

УДК 519.6, 573.7

А. Ю. ПЕРЕВАРЮХА

О МЕТОДИКЕ МОДЕЛИРОВАНИЯ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ В ЖИЗНЕННОМ ЦИКЛЕ РЫБ И НАСЕКОМЫХ

Санкт-Петербургский институт информатики и автоматизации РАН (СПИИРАН)

В статье рассматривается подход к моделированию метаморфозов в развитии ряда биологических видов в контексте влияния их успешности на долговременные тренды популяционной динамики. Изменения выживаемости в раннем онтогенезе, контролируемые фактором темпов индивидуального развития в конкурирующей группе особей, могут стать причиной неожиданной деградации популяции при малом избыточном промысловом воздействии. Теория нелинейной эффективности воспроизводства выводит к гипотезе, что два различных нелинейных эффекта контролируются на самом деле схожими механизмами. Для насекомых аналогичные колебания выживаемости при метаморфозах могут запускать другой процесс – стремительной вспышки численности вредителей, где актуальна формализация воздействия паразитов на первой стадии развития, зависящая от начальной концентрации кладок, но ограниченность ресурсов учитывается на завершающей. Рассмотрен метод представления убыли поколений на основе систем динамически переопределяемых дифференциальных уравнений с дискретно-непрерывной структурой времени. В расширении ранее предложенной модели формирования поколений сформирована вычислительная структура для учета зависимости смертности от уровня конкуренции, дополненная триггерным функционалом и новой схемой описания изменений скорости роста для примера осетровых рыб Каспийского моря на трех эколого-физиологических этапах развития. Модель обладает нетривиальными возможностями в параметрическом изменении режимов поведения. Существование альтернативных циклов находит объяснение в адаптивном возрастании внутривидовых различий.

Ключевые слова: модели популяций, репродуктивный цикл, теория эффективности воспроизводства, предикативно переопределяемые структуры, этапы раннего онтогенеза, вспышки и деградации популяций.

Введение

В математической экологии осталось не так много непреступных замков, к которым трудно подобрать правильные ключи по объективным причинам противоречий. К перечню проблем относится ряд вопросов, связанных с ранними стадиями онтогенеза, как зависимость выживаемости от темпов развития при сопутствующей сложной взаимосвязи скорости роста с плотностью группы. Из имеющихся биологических разнородных данных задача построения обобщенной модели ступенчатого онтогенеза, по-видимому, не имеет кардинального решения. Использование некоторой единственной трофической функции накопления биомассы не может быть обосновано в ситуациях развития экстремальной популяционной динамики. Ранее на проблему связи нелинейной динамики популяций и особенностей этапов раннего разви-

тия обращалось мало внимания. Ихтиологов интересует состояние промыслового запаса, у энтомологов основной учет проводится по вредящей стадии. Происходящие процессы на самых ранних стадиях развития сообществ рыб и насекомых трудно наблюдаемы, как практически не заметно вращение Луны вокруг своей оси, и только трудно заметный эффект либрации выдает существование обратной стороны спутника. Так по косвенным данным в моменты экстремальных состояний – пиковых вспышек насекомых или коллапсов промысловых запасов мы сможем судить о важности типов регуляции выживаемости на ранних этапах развития. Тем ценнее оказываются анализируемые имеющиеся сведения по учету численности всех стадий кукурузного мотылька, проводимых группой А.Н. Фролова [1], где показано смертность за поколение в первой генерации мотылька не зависела от исходной плотности

яиц, тогда как во второй генерации такая связь установлена. Мониторинг воспроизводства двух видов осетровых рыб на Нижней Волге авторами работы [2] позволил, в частности, неожиданно выяснить, что действующие зависимости в формировании поколений для двух близких видов осетровых рыб могут оказаться вдруг достоверно различными.

В цикле работ мы последовательно совершенствуем возможности применения сценарного подхода к анализу вычислительных моделей динамики видов, для которых обязательны быстрые и выраженные метаморфозы в онтогенезе. Прежде всего, предлагаемый подход предназначен для критических режимов в динамике интересующих нас популяций. Общей задачей исследований Проекта является анализ вычислительных модельных сценариев смены фаз и факторов при исчерпании биоресурсов или ускоренном размножении.

Структура гибридной системы для экологических задач

В предыдущей работе [3] мы развивали базовую модель 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 вылупления из икринок дифференциальным уравнением с переопределяемой структурой на кадрированном промежутке времени $[0, T]$. Так мы можем в явном виде учитывать разные факторы смертности и её 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 зависящей 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 уже самостоятельной миграции рыб. Для случая насекомых фитофагов вместо величины $w(\tau)$ в знаменателе второй формы мы предполагаем существенную роль запаздывания на третьей преимагинальной стадии развития $N(t - \zeta)$, связанной с истощением ресурсов, являющихся так же и их средой обитания.

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 нами для дальнейшего совершенствования модели.

Метод ограниченного функционального дополнения

$U[x]$ – в модели (1) триггерный функционал с ограниченной областью значений. Смысл предложенного нами метода функционалов выразить влияния экстремальных условий для успеха размножения. Для ситуации вспышки численности такой подход оказался даже более актуален, чем в сценарии деградации сложно структурированной популяции севрюги. 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. Таким способом можно описать, например, необходимость образования критической численности личинок вредителя, необходимой для преодоления химической защиты растения, как в случае безуспешной инвазии опасного короеда *Ips typographus* хвойные леса Северной Америки. В ситуации нарастания скорости размножения действием функционала можно описать резкое сокращение ресурсов для выходящих из личинок имаго вредителей. Исходная форма однопараметрического функционала $U[S] = (1 - \exp(-cS))^{-1}$ не единственно возможная. В некоторых случаях мы можем предположить немонотонную зави-

симось. 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 преодолеть негативное действие эффекта на уровне локальной субпопуляции, и далее восстановить исходный ареал вида.

В перспективе дальнейшей модификации мы изначально предполагали более сложную изменимость динамики используемого показателя размерного развития $w(t)$. Данный показатель исходно рассматривался нами как вспомогательный и предназначенный 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 мы получаем структуру, где дискретная составляющая траектории «гибридной» непрерывно-дискретной модели исследуется в вычислительной среде как итерация отображения с незнакомостоянным дифференциальным инвариантом Шварца. Для описанного нами ранее поведения траектории в виде переходной хаотизации и изменения границ областей притяжения нам удалось подобрать экологическую интерпретацию. Однако, важно понимать, что такое возможно не для всех получаемых режимов итерационной динамики.

Вариативность динамики популяционных моделей

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 нашем 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] и анализировалась нами в [3].

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 уни-модальных отображений при $[a_1, \hat{a}]$ мы увидим набор резких изменений поведения, для которых нам 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 $x_{n+1} = ax_n e^{-bx_n} \pm kx_n$, мы 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 -отображения. Используемый нами ранее в [3] эффект граничного кризиса аттрактора выходит за эти рамки.

Аспекты проявления скрытых механизмов регуляции

Анализ свойств $\{\psi^{(t)}(x)\}_{t \in T}$ обоснован для анадромных видов, заходящих для нереста на речном грунте. Популяция осетра испытала не просто промысловое истощение на рубеже 1980-х гг., что случалось со многими видами, но стремительное сокращение по сценарию, определенному нами как «немонотонный коллапс» из псевдостабильного состояния (рис. 1).

При таком сценарии специалисты не могут предвидеть скорый 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 изменялась существенно: от 2500 тыс. экз. в 1979–

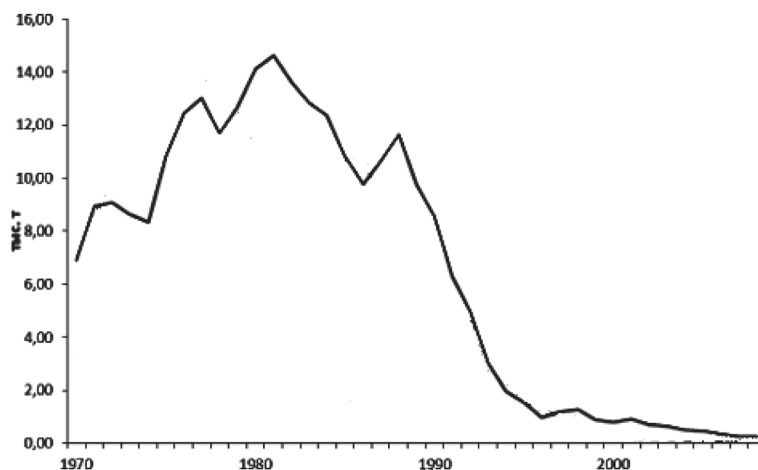


Рис. 1. Стремительное сокращение запасов осетра после пиков вылова (тыс. т)

1981 г. до 25 тыс. в 2000-х гг. [9]. В настоящее время мы не имеем 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 в недостаточной сегментации 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.

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

Задолго до деградации ежегодные уловы сига *Coregonus clupeaformis* прошли очевидный

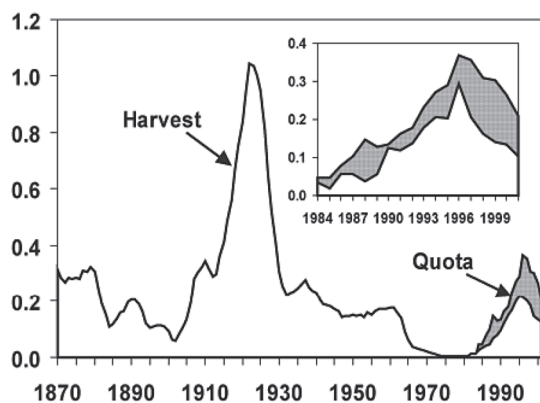


Рис. 2. Крах и восстановление промысла сига в оз. Онтарио (тыс. т.) по [12]

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 после, казалось, полной потери промыслового значения, так как сохранилось локальные группы, для которых эффективность воспроизводства сохраняется даже при небольшой численности. В Ладожском озере сиг *Coregonus lavaretus* аналогично присутствует в ряде известных рыбакам локальных форм (лудога, онежка, валаамка и др.). Способствующий выживаемости механизм адаптации малочисленного вида как стратегия локального убежища «рефугиум» модельно описать только обсуждаемым методом в виде специальной усложненной предикативной структуры.

Базовая модель выживаемости с динамикой развития

Вернемся к базовой модели репродуктивного потенциала, с сохранением непрерывного характера функциональной зависимости, которую можно модифицировать методом гибридных динамических систем. Учтем снижение эффективности нереста из-за уменьшения количества икры, реально вступившей в репродуктивный процесс, при $S \ll R^*$. Прямой учет такой зависимости становится необходимым при моделировании динамики популяций подвергающихся интенсивному промыслу. На сегодняшний день нет оснований полагать, что севрюга смогла преодолеть такое снижение, как это произошло с сигом в 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 молодежи. Убыль численности поколения $N(t)$ на интервале модельного времени $[0, T]$ опишут объединённые в систему два дифференциальных уравнения (α, β, c – константы):

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

где: S – величина нерестового запаса; $w(t)$ – отражает уровень размерного развития поколения, влияющий на увеличение пищевых потребностей; g – параметр, учитывающий ограниченность количества доступных для молодежи 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 повторно 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 ухудшает токсикологическую обстановку на нерестилище. c характеризует степень действия эффекта, который триггерно выключается, если численность нерестующих особей осетровых исторически оптимальна. Когда 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 сре-

де 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.

От дифференциальных уравнений на интервале $t \in [0, T]$ вернемся к дискретной задаче. Будем исследовать дискретно-непрерывную гибридную систему, где 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 как 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 инструментальной 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 $x > x^*$.

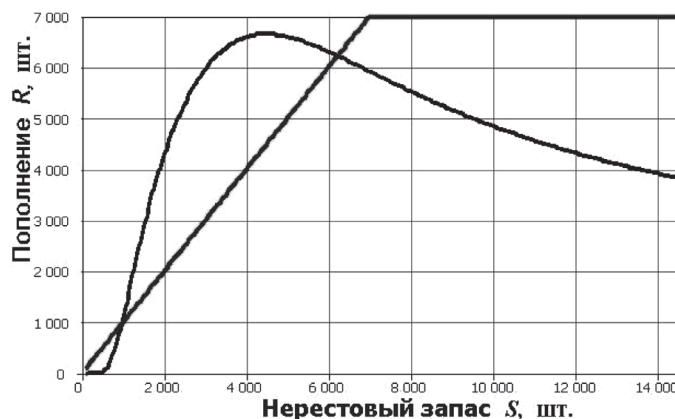


Рис. 3. Модельная зависимость $R = f(S) = N(T)$

Второе равновесие R_2^* устойчиво (обходится без бифуркаций удвоения периода).

Структура изменений скорости роста в онтогенезе

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

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

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

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 уже полностью сформированными млекопитающие являются продуктом совсем недавнего эволюционного развития. У вылупляющихся из яиц личинок рыб или насекомых происходит ряд метаморфозов с появлением органов дыхания, пищеварения и передвижения. Переходов между стадиями у личинок и молоди осетровых рыб, происходящими быстро, физиологи выделяют гораздо больше [14], чем у насекомых, но для задач разработки вычислительных моделей нужно выделить не более трех эколого-физиологических этапов развития.

Современные средства компьютерного моделирования позволяют исследовать событийно-управляемые динамические системы, где течение заданного системой уравнений неизменного процесса прерывается в моменты со-

бытий, 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 лакунах 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, формализовать логично влияние резких перемен в темпах приращения биомассы, происходящих при успешном достижении организмом следующего этапа.

Известно несколько различных моделей роста организмов, они 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 это небольшой промежуток времени мы 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 пока, личинкам не станут доступны подвижные кормовые объекты. Условием для перехода пусть служит накопление достаточного показателя \bar{w} .

На втором этапе скорость роста уже зависит от плотности конкурирующих за пищевые

ресурсы и еще недостаточно подвижных личинок. Характер зависимости прироста от плотности малоисследованный вопрос, 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 зависимость обратная дробно степенная 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:

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

где 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. При переходе модели к описанию третьего этапа предполагается, что скорость роста свободно мигрирующей молоди не определяется более численностью поколения. Третий вид правой части представляет собой балансовое уравнение разности между синтезируемой биомассой с параметром анаболизма η и убылью вещества при метаболическом распаде, которое было предложено в работе [17] Л. фон Берталанфи. Успешный рост в дальнейшем делает недоступным молодью 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.

Интересные свойства 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 более одного экстремума (на рис. 4 вариант соответствующий зависимости

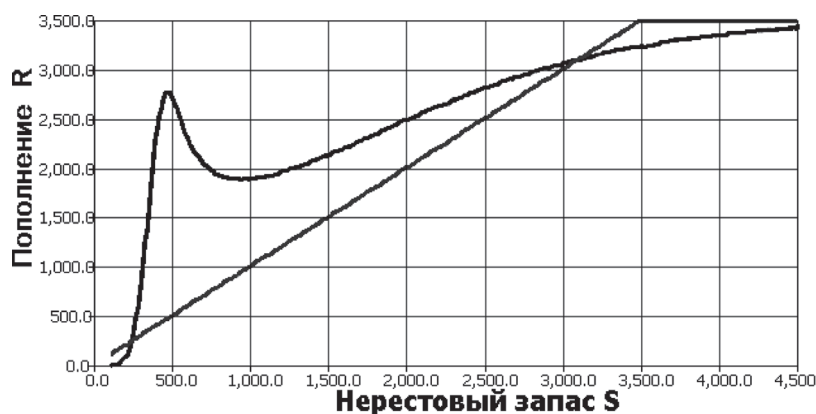


Рис. 4. Вариант новой модельной зависимости для севрюги

в эффективности воспроизводства для волжской севрюги). 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 обобщенного строго математического описания, подобного теории ренормализации в объяснении свойств универсальности перехода к хаосу через каскад М. Фейгенбаума, отдельные частные результаты получены экспериментальными компьютерными методами.

В динамической системе, как оказалось, сменяются бифуркации при плавном изменении одного параметра с прямых на обратные. 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 «paired cascade» обнаруживались ранее в двумерных отображениях типа «аттрактор Эно» и пока не ясно, может ли получить данный сценарий поведения биологическое объяснение.

В числе 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 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 случая сложно структурированной популяции, когда одна из составляющих, частично изолированная группа начинает изменять свою численность по циклу с меньшей амплитудой.

Заключение

Предложена методика, где трактовка эффективности воспроизводства в модели не задается параметром репродуктивного потенциала, но определяется через убыль численности поколения на ранних этапах развития. Скорость убыли изменяется по мере успешности развития поколения. Базовая 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, разделёнными 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 промышленных прогнозов. Мы это видим в форме не больших пиков на графиках вылова сига и осетра. Популяция долго способна поддерживать высокий процент изъятия, но потом произойдет резкое снижение уловов. Коллапс происхо-

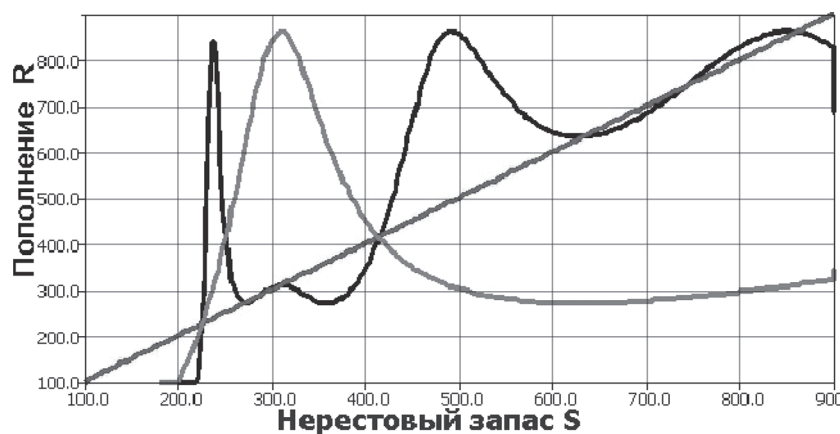


Рис. 5. Появление двух циклов периода $p = 2$ для $\psi(\psi(S))$

дит так, будто мы имеем дело с короткоцикловым видом, а не популяцией состоящей минимум из 7 возрастных групп. Коллапс сложно предвидеть экспертам, ориентирующимся на влияние гидрологических факторов. На Нижней Волге в 1980 гг. они были благоприятны.

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 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, потому 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. Две группы размножаются в сходных условиях, но при этом факторы репродуктивной изоляции уже становятся действующим механизмом. Вместе с растущей дифференциацией для каждой группы обособляется собственная зависимость эффективности воспроизводства, а обобщенная видовая зависимость становится более размытой с обособлением подвидов. Тогда выбор альтернативного цикла актуально трактовать контексте разнообразия эволюционной стратегии размножения. Гипотеза может служить объяснением возникновению значимых отличий для зависимости запаса и пополнения всех каспийских осетровых. В локальной обособившейся группе перестает действовать отрицательный эффект Олли, который мы описали функционалом со свойством $\lim_{S \rightarrow \infty} \Theta(S) \rightarrow 1$. Для некоторых видов полупроходных рыб всегда было свойственно обособление локальных «туводных» сообществ, но мигрирующие формы обеспечивали связность – генетиче-

скую панмиксию. В современных условиях длительные миграции на порядок увеличивают риск промысловой гибели рыб, соответственно увеличивается отбор аллельных вариантов генов способствующих оседлой жизни.

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 шансы на восстановление запасов при отсутствии промысла за счет сохранности локальных форм, менее подверженных промысловой смертности на миграционных путях. Осетровые и сиговые рыбы подвержены значительной внутривидовой дифференциации, например в форме образования сезонных репродуктивных рас [18]. Численность многовозрастной популяции может долго колебаться в окрестности неустойчивого равновесия. В подобной ситуации главное вовремя оценить, что реально происходит с биоресурсами и своевременно ввести мораторий.

Разработка обобщенной модели стадийного онтогенеза для описания нелинейной эффективности воспроизводства представляется не реалистичной, потому необходимо говорить о методике организации вычислительных структур и их сценарном исследовании. Для насекомых фитофагов не актуально переопределение скорости роста в модели, так как активно питающаяся стадия обычно одна. Более важен фактор зависимости смертности поколения от начальной плотности яиц $N(0)$ и включение убыли в уравнение функционала $U[N(0)]$.

Объединение гибридных структур (1) и (3) теоретически возможно, но практически не видим задач, для которых стоит усложнять и так нетривиальное поведение динамических систем. Для экологической интерпретации представляют интерес только несколько из возможных сценариев изменения поведения траекторий полученных данным методом моделей.

Работа обобщает результаты проектов Российского фонда фундаментальных исследований. Гранты № 15-07-01230, 17-07-00125 (СПИИРАН), 15-04-01226 (ГНУ ВИЗР).

Литература

1. **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. Vol. 95. № 2. P. 147–156.
2. **Veshchev P. V., Guteneva G. I.** Efficiency of natural reproduction of sturgeons in the Lower Volga under current conditions // Russian Journal of Ecology. 2012. Vol. 43. № 2. P. 142–147.

3. **Переварюха А. Ю.** Граничный кризис аттрактора в моделировании причин деградации промысловых биоресурсов // Системный анализ и прикладная информатика. 2015. № 3. С. 4–8.
4. **Ricker W.** Stock and recruitment // Journal Fisheries research board of Canada. 1954. №.11. С. 559–623.
5. **Guckenheimer J.** Sensitive dependence on initial conditions for unimodal maps // Communications in Mathematical Physics. 1979. Vol. 70. P. 133–160.
6. **Feigenbaum M.** Universal behavior in nonlinear systems // Physica D., 1983, Vol. 7, P. 16–39.
7. **Sharkovskii A. N.** Coexistence cycles of continuous map of the line into itself // International Journal of Bifurcation & Chaos. 1995. Vol. 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, Vol. 54, Iss. 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., Маилян 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. Oxford University Press, New York, 2008, 266 pp.
14. **Artyukhin E. N.** On biogeography and relationships within the *Acipenser* // The Sturgeon quarterly. 1995. Vol. 3, № 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. Т. 42. № 2. С. 182–191.
17. **Von Bertalanffy L.** Quantitative laws in metabolism and growth // Quarterly Review of Biology. 1957. Vol. 32. P. 217–231.
18. **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. Vol. 51. № 5. P. 392–397.

References

1. **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, Vol. 95, № 2, P. 147–156.
2. **Veshchev P. V., Guteneva G. I.** Efficiency of natural reproduction of sturgeons in the Lower Volga under current conditions // Russian Journal of Ecology, 2012, Vol. 43, № 2, P. 142–147.
3. **Perevaryukha A. Y.** The boundary crisis of attractor in modeling the causes of degradation of commercial bioresources // System analysis and applied informatics, 2015, № 3, P. 4–8.
4. **Ricker W.** Stock and recruitment // J. Fisheries research board of Canada, 1954, №.11, P. 559–623.
5. **Guckenheimer J.** Sensitive dependence on initial conditions for unimodal maps // Communications in Mathematical Physics, 1979, Vol. 70, P. 133–160.
6. **Feigenbaum, M.** Universal behavior in nonlinear systems // Physica D., 1983, Vol. 7, no. 1, pp. 16–39.
7. **Sharkovskii, A. N.** Coexistence of cycles of a continuous map of the line into itself. International Journal of Bifurcation and Chaos // 1995, Vol. 5, pp. 1263–1273.
8. **Khodorevskaya R. P., Kalmykov V. A.** Formation of populations of Acipenseridae sturgeons in the Volga-Caspian basin // Journal of Ichthyology, 2014, Vol. 54, Iss. 8, P. 576–583.
9. **Panin, G. N., Vamedov, R. M., Mitrofonov, I. V.** Contemporary state of the Caspian Sea, Nauka, Moscow, 2005, 281 p.
10. **Legkeza M. I., Maylian, R. A.** On the methods of research of sturgeon abundance in the Caspian Sea. Theses of session of the Central Institute sturgeon farm, Astrakhan, 1974, pp. 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. Oxford University Press, New York, 2008, 266 pp.
14. **Artyukhin E. N.** On biogeography and relationships within the *Acipenser* // The Sturgeon quarterly. 1995. Vol. 3, № 2. P. 6–8.
15. **Anisimov I. M., Lavrovskii V. V.** Ichthyology. Moscow. Vishaya shkola pub., 1983, 255 p.
16. **Ryabova G. D.** Variation in morphometric and genetic characteristics of stellate sturgeon juveniles raised at different densities // Russian Journal of Genetics. 2006. Т. 42. № 2. С. 182–191.

17. Von Bertalanffy L. Quantitative laws in metabolism and growth. Quarterly Review of Biology, 1957, Vol. 32, P.217–231.
18. 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. Vol. 51. № 5. P. 392-397.

Поступила
13.02.2017

После доработки
17.02.2017

Принята к печати
06.03.2017

Perevaryukha A.Yu.

ON THE TECHNIQUE OF MODELING ONTOGENETIC CHANGES IN FISH AND INSECTS LIFECYCLE

St. Petersburg Institute for Informatics and Automation of RAS (SPIIRAS)

The article discusses the approach to modeling of metamorphoses in the development of a number of species in the context of their influence on the success of long-term trends of population dynamics. Changes in survival during early ontogenesis, controlled by important factor – the rate of individual development in a competing group of individuals, can cause unexpected degradation of population with a small excess fishing impact. The theory of nonlinear efficiency of reproduction leads us to the hypothesis that two different nonlinear effects are controlled by similar mechanisms. For insects such fluctuations in survival during metamorphosis can start another process - the rapid outbreak of pests, where actual formalization of the impact of parasites on the first stage of development, depending on the initial concentration of clutches, but limited resources is taken into account at a finishing. The method has been for submission to decline of generations on the basis of dynamic overriding differential equations with discrete-continuous structure of time. To extend the previously proposed model for the formation of generations is formed computing structure for the account mortality depending on the level of competition, complete with trigger functional and a new scheme describing the changes the growth rate for the example of the Caspian Sea sturgeon in three ecological and physiological stages of development. The new model has a non-trivial possibilities parametrically modification of behavior regimes. The coexistence of alternative cycles is explained by the increase in adaptive interspecies differences.

Keywords: *models of populations, reproductive cycle, theory of efficiency of reproduction, redefined predicative structure, stages of early ontogeny, outbreaks and populations degradation.*



Переварюха Андрей Юрьевич. Окончил Астраханский государственный технический университет по специальности «Автоматизированный системы обработки информации и управления» с дипломным проектом «Справочно-информационная система анализа данных экологического мониторинга состояния Каспийского бассейна». В Санкт-Петербургском институте информатики и автоматизации РАН защитил диссертацию «Анализ динамики возобновляемых биоресурсов с использованием комплекса гибридных моделей», кандидат технических наук по специальности «Системный анализ».

Старший научный сотрудник лаборатории Прикладной информатики СПИИРАН. Автор 59 научных работ по моделированию нелинейных явлений в биологических процессах, сценариям популяционной динамики рыб и насекомых.

E-mail: madelf@pisem.net

Perevaryukha Yu. Andrey

Graduated from the Astrakhan State Technical University as an engineer in “Automated Information Processing and control” with the thesis project “Reference and information of environmental monitoring data analysis system of the Caspian Sea status.” In St. Petersburg Institute for Informatics and Automation of RAS defended dissertation “Analysis of the dynamics of renewable bioresources by using a complex of a hybrid models.” Candidate of Technical Sciences in the specialty “System analysis”. Senior Researcher of Laboratory of Applied Informatics.

Published 59 scientific papers on the modeling of nonlinear phenomena in biological processes, scenarios of population dynamics of fish and insects.