

УПРАВЛЕНИЕ В БИОЛОГИЧЕСКИХ И ПРИРОДНЫХ СИСТЕМАХ

УДК 517.9, 519.6

А.Ю. Переварюха

МОДЕЛЬ СКОРОСТИ РОСТА КОНКУРИРУЮЩИХ ОРГАНИЗМОВ ДЛЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ ВИДОВ С МЕТАМОРФОЗАМИ В ОНТОГЕНЕЗЕ*

Введение

В работе [1] обсуждались аспекты актуальной проблемы: почему все чаще и все более стремительно терпит крах стратегия оптимального рыболовства (MSY)? В контексте сравнительного анализа нелинейных эффектов в модельных сценариях были рассмотрены наиболее масштабные по последствиям, но качественно различные ситуации провала теоретически обоснованной организации эксплуатации биоресурсов и прогнозирования допустимого уровня изъятия из репродуктивной части популяции. После коллапса трески Северной Атлантики 1992 г. промысел не восстановился, несмотря на 27-летний мораторий. При ином развитии процесса деградации аналогично не восстанавливаются огромные ранее запасы осетровых рыб Каспия, несмотря на меры искусственного воспроизводства. С математической точки зрения, решение не самой сложной задачи максимизации функционала для расчета избытка приращения запаса становится подводной миной стратегии рыболовства. Неожиданный аспект такого коллапса в том, что он случается с многовозрастной популяцией долгоживущих (> 10 лет) рыб. Сценарий происходит так, будто нет резерва еще не вступивших в промысловый возраст поколений, на которые надеются ихтиологи, когда вводят двухлетний мораторий на промысел. Эффективность воспроизводства оставшихся групп резко и многократно уменьшается и отражается в том, что запас ряда поколений $\bar{S} = \{S_1, S_2, \dots, S_i\}$ становится динамически эквивалентен короткоцикловому. Сценарий стремительной деградации вполне описывается итерацией $x_{n+1} = \psi(x_n)$, где ψ — неунимодальная функция с возможностью образования подковообразного аттрактора — решение задачи Коши $\dot{N} = -\alpha \times f(N(t), N(0))$ для выживаемости поколений от $N(0) = \varphi(\lambda)$ на интервале $t \in [0, T]$ и плодовитостью λ .

Определение оптимальной эксплуатации как наиболее экономически прибыльного распределения долей изъятия приходится переносить на условия неопределенности и постоянной изменчивости функции внутренней регуляции биосистемы. Теория управления оперирует понятием управляемой системы, которая считается вполне управляемой, если сможем оказать воздействие, которое

* Работа выполнена при обобщении результатов проектов РФФИ: №17-07-00125 (СПИИРАН), 15-07-01230 (СПИИРАН), 15-04-01226 (ФГБНУ ВИЗР).

© А.Ю. ПЕРЕВАРЮХА, 2017

*Международный научно-технический журнал
«Проблемы управления и информатики», 2017, № 6*

переведет систему в некоторое наиболее выгодное для нас состояние ее внутренних параметров. Если система обладает внутренними механизмами регуляции, как все эволюционно сложившиеся биологические сообщества, и происходит перестроение механизмов после внешнего воздействия, то целевое состояние, якобы дающие максимизацию выгоды, для самой системы может оказаться крайне неустойчивым.

В данной статье рассмотрим другой важный аспект изменений механизмов регуляции как непостоянство скорости индивидуального развития, обусловленное действием внутривидовой конкуренции при выраженной стадийности онтогенеза. Отклонения в скорости развития отражаются на выживаемости поколения на ранних этапах онтогенеза. Скачки выживаемости могут выразиться в том, что уровень эксплуатации биоресурсов становится чрезмерным и биологическая система приближается к границе области притяжения устойчивого цикла. При резкой смене регуляции может наблюдаться обратное экологическое явление. В ситуации насекомых (инвазии эвкалиптовых псиллид в [2] или кукурузного мотылька в [3]), контролируемых поражающими кладки яиц паразитическими осами, уменьшение конкуренции при большой убыли на самых ранних стадиях может стать скрытым индуктором стремительной вспышки численности вредителей.

Структуризация гибридной системы уравнений

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

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

где α — коэффициент, зависящий от плотности компенсационной смертности; β — коэффициент нейтральной убыли. От абстрактного «репродуктивного потенциала» разумно перейти к естественному показателю средней плодовитости λ , оцениваемой по данным мониторинга. Начальные условия для уравнений: $N(0) = \lambda S$. Время τ — длительность первой стадии с эндогенным питанием, для осетровых в среднем составляет 8–10 сут, w_D — условный уровень развития, при достижении которого меняется действие факторов смертности, что интерпретируется экологией обитания молоди при самостоятельной миграции рыб. Для случая бассейнового выращивания вместо величины $w(\tau)$ в знаменателе второй формы предполагается существенная роль запаздывания на третьей стадии развития $N(t - \zeta)$.

Модель рассчитана на применение инструментальной среды моделирования, обладающей библиотекой численных методов с изменяющимся шагом интегрирования для систем дифференциальных уравнений первого порядка, записанных в форме Коши. AnyLogic5 или Rand Model Designer позволяют рассматривать событийность в изначально непрерывных вычислительных моделях при организации специальных карт поведений, что может использоваться для дальнейшего совершенствования модели

Метод ограниченного функционального дополнения

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

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

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

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

Особенности нелинейной итерационной динамики

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

Эволюция диссипативной динамической системы во времени представляется движением точек в фазовом пространстве к аттрактору, подмножеству фазового пространства $A \subseteq M$, инвариантному относительно эволюции: $\psi^{(t)}(A) = A$ для всех $t \in T$ и такое, что существует окрестность U множества A , в которой для всех $y \in U$ выполняется $\lim_{t \rightarrow \infty} \psi^{(t)}(y) = A$. Для дискретных динамических систем классифицируют три топологические разновидности аттракторов [5]. Регулярным аттрактором для отображения интервала $\psi: \mathbf{I} \rightarrow \mathbf{I}$ считается состояние равновесия с неподвижной точкой x^* : $\lim_{t \rightarrow \infty} \psi^{(t)}(y) = x^*$ и устойчивый цикл, соответствующий режиму периодических автоколебаний.

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

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

Появление хаоса интерпретировалось в биологическом контексте как последствие повышения репродуктивного потенциала популяции. В $x_{n+1} = ax_n e^{-bx_n}$ этому термину соответствует параметр a , но для динамики подобных унимодальных отображений при $[a_1, \bar{a}]$ следует набор резких изменений поведения, для которых трудно найти рациональное толкование. При использовании более сложных нелинейных дискретных моделей с внешним воздействием практические выводы будут определяться свойствами критерия устойчивости аттрактора уже как функции нескольких переменных. Рассматривая различные воздействия на популяцию, подчиняющуюся $x_{n+1} = ax_n e^{-bx_n} \pm kx_n$, получим, например, что искусственное воспроизводство хаотизирует динамику, а промысловое изъятие, наоборот, уменьшает амплитуду колебаний. Однако выводы будут тождественны для целого семейства итераций функций, удовлетворяющих критериям теоремы Д. Сингера, называемых SU -отображениями.

Аспекты проявления скрытых механизмов регуляции

Анализ свойств $\{\psi^{(t)}(x)\}_{t \in T}$ обоснован для анадромных видов, заходящих для нереста на речной грунт. Популяция осетра испытала не просто промысловое

истощение на рубеже 1980-х гг., что случалось со многими видами, но стремительное сокращение по сценарию, определенному как «немонотонный коллапс» из псевдостабильного состояния (рис. 1).

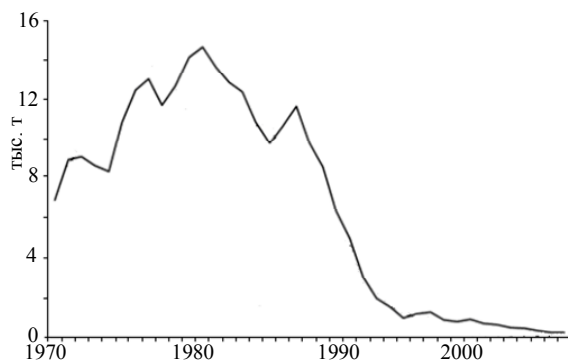


Рис. 1

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

Изучение ретроспективных данных о популяциях анадромных рыб Каспия позволило выявить нелинейные особенности в формировании пополнения, которые оказались различными у двух видов. Ранее основным фактором считались параметры гидрологического режима. Количество пропущенных на нерест в Волгу производителей за период наблюдений изменялось существенно: от 2500 тыс. экз. в 1979–81 гг. до 25 тыс. в 2000-х гг. [9]. В настоящее время нет достоверной информации о состоянии нерестовой части популяций, отдельные поимки рыб носят случайный характер. Имеются сведения с 1968 г. об общей численности осетровых Каспийского моря по данным тралового учета [10]. Некоторые специалисты сомневаются в правомерности применяемых методик подсчета, где данные по поимке рыб в небольших участках моря экстраполируются на всю акваторию. Другая проблема — недостаточная сегментация данных учета, не опубликованы данные дифференцированного вылова озимых и яровых репродуктивных рас осетровых рыб. Данные о русском и персидском осетре не разделялись, притом, что у видов различен температурный оптимум нереста [11].

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

Приведем примеры неожиданного для ихтиологов восстановления запасов даже долго созревающих рыб. Восстановила промысловое значение в 1990 гг. истощенная в 1960 гг. популяция сига в озере Онтарио (рис. 2, уловы и расчетная квота из [12]).

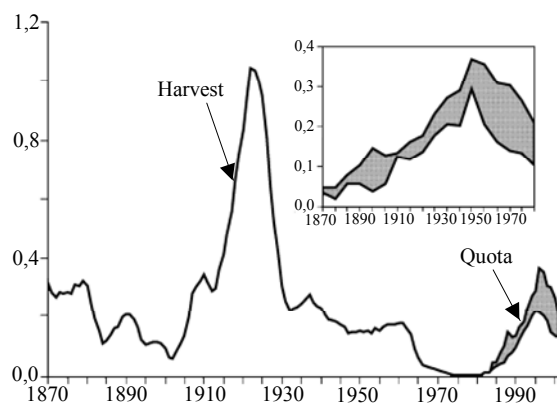


Рис. 2

Задолго до деградации ежегодные уловы сига *Coregonus clupeaformis* прошли очевидный пик перелова и выглядели стабильно. После падения вылова в Канаде ожидали скорого восстановления за счет резерва не вступивших в промысел поколений, но период депрессии затянулся на четверть века. Запасы сига в оз. Онтарио восстановились внезапно после, казалось бы, полной потери промыслового значения. Образовались локальные группы, для которых эффективность воспроизводства имеет высокую вероятность сохранения $R_c > f(R_c)$ при небольшой численности — механизм адаптации малочисленного вида и стратегия локального убежища. Сценарий можно модельно описать с применением стохастического возмущения.

Дополнение модели выживаемости фактором роста особей

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

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

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

Здесь S — величина нерестового запаса; $w(t)$ отражает уровень размерного развития поколения, влияющего на увеличение пищевых потребностей; g — параметр, учитывающий ограниченность количества доступных для молоди кормовых объектов; ζ — параметр, ограничивающий темп развития вне зависимости от $N(t)$; λ

— средняя плодовитость особей, определяющая начальные условия для вычисления задачи Коши $w(0) = w_0$, $N(0) = \lambda S$; α — коэффициент квадратично зависимой (компенсационной) смертности; β — коэффициент декомпенсационной смертности; $k \in [1, 2]$; интервал уязвимости $t \in [0, T]$ специфичен для видов рыб, в некоторых экстремальных случаях зависит от уровня половодья. При незначительном количестве повторно нерестующих рыб численно из (2) вычисляем $S = N(T)$. Учет повторного нереста приведет к формированию вектор-столбца \bar{S} нерестующих поколений и расчету начальных условий: $N(0) = \lambda_1 S_1 + \dots + \lambda_i S_i$.

Выберем другой триггерный функционал: $\Theta(S) = 1 + \exp(-cS^2)$, $\lim_{S \rightarrow \infty} \Theta(S) \rightarrow 1$,

быстро убывающая функция отражает действие известного эффекта агрегированной группы [13]. Не вступившие в репродуктивный процесс кладки икры после гибели ухудшают токсикологическую обстановку на нерестилище, c характеризует степень действия эффекта, который триггерно выключается, если численность нерестующих особей осетровых исторически оптимальна. Если численность нерестового стада низка, то большая протяженность русловых нерестилищ и растянутость сроков миграции становится уже негативным фактором.

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

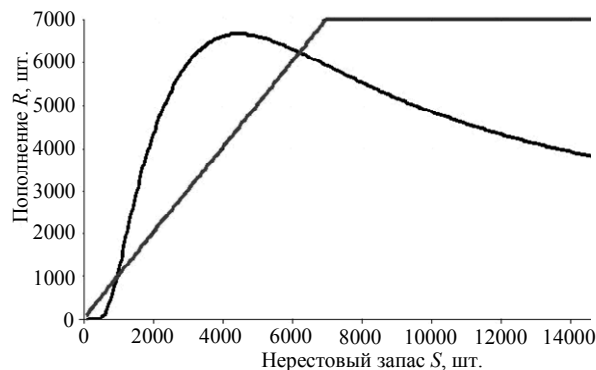


Рис. 3

От дифференциальных уравнений $\dot{N} = -\alpha \times f(N(t), N(0))$ на интервале $t \in [0, T]$ вернемся к дискретной задаче. Будем исследовать дискретно-непрерывную гибридную систему, в которой нас интересует дискретная составляющая траектории, дающая положение нового нерестующего поколения. Качественная динамика модели зависит от математических свойств выбранной функции эффективности воспроизводства, особенно вне диапазона оптимальной численности нерестового стада. Важны относительные положения минимума и максимума зависимости и даже количество точек перегиба. Фазовое пространство динамической системы $\psi^n(R_0)$ с оператором эволюции в виде системы (2) разделено на две области притяжения: Ω_1 и Ω_2 . Границей между областями является неустойчивая стационарная точка R_1^* первого пересечения кривой с биссектрисой $R=S$. Анализ устойчивости неподвижных точек дискретно-непрерывной системы в инструмен-

тальной среде можно проводить с использованием свойства второй итерации $\psi(\psi(x))$. Необходимым и достаточным условием устойчивости неподвижной точки одномерного отображения x^* является неравенство: $\psi^2(x) > x$ при $x < x^*$, $\psi^2(x) < x$ при $x > x^*$. Второе равновесие R_2^* -устойчиво.

Структура изменений скорости роста в онтогенезе

Множественное увеличение кормовой базы не приводит к пропорциональному скачку скорости роста рыб, так как организмы потребляют не более необходимого суточного рациона. Поэтому очевидный на первый взгляд вариант совершенствования модели с отдельным описанием динамики кормовых организмов $g(t)$:

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

где γ отразит эффект хищничества, не принесет желаемого результата. Помимо того, что имеется предел насыщения, рыба способна в поиске пищи облавливать ограниченную площадь, поэтому попытки разряжения взрослого стада для увеличения продуктивности водоема безрезультатны.

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

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

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

Этап 1. Известно несколько различных моделей роста рыб. Модели для описания развития насекомых с циклом превращений неизвестны. Модели роста дают представление о регуляции предельных размеров особи вида и подходят к накоплению биомассы как непрерывному явлению, не учитывая переходные процессы при формировании систем жизнедеятельности на ранних этапах развития. У осетровых и лососевых рыб относительно продолжительное время по сравнению с другими видами занимает смешанное питание. На самой первой стадии икринки питание происходит эндогенно за счет запаса питательных веществ [15], и скорость роста не может считаться положительной, но этот небольшой промежуток времени включим в этап, завершающийся резорбцией желточного мешка и переходом на активное питание. Скорость роста линейная с незначительным коэффициентом наклона к оси абсцисс сохраняется до тех пор, пока личинкам не станут доступны подвижные кормовые объекты. Условием для перехода пусть служит накопление достаточного показателя \bar{w} .

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

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

Здесь τ — длительность периода развития до полного израсходования питательных запасов желточного мешка, определяемая биологическими особенностями вида с линейным коэффициентом прироста $\rho < 1$, который в среднем для поколения должен быть положительным; w_1 — интерпретируется как уровень развития, при достижении которого изменяется характер метаболизма из-за смены характера питания. На втором этапе может наблюдаться депрессия роста при повышенной плотности.

Этап 3. Полагается, что скорость роста свободно мигрирующей молоди не определяется численностью поколения. Третий вид правой части представляет собой балансовое уравнение разности между синтезируемой биомассой с параметром анаболизма η и убылью вещества при метаболическом распаде [17]. Успешный рост в дальнейшем делает недоступным молодь для большего числа мелких окуневых хищников. Половозрелые осетровые не имеют естественных врагов, что позволяет убрать из уравнений убыли численности взрослых зависимый от плотности фактор смертности.

Принципиально значимые свойства динамики новой модели

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

Положение экстремумов относительно стационарных точек — важная характеристика для динамики, так как влияет на характер границ областей притяжения аттракторов. Для найденных сценариев перехода к аperiodической динамике и обратно к регулярной еще не разработано обобщенное строго математическое описание для объяснения свойств перехода к хаосу.

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

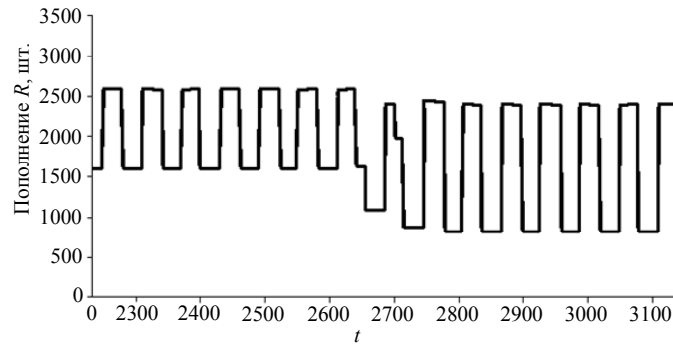


Рис. 4

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

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

На рис. 5 показано появление четырех новых стационарных точек (показанных на рисунке стрелками) у второй итерации модельной зависимости $\psi(\psi(S))$,

которые образуют два цикла периода $p=2$ у итераций $x_{n+1} = \psi(x_n)$, что невозможно для функций, удовлетворяющих критериям теоремы Сингера. Появление альтернативных циклов может иметь популяционную интерпретацию для популяции рыб, когда одна из составляющих, частично изолированная группа, начинает изменять свою численность по циклу с меньшей амплитудой. Для насекомых вредителей такой вариант поведения реализуется из-за влияния паразитов, численность которых сильно зависит от внешних погодных факторов и от предшествующего состояния.

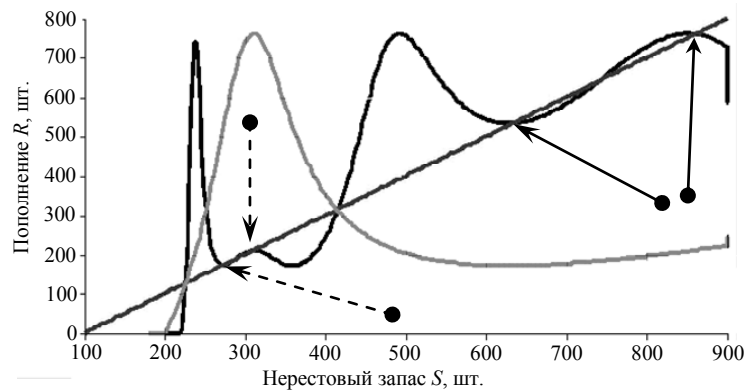


Рис. 5

В новой модели реализуется иной метаморфоз фазового портрета в области Ω_2 , не описанный ранее для популяционных моделей. На рис. 5 показано, как из-за изменения конкурентной регуляции у второй итерации исчезают стационарные точки пересечения с биссектрисой координатного угла. Такое изменение описывает сценарий с переходом в длительную депрессию численности популяции без возможности быстрого восстановления. Аттрактором Ω_2 остается показанный стрелками малый цикл с незначительной амплитудой, который очень близок к репеллерной точке $R_1^* \equiv \partial\Omega_1$, переход которой означает безвозвратную деградацию биоресурсов, так как $\forall x_0 \in \Omega_1 \lim_{n \rightarrow \infty} \psi^n(x_0) = 0 + \varepsilon$.

Биосистема с показанной на рис. 6 зависимостью восполнения — хрупкий объект для управления, так как существует возможность старшей нечетной итерации $\min \psi^k(S) < \partial\Omega_1, k \neq 2^i$, т.е. вариант граничного кризиса аттракторов области Ω_2 при увеличении периода циклов.

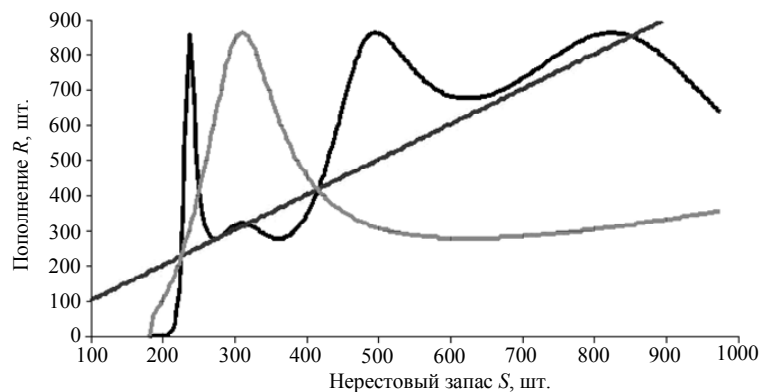


Рис. 6

Заключение

Расширена методика моделирования, где трактовка эффективности воспроизводства не задается параметром репродуктивного потенциала, но определяется через убыль численности поколения на ранних этапах развития. Скорость убыли изменяется по мере успешного развития поколения. Модель отражает наличие критической минимально допустимой численности для благополучного существования вида. Присутствует репеллер, неустойчивая особая точка первого пересечения кривой с биссектрисой координатного угла. Траектории с начальными условиями, разделенными репеллером, покидают его окрестность и приближаются к разным аттракторам. Один из аттракторов — точка $(0, 0)$ на плоскости $R \times S$. Если численность популяции соответствует области притяжения этого аттрактора, произойдет вымирание. Эффективность воспроизводства популяции, находящейся в надкритическом диапазоне состояния нерестового запаса, весьма велика, что часто служит поводом для ошибочных оптимистичных промысловых прогнозов. На графиках это пики вылова сига и осетра. Популяция способна долго поддерживать высокий процент изъятия, но потом произойдет резкое снижение уловов. Коллапс происходит так, будто мы имеем дело с короткоцикловым видом, а не популяцией, состоящей минимум из семи возрастных групп. Коллапс сложно предвидеть экспертам, ориентирующимся на влияние гидрологических факторов. На Нижней Волге в 1980 гг. они были благоприятны [18].

В ходе совершенствования метода предложена модель с учетом скачкообразно меняющейся скорости роста в виде гибридной системы на основе предикативного изменения правой части дифференциального уравнения. Обнаружена возможность притяжения соседствующих в некоторой компактной области $\delta \in \Omega_2$ начальных точек к двум альтернативным циклическим траекториям. Эффект сосуществования циклов не наблюдается на бифуркационных диаграммах, так как при их построении используют фиксированные начальные точки. Интервал значений параметра, в котором существует один из циклов, весьма узок, поэтому для популяции вероятность динамики с переходом на другой устойчивый цикл кажется незначительной. Обоснование такого поведения можно представить для случая нарастающей в процессе адаптации популяционной дивергенции, начальной стадии симпатрического видообразования. Тогда выбор альтернативного цикла актуально трактовать в контексте разнообразия эволюционной стратегии размножения. Гипотеза может служить объяснением возникновения значимых отличий для зависимости запаса и пополнения всех каспийских осетровых [19]. В локальной обособившейся группе перестает действовать отрицательный эффект агрегированной группы, который мы описали функционалом со свойством $\lim_{S \rightarrow \infty} \Theta(S) \rightarrow 1$.

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

Для динамики численности насекомых вредителей леса более актуальна ситуация по исчезновению при бифуркации другого альтернативного цикла с меньшим средним значением точек траектории. В таком случае происходит стремительный всплеск численности с переходом к устойчивым флуктуациям в сохранившемся аттракторе, который отличается от ранее разработанной нами модели перехода к

кратковременной пиковому всплеску из аperiодического режима в [20]. Однако для достоверного описания сценария необходима разработка оригинального математического описания механизма завершения данного типа вспышки: триггерного включения дополнительного звена обратной связи.

А.Ю. Переварюха

МОДЕЛЬ ШВИДКОСТІ РОСТУ КОНКУРУЮЧИХ ОРГАНІЗМІВ ДЛЯ БІОЛОГІЧНИХ ВИДІВ З МЕТАМОРФОЗАМИ В ОНТОГЕНЕЗІ

Розглянуто проблему математичного опису швидкості росту для біологічних видів з вираженою стадійністю життєвого циклу. Показник швидкості росту організмів — це характеристика, що безпосередньо впливає на успішність переходу на наступну онтогенетичну стадію і опосередковано через механізм внутрішньовидової конкуренції — на виживання всієї нової генерації. Нова модель враховує, що швидкі еколого-фізіологічні метаморфози в розвитку організмів відображаються на чинниках регуляції підсумкової чисельності дорослої частини популяції. Темп розвитку досить суттєво коливається до моменту дозрівання у багатьох видів комах з високим репродуктивним потенціалом і мігруючих риб, не відбивається узагальненою функцією $w(t)$, оскільки залежить від ступеня конкуренції. Запропоновано метод опису швидкості росту зі змінами як безперервно-дискретної обчислювальної структури на основі диференціальних рівнянь у формі Коші з предикативно перевизначеною структурою правої частини. Отримано ітераційну динамічну систему процесу популяції, що може змінювати співіснуючі стійкі цикли, що співіснують, під дією зовнішніх чинників. У разі посилення конкурентних чинників з природних причин відбувається зворотна дотична біфуркація. Альтернативний аттрактор у вигляді циклу з найбільшим середнім значенням чисельності зникає, популяція переходить в режим тривалої депресії.

A.Yu. Perevaryukha

MATHEMATICAL MODEL FOR GROWTH RATES OF COMPETING ORGANISMS FOR BIOLOGICAL SPECIES WITH METAMORPHOSES IN ONTOGENESIS

The article considers the problem of a formal description of the growth rate for biological species with a pronounced stadiality of the life cycle. The rate of growth of organisms is a characteristic that directly affects the success of the transition to the next ontogenetic stage, and indirectly through the mechanism of interspecies competition to the survival of juveniles. The new model takes into account that rapid ecological and physiological metamorphoses in the development of organisms are reflected in the factors regulating the total number of the adult part of the population. The developmental speed itself fluctuates sufficiently to the point of maturation in many species of insects with a high reproductive potential and migratory fish, and is not reflected by the generalized function $w(t)$, since it depends on the degree of competition. We have proposed a method for describing the rate of growth with changes in a continuous-discrete computational structure on the basis of differential equations in the Cauchy form with a predicatively redefinable structure of the right-hand side. An iterative dynamic system of the population process is obtained, which has the possibility of changing coexisting stable cycles under the influence of external factors. In the case of strengthening competitive factors for natural causes, an inverse tangential bifurcation occurs. An alternative attractor in the form of a cycle with the largest average population value disappears, and the population goes into the regime of long depression.

1. *Переварюха А.Ю.* Сравнительное моделирование двух особых сценариев коллапсов биоресурсов: трески Канады и осетровых Каспия // Международный научно-технический журнал «Проблемы управления и информатики». — 2017. — № 3. — С. 128–140.
2. *Frolov A.N.* The beet webworm *Loxostege sticticalis* l. (Lepidoptera, Crambidae) in the focus of agricultural entomology objectives: The periodicity of pest outbreaks // *Entomological Review*. — 2015. — N 2. — P. 147–156.
3. *Clark L.R.* The population dynamics of *Cardiaspina albitextura* (Psyllidae) // *Australian Journal of Zoology*. — 1964. — **12**, N 3. — P. 362–380.
4. *Ricker W.* Stock and recruitment // *Journal Fisheries research board of Canada*. — 1954. — N 11. — P. 559–623.
5. *Guckenheimer J.* Sensitive dependence on initial conditions for unimodal maps // *Communications in Mathematical Physics*. — 1979. — **70**. — P. 133–160.
6. *Feigenbaum M.* Universal behavior in nonlinear systems // *Physica D*. — 1983. — **7**. — P. 16–39.
7. *Sharkovskii A.N.* Coexistence cycles of continuous map of the line into itself // *International Journal of Bifurcation & Chaos*. — 1995. — **5**. — P. 1263–1273.
8. *Khodorevskaya R.P., Kalmykov V.A.* Formation of populations of Acipenseridae sturgeons in the Volga-Caspian basin // *Journal of Ichthyology*. — 2014. — **54**, N 8. — P. 576–583.
9. *Панин Г.Н., Мамедов Р.М., Митрофанов И.В.* Современное состояние Каспийского моря. — М. : Наука, 2005. — 281 с.
10. *Легеза М.И., Маляян Р.А.* К методике исследования численности осетровых в Каспийском море // Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХ. — Астрахань, 1974. — С. 82–83.
11. *Perevaryukha Y.N.* Present status of Caspian sturgeons, biodiversity and some problems of their specific identification by molecular genetic, including caviar // The 4th International Symposium on Sturgeon. In: Extended abstracts. Oshkosh, Wisconsin, USA. July 8-13 2001.
12. *Hoyle J.* Status of Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*) in Lake Ontario and the Response to the Disappearance of *Diporeia* spp. // Proceedings of a workshop on the dynamics of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) in the Great Lakes. — 2005. — P. 47–61.
13. *Courchamp F., Ludek B., Gascoigne J.* Allee effects in ecology and conservation. — New York : Oxford University Press, 2008. — 266 p.
14. *Artyukhin E.N.* On biogeography and relationships within the Acipenser // *The Sturgeon quarterly*. — 1995. — **3**, N 2. — P. 6–8.
15. *Анисимова И.М., Лавровский В.В.* Ихтиология. — М. : Высшая школа, 1983. — 255 с.
16. *Ryabova G.D.* Variation in morphometric and genetic characteristics of stellate sturgeon juveniles raised at different densities // *Russian Journal of Genetics*. — 2006. — **42**, N 2. — P. 182–191.
17. *Von Bertalanffy L.* Quantitative laws in metabolism and growth // *Quarterly Review of Biology*. — 1957. — **32**. — P. 217–231.
18. *Veshchev P.V., Guteneva G.I.* Efficiency of natural reproduction of sturgeons in the Lower Volga under current conditions // *Russian Journal of Ecology*. — 2012. — **43**, N 2. — P. 142–147.
19. *Perevaryukha Y.N., Geraskin P.P., Perevaryukha T.Y.* Comparative immunochemical analysis of intraspecies distinctions of serum proteins of starred sturgeon *Acipenser stellatus* (Acipenseriformes, Acipenseridae) from the Caspian basin // *Journal of Ichthyology*. — 2011. — **51**, N 5. — P. 392–397.
20. *Perevaryukha A.Y.* A model of development of a spontaneous outbreak of an insect with aperiodic dynamics // *Entomological Review*. — 2015. — **95**, N 3. — P. 397–405.

Получено 19.06.2017