, что хаотический режим является переходным и его продолжительность непредсказуемо зависит от начальных условий.

Актуальность модели, которая при некоторых условиях теряет прогностические свойства, объясняется тем, что процесс тоже изменяется, так как увеличивается влияние непостоянных факторов внешней среды. В работе [23] на основе статистического анализа данных о популяциях рыб сделан важный вывод о том, что вариабельность выживаемости молоди существенно выше при низких численностях запаса, чем при высоких, и тогда выработка управленческих решений об эксплуатации должна в большей мере основываться на оценке важности факторов среды, чем на состоянии уже нестабильной популяции.

Работа выполнена в рамках проекта РФФИ 11-01-12069-офи-м-2011.

## **Литература**

1. May R. Biological population with nonoverlapping generation: stable points, stable cycles, and chaos // *Science*, 1974, Vol. 186, № 4164, p.62-67.
2. Переварюха Т.Ю., Гераскин П.П., Переварюха Ю.Н., Мельник И.В. Краткая история формирования, современное состояние и предложения по сохранению биоразнообразия осетровых рыб Каспийского моря // *Естественные науки*. 2010. № 2. С. 60-69.
3. Ricker W.E. Computation and interpretation of biological statistics of fish population. Ottawa: Supply and Services Canada. 1975. 408 p.
4. Peterman R.M. A simple mechanism that causes collapsing stability regions in exploited salmonid population// *Journal Fisheries research board of Canada*. 1977. Vol. 34. P. 1130–1142.
5. Ricker W.E. Stock and recruitment // *Journal Fisheries research board of Canada*. 1954. Vol. 11. №5. P. 559–623.
6. Малинецкий Г.Г., Потапов А.Б. Нелинейная динамика и хаос. М.: изд-во КомКнига, 2006, 240 с.
7. Feigenbaum M.J. Universal behavior in nonlinear systems // *Physica D*. 1983. Vol. 7. №1-3. P. 16-39.
8. Singer D. Stable orbits and bifurcations of the maps on the interval // *SIAM journal of applied math*. 1978. V. 35. P. 260–268.
9. Touhey P. Yet another definition of chaos // *The American Mathematical Monthly*, 1997. Vol. 104, No.5, P. 411-414.
10. Banks J., Brooks J., Cairns G., Davis G., Stacey P. On Devaney's definition of chaos // *The American Mathematical Monthly*, 1994. Vol. 99, No.4, P.332-334.

11. Vellekoop M., Berglund R. On intervals, transitivity = chaos // *The American Mathematical Monthly*, 1994. Vol. 101, No.4. P. 353-355.
12. Li T., Yorke J. Period three implies chaos // *The American Mathematical Monthly*, 1975. Vol. 82. №10. P. 985-990.
13. Переварюха А.Ю. Хаотические режимы в моделях теории формирования пополнения популяций // *Нелинейный мир*. 2009. №12. С. 925-932.
14. Odum E.P. *Basic ecology*. Philadelphia: Saunders College Publishing, 1983.
15. Переварюха А.Ю. Анализ воспроизводства популяций рыб на основе динамических систем // *Экологические системы и приборы*. 2008. №1. С. 40-44.
16. Еремеева Е.Ф., Смирнов А.И. Теория этапности развития и её значение в рыбоводстве // *Теоретические основы рыбоводства*. М.: Наука, 1965, С. 129-138.
17. Kolesov Yu. B., Senichenkov Yu. B. Modeling hybrid systems in MvStudium // *Simulation Europe News*. 2010. V. 20. № 1. P 31-34.
18. Arino O., Hbid M.L., Dads E. *Delay differential equations and applications*. Springer, 2006. 581 p.
19. Gurney, W. S. C., Blythe, S. P., Nisbet, R. M. Nicholson's blowflies revisited // *Nature*, 1980. Vol. 287. P. 17-21.
20. MacDonald S., Grebogi C., Ott E., Yorke J. Fractal basin boundaries // *Physica D*. 1985. Vol. 17. №2. P. 125-153.
21. Grebogi C., Ott E., Yorke J. Chaos, strange attractors and fractal basin boundaries in nonlinear dynamics // *Science*. 1987. Vol. 238. № 4827. P. 632-638.
22. Grebogi C., Ott E., Yorke J. A. Crises, sudden changes in chaotic attractors and transient chaos // *Physica D*. 1983. Vol. 7. P. 181-200.
23. Minto C., Myers R.A., Blanchard W. Survival variability and population density in fish populations // *Nature*. 2008. Vol. 452. P. 344-348.