УДК 681.3.06

А.Ю. Переварюха

РАЗНОВИДНОСТИ АПЕРИОДИЧЕСКОЙ ДИНАМИКИ В СОБЫТИЙНО-УПРАВЛЯЕМОЙ ПОПУЛЯЦИОННОЙ МОДЕЛИ

Предлагается популяционная модель событийно-стадийной структуры, включающая непрерывные и дискретные составляющие. Динамика гибридной системы анализируется в вычислительной среде на основе численного решения последовательности задач Коши для системы дифференциальных уравнений убыли поколений. Рассматривается динамика функциональной итерации, которая имеет два локальных экстремума и характеризует непостоянство эффективности воспроизводства рыб. Устанавливается появление переходного апериодического режима при возможности притяжения траектории к двум аттракторам. После бифуркации исчезновения двух нетривиальных стационарных точек возникает интервальный аттрактор, для которого наблюдается явление граничного кризиса.

Введение

Математические методы моделирования биологических процессов продолжают развиваться в нескольких отдельных междисциплинарных направлениях. Изначально предложения по формализации популяционной динамики заключались в разработке систем дифференциальных уравнений с правыми частями различного вида, отражающими некоторые теоретические предположения о характере взаимодействия биомассы конкурирующих видов.

В задачах моделирования сообществ гидробионтов в 1970 гг. развивались алгоритмические методы, основанные на исследовании дискретных вычислительных структур с применением ЭВМ. Советской школой предложено значительное число разнообразных дискретных моделей для промысловой ихтиологии: В.В. Меншуткина, А.Б. Казанского, В.В. Суханова и др. Развитием подхода стало создание В.В. Иванищевым и В.В. Михайловым в 1984 г. высокоуровнего языка алгоритмических сетей, предназначенного для описания процесса пользователем в виде ориентированного «функционального» графа операторов. Возможности модельного описания и прогнозирования популяционных процессов столкнулись с фундаментальными проблемами теории универсальности поведения нелинейных систем [1]. Дискретно-матричные популяционные модели, ориентированные на вычислительные методы исследования, обладают нетривиальными возможностями изменения поведения с хаотическими и циклическими режимами.

В настоящей статье на основе представлений об экологических особенностях воспроизводства осетровых рыб предложена гибридная (событийно-управляемая) модель динамики численности, обладающая свойством трансформации двух видов апериодического поведения траектории.

1. Постановка задачи популяционного моделирования

В основе моделей эксплуатируемых популяций рыб лежит формализация баланса воспроизводства и смертности от различных факторов. Естественная убыль на ранних этапах жизни у крупных анадромных рыб очень велика, и ее изменения критически сказываются на благополучии популяции. Опыт наблюдений показал, что среднее пополнение R от величины родительского запаса S редко удовлетворительно описывается линейным или кусочно-линейным соотношением $R = f(S) = aS, S < K \quad f(S) = X = \cos t, S > K.$

Пополнением будем считать численность поколения от одного нереста, дожившего до установленного момента. Для разных видов рыб этот момент может определяться достижением промысловых размеров, прохождением периода адаптации к морскому периоду жизни или окончанием полового созревания.

В ихтиологии существует достаточно развитое направление исследований, объясняющее закономерности изменения эффективности воспроизводства. Основной его целью является определение зависимости для прогнозирования скорости восполнения промысловых запасов на основе данных наблюдений. Обобщенная задача представляется противоречивой, так как очевидны различия экологических особенностей нереста разных рыб. Дискуссия о роли зависимости и конкретных функциональных свойствах имеет длительную историю среди биологов.

Автором обосновано предположение, что механизмы, определяющие зависимость, действуют для рыб с особенными условиями нерестового цикла. Такие рыбы (называемые анадромными) заходят при необходимой температуре в реки и нерестятся на ограниченных по площади пригодных русловых нерестилищах, как крупные лососевые и осетровые. Известно, что при повышенной плотности икры на грунте наблюдается ряд негативных для выживаемости явлений, связанных с гипоксией и токсикозом. Ограниченность пригодных нерестовых участков, например, характерна для волжской севрюги. В период масштабного гидростроительства возводились искусственные нерестилища. Для размножающихся в толще воды рыб успех репродуктивного процесса определяет благоприятное сочетание случайных флуктуаций условий среды, что снижает возможности применения детерминированных моделей.

Концепция моделей воспроизводства заключается в описании лимитирующих факторов $v(S)$, действующих на нерестилищах при повышенной плотности запаса с репродуктивным потенциалом a: $R = aS / v(\mathrm{S})$. Основоположником научного направления У. Рикером предложена экспоненциальная форма $v(S) = \mathbf{e}^{bS}$, где b – показатель действия лимитирующих факторов. Дж. Шепард применил зависимость по аналогии с моделью Ферхюльста вида $v(S) = 1 + (S / K)^b$, где учтена критическая биомасса K. Анализ моделей проводился в виде зависящих от параметра функциональных итераций $x_{n+1} = f(x_n; a)$ в современной вычислительной среде моделирования.

Для траектории итераций функции Рикера при возрастании a характерно изменение поведения от устойчивого равновесия R^* к хаосу через известный каскад удвоений Фейгенбаума [2]. Аналогично бифуркации удвоения периода цикла наблюдаются для модели Шепарда. Ранее было показано, что бифуркационные параметры в двух моделях имеют противоположный смысл. Это влечет проблему биологической интерпретации результатов моделирования [3].

Аттрактор, возникающий в результате накопления каскада бифуркаций удвоения, является аналогом канторовского множества – замкнутого множества, не содержащего как внутренних, так и изолированных точек. Структурно хаотический аттрактор представляет собой результат объединения все уменьшающихся субинтервалов, которые составляют точки отрезка за исключением несчетного числа неустойчивых точек всех периодов 2^n и их прообразов. Анализ образования и свойств канторовских множеств является отдельной задачей при исследовании нелинейных дискретных моделей. Теория универсальности изменения поведения отображений, удовлетворяющих критериям теоремы Д. Синжера [4], описана достаточно подробно.

Выявление свойства хаотичности важно для оценки адекватности биологических моделей. Обычно для определения хаотичности используется свойство чувствительной зависимости от начальных условий, но на основе работы [5] можно ввести критерий хаотичности отображения отрезка $f : I \to I$ на основе топологической транзитивности: если для всех открытых подмножеств $U \subseteq V,\ U \neq \varnothing$ и $Y \subseteq V,\ Y \neq \varnothing,\ \exists n \geq 0,$ выполняется $f^n(U) \cap Y \neq \varnothing,$ то поведение хаотично.

Помимо хаотизации и соответственно эффекта экспоненциального разбегания близких траекторий в отображениях возможны и другие нелинейные эффекты, связанные с окнами периодичности. Отметим, что нелинейные эффекты в динамике делают проблематичной сущностную интерпретацию поведения дискретных популяционных моделей, в особенности не относящихся к *SU*-семейству (унимодальных отображений со всюду отрицательным шварцианом).

Сведения о воспроизводстве севрюги и горбуши показали, что наблюдается выраженная неунимодальная зависимость с двумя высокими диапазонами эффективности воспроизводства, между которыми существует промежуток численности запаса, при котором для популяции характерна низкая способность к восстановлению. С биологической точки зрения можно обосновать предположение, что характер зависимости является следствием различия факторов смертности на разных этапах развития молоди рыб.

2. Описание новой модели

Физиологи выделяют стадии развития молоди по мере формирования у них органов и характера передвижения. Изменения происходят по мере развития за счет питания, скорость которого представим в виде уравнения обратно пропорциональной плотности:

$$\frac{dw}{dt} = \frac{g}{N^k(t) + l}, k < 1, \tag{1}$$

где g – параметр объема доступных кормовых ресурсов, l учитывает ограничение скорости развития, не связанное с плотностью особей поколения. Важнейшие изменения, переход на активное питание и начало самостоятельной миграции можно считать событиями в динамике поколения, что позволит выделить стадии D_1, D_2, D_3. Имеются основания для применения гибридной модели с изменяемой структурой при достижении некоторых выделяемых предикатами событий.

Предложение по формализации процесса формирования пополнения заключается в описании убыли начальной численности поколения дифференциальным уравнением на промежутке времени интервала уязвимости [0, T], которое позволило бы в явном виде учесть различные факторы смертности и изменение данных факторов по мере развития особей:

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

где α – коэффициент зависящей от плотности особей компенсационной смертности; β – коэффициент нейтральной убыли. От абстрактного «репродуктивного потенциала» разумно перейти к естественному показателю средней плодовитости λ, оцениваемой по данным мониторинга, так как у осетровых нет половых хромосом и дифференциация происходит эпигамно. Начальные условия для уравнений (1), (2): $w(0) = w_0$, $N(0) = \lambda S$. Время τ – длительность первой стадии с эндогенным питанием, для севрюги в среднем составляет восемь суток; w_D – условный уровень развития, при достижении которого меняется действие факторов смертности, что интерпретируется экологией обитания молоди при начале самостоятельной миграции. Логично, что интервал уязвимости не является постоянным и может растягиваться при замедлении скорости развития.

По данным о воспроизводстве волжской севрюги выявлено действие отрицательного эффекта группы (известного в литературе как allee effect [6]), когда при низкой плотности особей уменьшается вероятность встреч на нерестилищах, что сильно сокращает продуктивность нереста. Потому в правую часть (2) для D_1 вводится функция $U(S)$, которая быстро стремится к единице: $E(U) = [2,1)$, так как эффект не может проявляться при исторически оптимальной для промысловой популяции численности запаса:

$$U(S) = 1 + \exp(-cS^2), \tag{3}$$

где параметр $c < 1$ определяет степень выраженности эффекта. Обыкновенное дифференциальное уравнение (ОДУ) (1) и набор правых частей (2) и (3) формируют непрерывно-дискретную вычислительную структуру.

Эффект Олли предложил учитывать А.Д. Базыкин, дополняя известное уравнение Ферхюльста для популяции $N(t)$ с репродуктивным коэффициентом r сомножителем $(N - m)$:

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right)(N - m);$$

когда численность меньше критической $N < m$, популяция вымирает. Способ используется и в современных работах [7]. Интересный подход предложили в 2013 г. авторы [8] в диффузионной модели «хищник – жертва» с нелинейной репродуктивной функцией жертвы:

$$F(N) = rN\left(1 - \frac{N}{K} - \frac{m}{N + d}\right).$$

При соотношении коэффициентов $m < d$ эффект Олли выражен слабо, соотношение $m > d$ подразумевает сильное его проявление. Однако в обоих методах действие проявляется для всех значений *N*.

3. Принципы алгоритмической реализации гибридной модели

Особенность дискретно-событийного подхода составляют переходы между состояниями моделируемой системы согласно графу всех возможных состояний. В применяемом методе на основе формализма гибридного автомата переключение реализуется между режимами изменения состояния. Режимам изменения сопоставлен набор форм правой части системы ОДУ из (2), алгоритм контроля предикатов определяет выбор решаемой в данный момент задачи Коши с инициализацией новых начальных условий. Промежуток интервала уязвимости разбит на последовательность кадров гибридного времени в инструментальной вычислительной среде AnyLogic. Алгоритмическое представление модели реализуется на основе автомата с таймированными и предикативными переходами (рис. 1). Множество решений задач Коши для допустимых начальных условий $S \in Z^{+}$ на интервале $t \in [0, T]$ определит зависимость, называемую в работах ихтиологов кривой воспроизводства популяции.

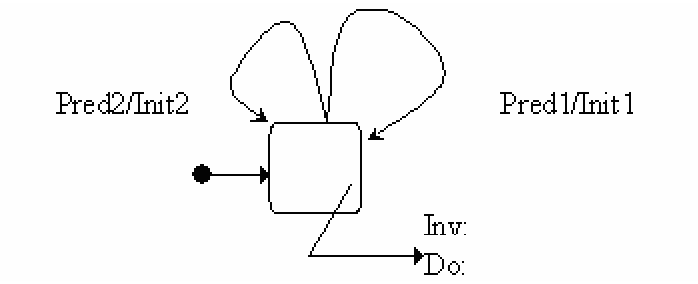

Рис. 1. Гибридный автомат системы с двумя событийными переходами

Каждому из двух переходов сопоставлен набор предикатов Pred1 или Pred2. За подтверждением истинности предикатов следует инициализация вычислительной задачи, для чего формируются переопределяемые начальные условия Init.

4. Вычислительный анализ свойств гибридной модели

В вычислительной среде получена неунимодальная «волнообразная» зависимость $R = N(T) = \varphi(S)$ запаса и пополнения, о причинах возникновения которой для крупных рыб писал Рикер в статье [9]. Зависимость (рис. 2) без учета действия промысловой смертности характеризуется четырьмя нетривиальными стационарными точками R_i^*, $i = 1, \ldots, 4$, пересечениями кривой с биссектрисой координатного угла $R = N(T)$.

График второй итерации $\varphi(\varphi(S)) \equiv \varphi^2(S)$ показал устойчивость четвертой точки наряду с устойчивостью $R = 0$. Для дискретной динамической системы $R_{n+1} = \varphi(R_n)$ возможны качественно различные варианты поведения в зависимости от вычисленного значения функции в двух точках локальных экстремумов $\min\varphi(R), \max\varphi(R), R_1^* < R < R_3^*$. Наибольший практический интерес представляет выполнение условий $\varphi(R_{\max} \pm \varepsilon) > R_3^*, \varphi(R_{\min} \pm \varepsilon) < R_1^*$. При выполнении условий в вычислительных экспериментах фиксируется образование в фазовом пространстве объекта, относящегося к разновидности непритягивающих хаотических множеств.

Рис. 2. Функциональная зависимость $\varphi(R)$ с четырьмя стационарными точками

Если для динамической системы существуют два аттрактора, то при исследовании необходимо определить границу их областей притяжения. В простейшем случае границей является неустойчивая «репеллерная» точка. В рассматриваемом случае границу составляет все множество прообразов неустойчивых точек R_i^*. Обе области притяжения в локальном диапазоне $[R_1^*, R_3^*]$ представляются несвязным объединением малых интервалов.

Канторовская структура границы приводит к появлению длительного переходного хаотического режима, реализующегося до момента $\varphi^z(R_0) > R_3^*$ (или $\varphi^z(R_0) < R_1^*$), достижение которого означает стремительное развитие неожиданной «вспышки» численности (рис. 3) популяции, что наблюдалось для горбуши. Число итераций z пребывания траектории в переходном апериодическом режиме чувствительно зависит от выбора начальных условий [10].

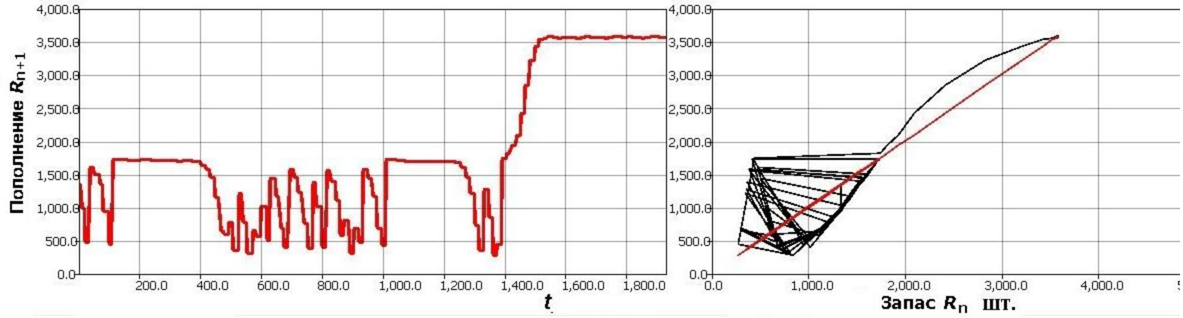

Рис. 3. Выход из режима переходного хаоса: временная и фазовая диаграммы

При рассмотрении в модели увеличения промысловой смертности изменяется конфигурация стационарных точек. Для динамической системы возможна обратная касательная бифуркация: слияние R_3^*, R_4^* с исчезновением стационарной точки при сохранении оставшихся R_1^*, R_2^*. В таком случае возможны два варианта, определенные смещающимся значением $\varphi_1(R_{\min})$ в точке минимума измененной зависимости (рис. 4). При выполнении условия $\varphi_1(R_{\min}) > R_1^*$ траектории притягиваются к интервальному аттрактору, неустойчивая точка R_1^* служит границей с областью притяжения тривиального равновесия (рис. 5). Тогда после обратной касательной бифуркации траектория моментально переходит к устойчивому апериодическому режиму, что соответствует колебаниям в диапазоне низкой численности популяции без возможности восстановления. Подобная ситуация из-за последствий длительного перелова наблюдается сейчас с осетровыми Каспия, где промысел не был остановлен своевременно.

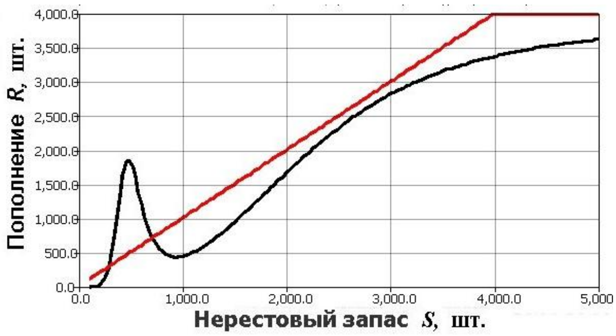

Рис. 4. Функциональная зависимость $\varphi(R)$ после обратной касательной бифуркации

В момент достижения $\varphi_1(R_{\min}) < R_1^*$ происходит граничный кризис интервального аттрактора [11]. При подобном кризисе аттрактор соприкасается с границей, теряет свойство инвариантности при сохранении локально несвязной структуры у вновь появившегося непритягивающего хаотического множества типа «хаотический репеллер» по классификации Гребоджи [12]. Единственным аттрактором остается тривиальное равновесие, что описывает неминуемую деградацию популяции после короткого переходного апериодического режима флуктуаций.

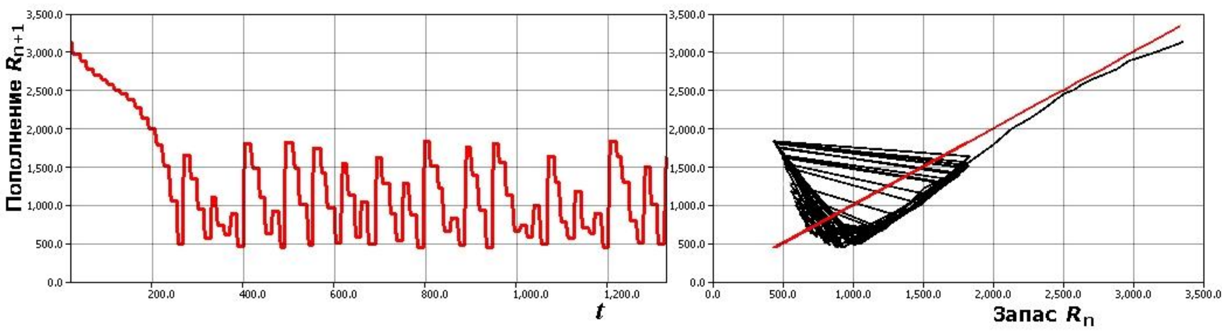

Рис. 5. Притяжение к интервальному аттрактору: временная и фазовая диаграммы

Заключение

Разработанная модель формирования пополнения позволяет описывать зафиксированные в ряде случаев [13] для промысловых популяций горбуши тихоокеанского побережья Канады изменения, связанные с существованием двух уровней численности популяции: низкого и высокого. При низкой численности популяция испытывает резкие флуктуации, но существует перспектива восстановления высокой численности при прекращении промысла. В режиме переходного хаоса невозможно предсказать, к какому из альтернативных аттракторов в результате устремится траектория, и данное свойство определяется как неопределенность относительно асимптотического состояния динамической системы.

При исследовании модели установлена возможность трансформации двух различных хаотических режимов при касательной бифуркации: переходного и устойчивого, связанного с интервальным аттрактором. Трансформация интерпретируется как следствие усиления промыслового давления и влечет длительное пребывание популяции в неблагоприятном состоянии.

Основная идея практического применения разработанных систем непрерывно-дискретных уравнений состоит в организации набора вычислительных модельных сценариев для анализа эффективности эксплуатации водных биоресурсов с учетом представлений теории этапности развития рыб [14].

Условием применения подхода является представление «стратегии» природопользования, вырабатываемой экспертами согласно некоторым внутренним правилам, применяемым для достижения приоритетной цели. Формирование сценариев на основе моделей теории восполнения запасов даст возможность рассматривать не просто динамику отдельной популяции, но оценить концептуальные стратегии управления с точки зрения возрастания экологических рисков и регулярно отмечаемых явлений «коллапсов» рыбных запасов.

Часто подобный коллапс запасов одного вида запускает «эффект домино» по пищевым цепям экосистемы и активирует механизмы обратной связи, из-за которых численность популяции не сможет восстановиться, так как экологическая ниша занимается быстро размножающимся видом-вселенцем. Например, мелким планктоноядным рыбам тюлькам и шпротам в Черном и Каспийском морях приходится испытывать влияние размножившихся медуз.

Своевременное снижение доли изъятия и осторожный подход к организации эксплуатации биоресурсов оказываются экономически эффективнее стратегии максимизации вылова биоресурсов. Несравнимо большие потери приносит всей экономике региона вынужденно вводимый мораторий на промысел из-за критического сокращения способности к самовосстановлению истребляемых популяций.

В дальнейших исследованиях планируется применить разработанный подход для модельной оценки эффективности искусственного воспроизводства тех популяций рыб, для которых доля заводского выпуска составляет не менее 40 % ежегодного пополнения. Массовый выпуск молоди не всегда ведет к ожидаемому увеличению уловов, и определение прогнозируемого коэффициента ее промыслового возврата представляет существенную сложность. Выпуски партий молоди осетровых рыб удобно представлять в разрабатываемом подходе как предикативно выделяемые дискретные события, меняющие характер моделируемого процесса при переходе всего получающегося поколения к морскому периоду жизни.

Исследования выполнены в рамках проекта РФФИ № 14-07-00066.

Список литературы

1. Вул, Е.Б. Универсальность Фейгенбаума и термодинамический формализм / Е.Б. Вул, Я.Г. Синай, К.М. Ханин // Успехи математических наук. – 1984. – Т. 39, вып. 3. – С. 3–37.

2. Фейгенбаум, М. Универсальность в поведении нелинейных систем / М. Фейгенбаум // Успехи физических наук. – 1983. – Т. 141, вып. 2. – С. 343–374.

3. Переварюха, А.Ю. Интерпретация поведения моделей динамики биоресурсов и моментальная хаотизация в новой модели / А.Ю. Переварюха // Нелинейный мир. – 2012. – № 4. – С. 255–261.

4. 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.

5. Vellekoop, M. On intervals, transitivity = chaos / M. Vellekoop, R. Berglund // The American Mathematical Monthly. – 1994. – Vol. 101, № 4. – P. 353–355.

6. Allee, W.C. Studies in animal aggregations: mass protection against colloidal silver among goldfishes / W.C. Allee, E Bowen // Journal of Experimental Zoology. – 1932. – № 2. – P. 185–207.

7. Dynamical complexities in the Leslie-Gower predator-prey model as consequences of the Allee effect on prey / E. Gonzalez-Olivares [et al.] // Appl. Math. Modell. – 2011. – Vol. 35. – P. 366–381.

8. Yongli, C. Spatiotemporal complexity of a Leslie–Gower predator-prey model with the weak Allee effect / C. Yongli, Zh. Caidi, W. Weiming // Journal of Applied Mathematics. – 2013. – Vol. 2013, Article ID 535746.

9. Ricker, W. Stock and recruitment / W. Ricker // Journal Fisheries research board of Canada. – 1954. – Vol. 11, № 5. – P. 559–623.

10. Paar, V. Sensitive dependence of lifetimes of chaotic transient on numerical accuracy for a model with dry friction and frequency dependent driving amplitude / V. Paar, N. Pavin // Modern Physics Letters B. – 1996. – Vol. 10, № 4 & 5. – P. 153–159.

11. Grebogi, C. Chaotic attractors in crisis / C. Grebogi, E. Ott, J.A. Yorke // Physical Review Letters. – 1982. – Vol. 48, № 22. – P. 1507–1510.

12. Grebogi, C. Chaos, strange attractors and fractal basin boundaries in nonlinear dynamics / C. Grebogi, E. Ott, J.A. Yorke // Science. – 1987. – Vol. 238, № 4827. – P. 632–638.

13. Minto, C. Blanchard Survival variability and population density in fish populations / C. Minto, R.A. Myers // Nature. – 2008. – Vol. 452. – P. 344–348.

14. 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.

Поступила 24.12.2013

Санкт-Петербургский институт
информатики и автоматизации РАН
e-mail: temp_elf@mail.ru

A.Y. Perevaryukha

VARIETIES OF APERIODIC DYNAMICS IN THE EVENT-DRIVEN POPULATION MODELS

The paper proposes a population model with the event-step structure, which includes continuous and discrete components. The dynamics of a hybrid system is analyzed in a computing environment based on the numerical solution of the sequence of Cauchy problems for the system of differential equations of generations decrease. We examine the dynamics of the functional iteration, which has two local extrema and characterizes the impermanence of the fish reproduction effectiveness. A transitional aperiodic regime is established with the possibility of attracting the trajectory to two attractors. After the bifurcation of disappearance of two nontrivial stationary points, an interval attractor arises for which a boundary crisis is possible.