

Непритягивающее хаотическое множество в новой мультистабильной модели биологической системы¹

А.Ю. Переварюха

Аннотация. В статье рассматривается моделирование перехода от стабильного равновесия к переходному хаотическому режиму в нелинейной динамической системе для случая, когда не происходит появления каскада топологически неэквивалентных фазовых портретов при изменении управляющих параметров. Предлагается динамическая система вида $R_{n+1} = \psi(R_n)$, имеющая 4 нетривиальные стационарные точки. Разработана новая непрерывно-дискретная математическая модель вида запас–пополнение основанная на наличии пороговых эффектов в раннем онтогенезе анадромных рыб, в соответствии с представлениями современной теории развития организмов. Модель демонстрирует хаотическую динамику вследствие возникновения сложных границ областей притяжения двух аттракторов, не являющихся гладкими многообразиями.

Ключевые слова: непритягивающие хаотические множества, моделирование динамики популяций, гибридное представление времени.

Введение

Проблема стабильности биологических сообществ и отдельных популяций - один из наиболее актуальных и обсуждаемых вопросов в теоретической экологии [1]. Для оценки устойчивости предлагались различные методы, в частности, МакАртур использовал в качестве меры устойчивости некоторую величину - аналог информационной энтропии. Но энтропийная мера применима на ранних стадиях развития экосистемы, когда конкурентные отношения еще не столь жесткие и сообщество может быть рассмотрено как система со слабыми взаимодействиями.

Альтернативный подход, развивающийся в последние десятилетия, заключается в применении идей нелинейной динамики в моделировании экологических процессов и изучении качественного поведения динамических систем [2]. В настоящей статье рассматриваются нелинейные динамические системы, имеющие интерпретацию с точки зрения теории зависимости запас-

пополнение популяций рыб. Исследование разрабатываемых автором моделей рассчитано на применение современных инструментальных сред разработки имитационных моделей.

Дополнительно в статье рассматриваются новые для математической биологии особенности применения гибридного представления модельного времени.

1. Теоретические основы моделирования формирования популяции

Уравнение для расчета численности популяции (особей, доживших до определённого условного момента) R предложено в 1954 г. канадским гидробиологом Уильямом Рикером на основе представлений о «компенсационной смертности» по классификации Ф. Нива – смертности, увеличивающейся при возрастании плотности популяции [3]. До Рикера вопрос о возможности уменьшения популяции при

¹ Работа поддержана грантом Правительства Санкт–Петербурга.

возрастании нерестового стада никем не рассматривался. Настоящая работа ставит своей задачей дальнейшее развитие идей и математическую интерпретацию многих эффектов, описанных ещё в [4]. Модель Рикера записывается следующим образом:

$$R = aS \exp(-bS), \quad (1)$$

где S – величина нерестового запаса, b – коэффициент, отражающий величину, обратную количеству выметанной икры, при котором число выжившей молоди максимально, соответственно, имеет смысл только $b \ll 1$; a – параметр. График зависимости представляет собой куполообразную кривую (Рис. 1) с единственным нетривиальным пересечением с биссектрисой координатного угла $R=S$. Сам Рикер не исследовал свою модель в качестве оператора эволюции динамической системы вида $R_{n+p} = \psi(R_n)$ и предлагал для определения параметров строить кривую с использованием регрессии $\ln(R/S)$ на S . Критики модели (1) отмечали, что часто график, построенный по данным наблюдений, не схож с данной кривой. Применявший (1) при исследовании популяции нерки В.В. Суханов в работе [5] писал следующее: «Оказалось, что собственно кривой Рикера результаты расчетов не дали. На плоскости $S \times R$ получилось сгущение точек, мало чем напоминающее вышеуказанную кривую. При тех параметрах, при которых популяция испытывала наиболее регулярные колебания, точки на графике образовывали нечто вроде неотчетливого эллипса. Применение метода наименьших квадратов для определения значений параметров a и b привело к абсурдным результатам: коэффициент a оказался меньшим, чем единица. Полученные результаты говорят о том, что кривая Рикера не является хорошим приближением к эмпирическим данным».

О свойствах, ограничивающих применимость модели (1), в частности, о стремлении к нулю количества выжившей молоди при увеличении запаса, было отмечено во многих работах, посвященных реальному моделированию популяций. Наблюдения над воспроизводством популяций (в частности, форели *Salmo trutta* [6]) показывают, во-первых, что с увеличением плотности запаса пополнение уменьшается до некоторой постоянной величины, во-вторых, что аквариумная популяция стабилизируется,

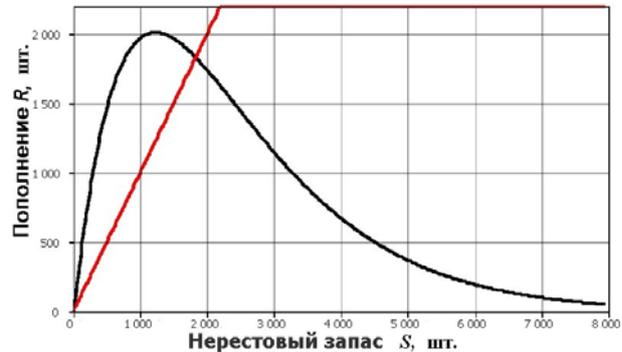


Рис. 1. Кривая Рикера

но не в состоянии, при котором пополнение максимально и которое наиболее выгодно для промысла. Применяемое наложение ограничений на правую нисходящую ветвь кривой ведет не только к количественным изменениям рассчитываемых величин, но меняет качественное поведение модели. В задаче моделирования процесса воспроизводства деградирующей популяции автор столкнулся с другой проблемой – модель предсказывает нереалистично высокую выживаемость пополнения при существенном уменьшении запаса:

$$\frac{dR}{dS} = a \exp(-bS)(1 - bS),$$

$$\lim_{S \rightarrow 0} a \exp(-bS)(1 - bS) = a.$$

Моделировать воспроизводство популяции в широком диапазоне значений S оказалось проблематично. Цели настоящей работы сформировались именно в ходе безрезультатных попыток моделирования с применением уравнения, обобщающего модель У. Рикера и Р. Биветона и С. Холта. Перед автором встала проблема дальнейшего приближения теории и моделей формирования пополнения и наблюдаемых в реальности эффектов.

2. Динамический хаос и тангенсальные бифуркации в модели Рикера

Описание свойств моделей запас-пополнение как математических функций оказалось явно недостаточным. Факт, что динамическая система с оператором эволюции (1) обладает весьма разнообразным качественным поведением, был описан в 1974 г. биологом Ро-

бертом Мэем, высказавший мнение, что без выяснения сложного диапазона поведения, скрытого в таких детерминированных разностных уравнениях, исследователь может оказаться в затруднении при осмыслении результатов моделирования на ЭВМ [7].

Параметр a для динамической системы на основе формулы Рикера является управляющим. До определённого значения a , не превышающего бифуркационное, система стремится к точечному аттрактору $R^* = (\ln a)/b$. Первый метаморфоз поведения системы, представленной в виде итераций $\{\psi^j\}_{j \geq 0} R_{j+1} = aR_j \exp(-bR_j)$, происходит, когда производная в неподвижной точке перестаёт удовлетворять критерию устойчивости при выполнении условия $a = e^2$:

$$\begin{aligned} \psi'(R) &= ae^{-bR} - bRa e^{-bR}, \\ \psi'(R^*) &= ae^{-b \frac{\ln a}{b}} - b \frac{\ln a}{b} ae^{-b \frac{\ln a}{b}} = \\ &= \frac{a(1 - \ln a)}{e^{\ln a}} = 1 - \ln a. \\ 1 - \ln a &= -1, \quad a = e^2. \end{aligned}$$

Происходит бифуркация удвоения периода, и траектория динамической системы стремится к глобальному аттрактору, состоящему из двух периодических точек: $\psi^n(R^*) = \psi^{n+2}(R^*)$. Очевидно, что параметр b не влияет на топологические характеристики фазового портрета.

При дальнейшем увеличении параметра a развивается каскад бифуркаций удвоения периода, универсальность которого изучена Митчеллом Фейгенбаумом на примере квадратичного отображения $x_{n+1} = ix_n(1-x_n)$ в работе [8]. При значении коэффициента $a > 14,3$ происходит детерминированный хаос, характеризующийся чувствительностью к начальным условиям.

Возникший странный аттрактор не является устойчивым (robust chaos). С хаотическими аттракторами связан ряд явлений жесткой потери устойчивости и резких изменений. Хаос прерывается окнами периодичности. Возникают устойчивые циклы нечетных периодов, после тангенсальных бифуркаций в соответствии с порядком Шарковского до появления цикла периода 3. В данном случае у $\psi^3(R)$ при $a = 22,255$ появляются три устойчивые точки и три неустойчивые. Далее каждая устойчивая точка $\psi^3(R)$

претерпевает каскад удвоения периода с переходом к хаосу. Но в отличие от сценария Фейгенбаума, область хаотического режима, возникшего после удвоений цикла периода 3, представляет собой три несвязные полосы в фазовом пространстве. Подобное поведение интересно тем, что траектория посещает полосы строго периодически, возвращаясь каждую третью итерацию в одну и ту же хаотическую полосу. Далее происходит явление внутреннего кризиса хаотического аттрактора, заключающееся в том, что три хаотические полосы объединяются в момент, совпадающий с пересечением неустойчивого цикла, возникшего при тангенсальной бифуркации, и хаотического подмножества. Обычно при внутреннем кризисе размеры хаотического аттрактора резко увеличиваются [9].

Зависимость поведения траекторий в странных аттракторах от начальных условиях накладывает ограничение на использование таких моделей для прогнозирования динамики популяций. Известны попытки дать популяционную интерпретацию дискретным разностным уравнениям, приводящим к хаотическому режиму. В работе [10] изучалось двумерное отображение, для которого обнаружилось в большом диапазоне значений управляющих параметров, что предельными множествами, порождаемыми фазовой траекторией, являются странные аттракторы разнообразной и причудливой формы.

Модель Рикера в виде $R_n = aR_{n-2} \exp(-bR_{n-2})$ в аперiodическом режиме использовали авторы [11], предположившие, что для горбуши величина параметра a может быть порядка 60 (на порядок превышает оценки Рикера для различных рыб в [12]). Однако популяция, динамика которой описывается уравнением (1), при $a = 60$ обречена на вымирание. При увеличении параметра a происходит расширение границ странного аттрактора – амплитуды значений, которые могут принимать аперiodические точки, и нижняя граница таких значений стремятся к нулю. Исследование с применением вычислительной среды разработки моделей AnyLogic показывает, что при значениях параметров $a > 42$; $b = 5/10^5$ наблюдается просто огромная амплитуда колебаний и наименьшие значения, которые могут принимать точки траектории,

становятся недопустимыми для существования популяции: менее двух особей.

Использование модели Рикера из-за возможности хаотической динамики (разумеется, с биологической, а не математической точки зрения) связано с перечисленными выше недостатками. Известно немало итерационных конструкций, которые могут переходить в хаотический режим. При попытках найти применение странным аттракторам в биологии необходимо учитывать, что они имеют фрактальную (хаусдорфову) размерность. Эта размерностная характеристика может принимать любые неотрицательные значения. При использовании дифференциальных и разностных уравнений подразумевается бесконечная делимость популяции, т.е. существование бесконечно малых количеств биомасс, которые обладают способностью к размножению.

Когда достигаются значения $\exp(-bS) \rightarrow 1$ модель (1) становится некорректной с учетом мнения Вито Вольтерра [13] отмечавшего, что исследуемые им уравнения «имеют биологический смысл только при условии, что функции (численности популяции) N заключены между некоторыми пределами. Можно получить значимые для биологов выводы из их свойств только в том случае, если они остаются заключенными в этих пределах. Уравнения теряют смысл, как только одно из N становится слишком малым. Они не соответствуют действительности и тогда, когда некоторые N становятся слишком большими». Это важное и часто игнорируемое замечание актуально не только для «вольтерровских», но и для моделей типа запас-пополнение.

3. Разработка новой модели унимодальной кривой пополнения

Экология формулирует обобщенные принципы (Гаузе, Либиха, Олли, Ремане), а не строгие законы, что, соответственно, приводит к широким возможностям для предложения новых теорий. Опыт применения показал, что формула (1) не могла претендовать на универсальность в теории запаса и пополнения. С целью преодоления проблем, возникших с известными моделями при исследовании одной популяции, автором была разработана модель динамики убыли первоначальной численности

поколения на «интервале уязвимости» $[0, T]$, основанная на таком факте, что темп развития находится в обратной зависимости от численности поколения, но не в обратно пропорциональной. При увеличении плотности возникает асимметричное распределение размерной структуры популяции в сторону преобладания особей с меньшими размерами. Из-за гибели части молоди плотность снижается, однако удельная биомасса по мере роста увеличивается (для выращиваемой в прудах молоди осетровых более чем на два порядка к моменту выпуска), что приводит к усилению действия зависящих от плотности факторов. Известно, что при возврате поколений с высокой численностью отмечается уменьшение размеров тела лососей, плодовитости самок и увеличение возраста полового созревания.

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = -(\alpha w(t)N(t) + \theta(S)\beta)N(t), \\ N(0) = \lambda S, w(0) = w_0, \\ \frac{dw}{dt} = \frac{g}{N^k(t)}, \theta(S) = \frac{1}{1 - \exp(-\sigma S)}, k < 1, \end{cases} \quad (2)$$

где S – величина нерестового запаса; $w(t)$ – отражает уровень размерного развития поколения, влияющий на увеличение пищевых потребностей; g – параметр, учитывающий ограниченность количества доступных для молоди кормовых объектов; убывающая функция $\theta(S) \rightarrow 1$ и не влияет на вычисление $N(T)$, когда численность запаса достаточно велика, отражает снижение эффективности воспроизводства при деградации популяции, которая связана уменьшением вероятности встречи особей в сезон размножения (эффект Олли [14]); λ – средняя плодовитость особей; σ – параметр, характеризующий степень выраженности эффекта Олли; α – коэффициент компенсационной смертности; β – коэффициент декомпенсационной смертности.

Графиком предложенной и исследованной с применением численного решения в инструментальной среде разработки имитационных моделей AnyLogic5 системы уравнений (1) как функции, вычисляющей численность выживших особей поколения к моменту времени T

новой модели является куполообразная кривая с уменьшающимся наклоном ниспадающей правой ветви (Рис. 2). Кривая имеет ненулевую горизонтальную асимптоту и две нетривиальные точки пересечения с биссектрисой координатного угла $R=S$. Такие свойства более соответствуют результатам наблюдений, в частности, приведённой в [15] кривой воспроизводства аквариумной популяции гуппи.

Поведение траектории динамической системы в виде полугруппы итераций $\{\psi^j\}_{j \geq 0}$ с использованием в качестве оператора эволюции, определяющего функциональную итерацию $R_{j+1} = \psi(R_j)$, разработанной модели (1), качественно отличается от системы на основе моделей Рикера или Бивертон–Холта возможностью притяжения к двум аттракторам. Соответственно, фазовое пространство разделяется на две области притяжения: \blacktriangleright_1 и \blacktriangleright_2 . Границей между ними служит 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. Аттрактор области \blacktriangleright_1 – точка с координатами $(0,0)$ на плоскости $R \times S$. Если численность популяции попадает в подмножество фазового пространства \blacktriangleright_1 , то произойдёт необратимая деградация популяции. Важное отличие состоит в том, что разработанное унимодальное отображение модели характеризуется незнакопостоянным дифференциальным инвариантом Шварца:

$$S_\psi = \frac{\psi'''(R)}{\psi'(R)} - \frac{3}{2} \left(\frac{\psi''(R)}{\psi'(R)} \right)^2.$$

Условием для реализации сценария Фейгенбаума в унимодальном отображении является отрицательное значение дифференциального инварианта Шварца $S_\psi < 0$, но знакопостоянство шварциана невозможно при наличии более одной точки перегиба [16]. Следовательно, переход к хаосу для (2) невозможен.

4. Сложный характер зависимости в воспроизводстве популяций

Анализ имеющихся данных ([17] и аналогичных) о скатившейся молодежи севрюги ещё более усложнил проблему, т.к. показал наличие

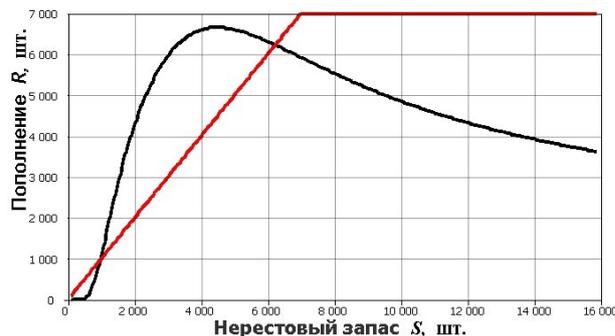


Рис. 2. Кривая запас-пополнение на основе (2)

Запас-пополнение севрюги (среднее по трём соседним)

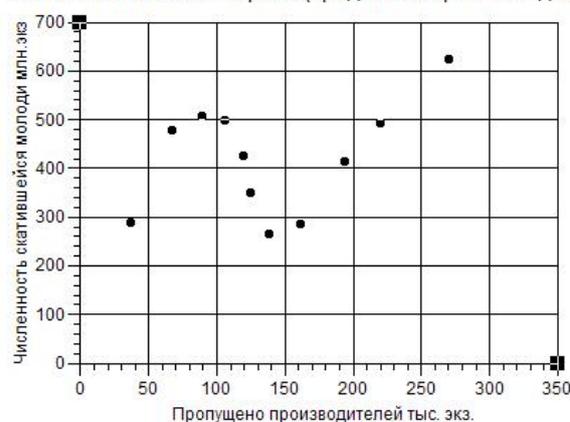


Рис. 3. Данные о зависимости запаса и пополнения для севрюги

очевидной, но существенно более сложной зависимости между количеством пропущенных производителей и численностью скатившейся молодежи. Визуализация данных наблюдений с использованием метода скользящей средней по методу Рикера [11] (Рис. 3) привела к выводу, что на некотором промежутке значений S наблюдаются явные принципиальные отклонения от полученной автором теоретической формы кривой запас-пополнение, а для некоторых популяций у кривой наблюдается более одного максимума.

О волнообразной или «двомякоизогнутой» восходящей ветви кривой для горбуши реки Карлук писал ещё в пионерской работе Рикер. Согласно Рэндаллю Петерману популяция горбуши реки Атнарко имеет кривую запас-пополнение (Рис. 4) и, соответственно, для популяции возможны два стабильных состояния: с низкой и с высокой численностью [18]. По предположению Петермана, такой характер кривой определяется различным характером

смертности (компенсационным и декомпенсационным) на протяжении периода формирования пополнения в реке и в эстуарии. Однако, согласно этой кривой, непонятно: как популяция в принципе смогла достичь стабильного состояния *C*. Подобные гипотетические кривые (не являющиеся графиками известных реальных функций как, например, в [19]) приводились ранее и для объяснения всплеск численности у насекомых - вредителей. В такой интерпретации пересечение границы области притяжения возможно при заносе насекомых ветром из других районов.

5. Применение формализма гибридного автомата в новой модели формирования пополнения

Возможность моделирования нелинейной зависимости была найдена в описании динамики убыли поколения различными уравнениями для различных стадий развития молоди. Была выбрана нетрадиционная для математической биологии непрерывно-дискретная структура модели, в которой рассматриваются процессы, описываемые дифференциальными уравнениями, и события, меняющие характер протекания процессов.

Время в гибридных системах рассматривается как множество последовательно расположенных отрезков, где между концом текущего интервала и началом следующего именная «временная щель», в которой изменяются переменные состояния. Считается, что гибридное поведение может являться следствием совместного функционирования непрерывных объектов и дискретных регуляторов или наличием качественных изменений в непрерывном объекте. При достижении особых состояний в пространстве переменных состояния (событий) могут изменяться значения параметров в правых частях, форма правой части или число уравнений. События описываются предикатами, выделяющими из всех состояний системы событие, приводящие к смене поведения.

Гибридные системы выделяют в отдельный класс динамических систем во многом по причине невозможности получить в явном виде и

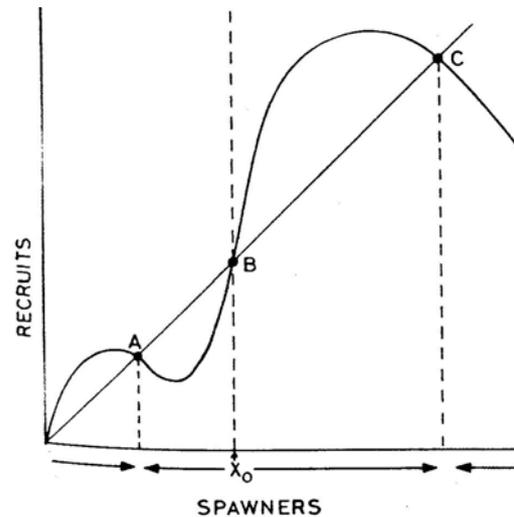


Рис.4. Кривая запас-пополнение из работы [18]

исследовать решение большого числа нелинейных дифференциальных уравнений [20].

Основным математическим аппаратом, используемым для гибридного автомата, являются дифференциальные уравнения с разрывными коэффициентами в правых частях и переменной структурой [21]. Модель определяется конечным множеством состояний, с каждым из которых связана правая часть системы дифференциальных уравнений первого порядка, и множеством переходов между состояниями. Каждому переходу поставлены в соответствие условие завершения активности и функция инициализации новых начальных условий. Возможность реализации гибридного автомата в визуальной среде моделирования играет особую роль: наглядно вводит дискретное время, позволяющее, в том числе, изменять значение параметра α , что приводит к построению последовательности $\alpha, \alpha_1, \alpha_2$.

Модель записывается в виде некоторого набора правил, по которому можно определять, какое дифференциальное уравнение с непрерывными правыми частями следует интегрировать в данный момент времени и какие необходимо выбрать начальные условия. Перейдем от первого уравнения системы (2) для описания убыли численности поколения N к системе уравнений с переменной структурой (изменяющейся правой частью) и отклоняющимся аргументом:

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = \\ = \begin{cases} -(\alpha w(t)N(t) + \theta(S)\beta)N(t), & 0 < t \leq \tau \\ -(\alpha_1 N(\tau)/w(\tau) + \beta)N(t), & t > \tau, \quad w(t) < w_{k1} \\ -(\alpha_2 w(t)N(t))N(t - \zeta), & w_{k1} < w(t) < w_k. \end{cases} \\ \frac{dw}{dt} = \frac{g}{N^k(t)} \end{cases} \quad (3)$$

где $0 < t \leq \tau$ – длительность периода развития, определяемая биологическими особенностями вида, подробно исследованными для осетровых рыб в [22]; w_k – интерпретируется как уровень развития, по достижении которого изменяется характер действия факторов смертности: смена типа питания и/или выход из под пресса хищничества; ζ – небольшое по сравнению с интервалом уязвимости $t \in [0, T]$ запаздывание. Применённый подход имеет биологическое обоснование с точки зрения теории этапности развития рыб В.В. Васнецова и его последователей, например, согласно работам [23] и [24]. Суть этапного подхода состоит в том, что на каждой стадии организм для своего развития требует иных условий. При наличии этих условий он переходит на следующую стадию, причем переход происходит быстро, скачкообразно. Резкие изменения строения совершаются в очень короткий срок, в некоторых случаях меньше 3 – 4 часов; при этом изменяются все системы органов почти одновременно. Изменяется характер движения, изменяется способ захвата пищи в связи с изменением ее состава. Рыбы при этом меняют места своего обитания, переходя в новую по своему характеру стадию. Каждому состоянию в непрерывно-дискретной модели соответствует такой период развития молоди, в течение которого происходит только рост, но не совершается принципиальных изменений в поведении рыбы.

Важнейшие два скачкообразных изменения в раннем онтогенезе анадромных рыб происходят при переходе на активное питание и при прекращении тактильного контакта с дном, после которого молодь устремляется в потоке воды к морю.

В 2007 г. были опубликованы интересные результаты проводимых в 2002-2004 гг.

Е.В. Дмитриевой [25] в лабораторных условиях исследований влияния плотности икры на смертность серой жабы (*Bufo bufo*), показавшие в экспериментах при различной плотности икры в аквариумах наличие второго максимума выживаемости. В этой же работе исследовалось и влияние плотности на уровень развития.

Дополнительное основание для выбора такой структуры модели связано с другой особенностью задач, решаемых автором: при смешанном воспроизводстве необходимо «прерывать» непрерывный расчет модельных уравнений для учета искусственного выпуска молоди. В конце 1970-х по расчетам планировалось довести выпуск молоди до 90 млн. шт., что было достигнуто в 1984 г., и получать уловы осетровых в объеме 30 тыс. тонн. В настоящее время четыре популяции осетровых рыб потеряли промысловое значение.

6. Особенности перехода от равновесия к аperiodическим флуктуациям

Известно, что существуют различные пути перехода к хаотическому поведению [26]. Рассмотренный выше на примере модели Рикера каскад бифуркаций удвоения свойственен унимодальным отображениям с отрицательным шварцианом. При этом длительный режим периодического движения траектории прерывается более короткими хаотическими всплесками (перемежаемость, *intermittency*). Переходный хаотический режим может возникать после явления граничного кризиса (*boundary crisis*) странного аттрактора [27] и при наличии в фазовом пространстве других хаотических множеств, не являющихся аттракторами [28]. Разработанная модель, определяющая одномерное неунимодальное отображение с знакопостоянным шварцианом, служит примером возникновения подобного переходного режима. Столь сложная динамика является результатом существования у кривой пополнения (3) четырех особых точек (Рис. 5).

В динамике взаимно однозначного отображения устойчивые и неустойчивые особые точки должны чередоваться. В случае с разработанной гибридной моделью (3), как показал анализ вто-

рой итерации $\psi^2(R)$ и вычислительные эксперименты, чередования не происходит. В области между неустойчивыми первой и третьей особыми точками находится неустойчивая особая точка. Аттракторов два, как и динамической системе на основе (2), один из них - положение равновесия с нулевой численностью.

Внутри диапазона $[R^*_1, R^*_3]$ появляются непериодические значения – значения, которые никогда точно не повторяются и все приближительные повторения имеют конечную продолжительность – хаос. Траектория постепенно заполняет эту область фазового пространства, но не остается навсегда в этой области, как в странном аттракторе, а с равной единице вероятностью покидает ее по направлению к одному из двух возможных аттракторов. Внутри этого подмножества число непериодических повторяющихся траекторий не является бесконечным. Тип реализующегося ограниченное время хаотического поведения определяется термином «chaotic transient» – переходный хаос [29]. На Рис. 6 полученная при исследовании временная реализация - слева, фазовая для плоскости $R_j \times R_{j+1}$ - справа.

Так как существуют $R \in [R^*_1, R^*_3]$ такие, что $\psi(R) < R^*_1$, то траектория может устремиться в

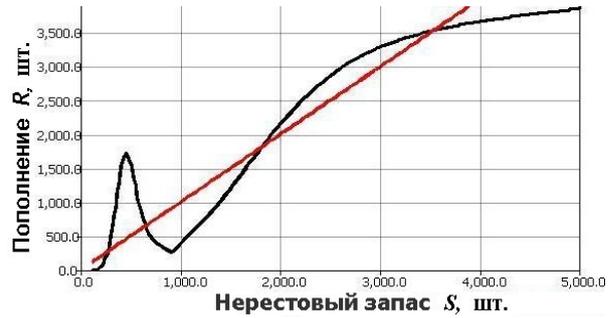


Рис.5. Кривая запас-пополнение с четырьмя неподвижными точками

область притяжения любого из двух аттракторов: Рис. 7 (временная диаграмма слева, фазовая справа). Области \blacktriangleright_1 и \blacktriangleright_2 не имеют четких границ, как в модели с применением (2).

Данное явление есть следствие того, что \blacktriangleright_1 и \blacktriangleright_2 не образуют непрерывных подпространств в фазовом пространстве и изменение характера границы между областями притяжения аттракторов влияет на режим поведения траектории системы, так же как и изменение типа аттрактора при бифуркации. В случае гладких границ, которыми отличались динамические системы (1) и (2), при определении начальных условий траектория определенно соответствовала \blacktriangleright_1 или \blacktriangleright_2 и малое изменение начальных условий не

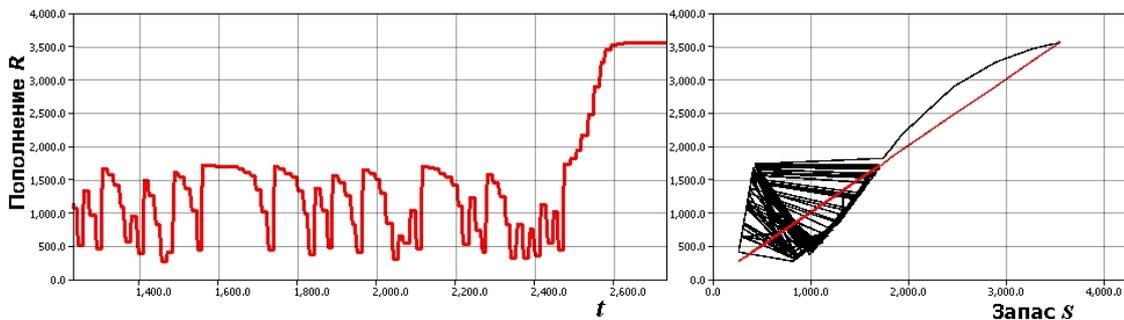


Рис.6. Переход от хаотических колебаний в устойчивое равновесие.

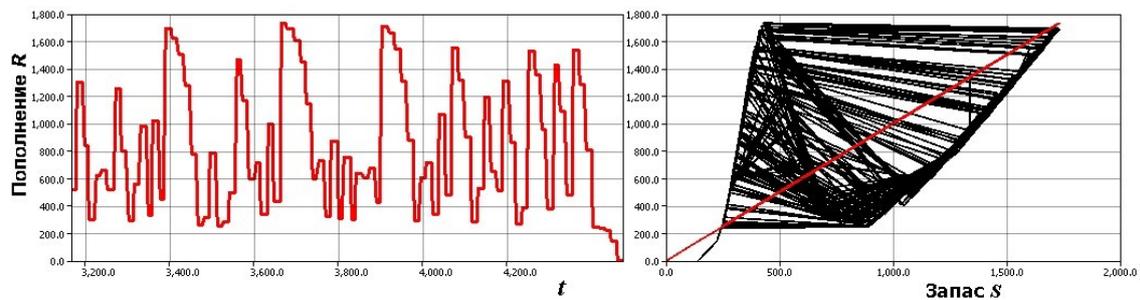


Рис. 7. Переход от хаотических колебаний в тривиальное равновесие

приводило к выходу фазовой траектории на альтернативный аттрактор. В случае (3) области Δ_1 и Δ_2 изрезаны и имеют сложную фрактальную структуру. Область притяжения аттрактора R_4^* прерывается отрезками, принадлежащими области притяжения R_0^* и границы областей притяжения локально несвязны (locally disconnected basin boundaries по классификации границ предложенной авторами [30]). Наличие подобного типа фрактальных границ приводит к невозможности предсказания того, в непрерывную часть области притяжения какого из двух существующих аттракторов попадет фазовая траектория.

В фазовом пространстве динамической системы с оператором эволюции на основе (3) можно выделить подмножество, не являющееся отдельной неустойчивой стационарной точкой или периодической траекторией – хаотический репеллер или, как определяется в некоторых работах [31] – область переходного хаоса («basin of transient chaos»), где подобное явление рассматривалось на примере сложного многомерного отображения.

Динамические системы с хаотическим репеллером характеризуются чувствительностью к начальным условиям, но это другой вид чувствительности, чем в хаотических аттракторах. Такая чувствительность определяется термином «final state sensitivity» согласно авторам мэрилендской группы [32], что можно интерпретировать как чувствительность траектории по отношению к выбору асимптотического состояния.

Заключение

Изучение динамической системы показало, что использование для моделирования переходных состояний промысловых популяций непритягивающих хаотических множеств является перспективным направлением совершенствования методов математической биологии.

Применительно к решаемым практическим задачам прогнозирования возможностей эксплуатации биологических ресурсов свойства (3) показывают, что смена устойчивого равновесного состояния хаотическими колебаниями может зависеть от численности популяции. Если численность под воздействием промысла существенно уменьшается, то популяция пере-

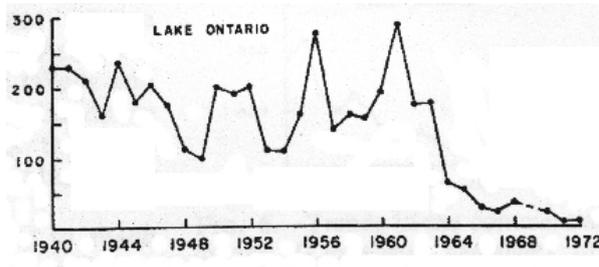


Рис. 8. Деградация популяции сига из работы [33]

ходит в состояние аperiodических колебаний с дальнейшей возможностью как полного исчезновения, так и восстановления в случае прекращения промыслового давления.

Подобные явления описаны в ихтиологической литературе. Как отметил У. Рикер: «Были отмечены случаи, когда численность одного из стад падала с высокого до низкого уровня и оставалась на этом уровне в течение долгого времени. Но известны один-два случая, когда такое оскудевшее стадо внезапно возвращалось к начальному высокому уровню» [4]. Известно несколько случаев, когда аperiodические флуктуации сменялись коллапсом промысловых запасов, на Рис. 8 график из работы В. Кристи, отражающий динамику уловов сига оз. Онтарио [33].

Литература

1. Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978, с. 352.
2. Короновский А.А., Трубецков Д.И. Нелинейная динамика в действии. Саратов: Изд-во ГосУНЦ «Колледж», 2002, с. 324.
3. Neave F. Principles affecting the size of pink and chum salmon population in British Columbia// Journal of the fisheries research board of Canada, 1953, Vol. 9, №9, P. 450-491.
4. Ricker W. Stock and recruitment // Journal of the fisheries research board of Canada, 1954. Vol.11, №5, P. 559-623
5. Суханов В.В. Исследование модели популяции нерки *Oncorhynchus nerka* в условиях изменчивой кормовой базы// Вопросы ихтиологии, 1973. Т. 13, вып. 4.
6. Бигон Н.М. Экология. М., 1989. Т.1, с. 291.
7. May R. Biological population with nonoverlapping generation: stable points, stable cycles, and chaos//Science, 1974, Vol. 186, № 4164.
8. Фейгенбаум М. Универсальность в поведении нелинейных систем// Успехи физических наук, 1983, Т. 141, вып. 2, С. 343-374.
9. Szabo K., Lai Y., Grebogi C. Topological scaling and gap filling at crisis // Physical Review E., 2000, Vol. 61, №5, P. 5019-5032.

10. Фрисман Е.Я., Скалецкая Е.И. Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности биологических популяций // Обозрение прикладной и промышленной математики.– 1994, Т.1, вып. 6, С. 988-1004.
11. Животовский Л.А., Храпцов В.В. Модель динамики численности горбуши *Oncorhynchus gorbusha* // Вопросы ихтиологии, 1996, Т. 36, №3, С. 369-385.
12. Рикер У. Е. Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб.– М.: Пищевая промышленность, 1979.– 408с.
13. Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. М.: Наука, 1976, , 286 с.
14. Переварюха А.Ю. Анализ воспроизводства популяций рыб на основе динамических систем // Экологический системы и приборы, 2008, №1, С. 40-44.
15. Ricklefs R. The Economy of Nature. Portland: Chiron Press 1976, p. 302.
16. Шарковский А.Н, Коляда С.Ф., Сивек А.Г., Федоренко В.В. Динамика одномерных отображений.– Киев: Наукова думка, 1989.– 216 с.
17. Вещев П. В., Гутенева Г. И. Современное состояние эффективности естественного воспроизводства осетровых в различных нерестовых зонах Нижней Волги // Мат. Междунар. Научно-практ. Конф. «Проблемы изучения, сохранения и восстановления водных биологических ресурсов в XXI веке» (16-18 октября 2007 г.) – Астрахань, 2007 – С. 25-28.
18. Peterman R.M. A simple mechanism that causes collapsing stability regions in exploited salmonid population // J. Fish. Res. Board Can, 1977, Vol. 34, P. 1130–1142.
19. Братусь А.С, Новожилов А.С. Математические модели экологии и динамические системы с дискретным временем. М., 2003, 86 с.
20. Сениченков Ю.Б. Численное моделирование гибридных систем. СПб.: Изд-во Политехн. ун-та, 2004, 206 с.
21. Колесов Ю.Б., Сениченков Ю.Б. Моделирование систем. Динамические и гибридные системы. СПб.: БХВ, 2006, 224 с.
22. Шмальгаузен О.И. Закономерности предличиночных и личиночных периодов развития осетровых // Биологические основы осетроводства. М.: Наука, 1983, 197 с.
23. Васнецов В. В. Этапы развития костистых рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.: 1953, С. 218-226.
24. Еремеева Е.Ф., Смирнов А.И. Теория этапности развития и её значение в рыбоводстве // Теоретические основы рыбоводства. М.: Наука, 1965, С. 129-138.
25. Дмитриева Е.В. Влияние плотности икры на темпы развития и смертность серой жабы (*Bufo bufo*) в лабораторных условиях // Зоологический журнал, 2007, Т. 86, №2.
26. Ott E. Chaos in dynamical systems. Cambridge: University Press, 1993, 386 p.
27. Grebogi C., Ott E., Yorke J. Chaotic attractors in crisis // Physical Review Letters, 1982, Vol. 48, №22, P. 1507-1510.
28. Dhamala M., Lai Y. The natural measure of nonattracting chaotic sets and its representation by unstable periodic orbits // International Journal of Bifurcation and Chaos, 2002, Vol. 12, № 12, P. 2991-3005.
29. Grebogi C., Ott E., Yorke J.A. Fractal basin boundaries, long-lived chaotic transients and unstable-unstable pair bifurcation // Physical Review Letters, 1983, Vol. 50, №13, P. 935-938.
30. MacDonald S., Grebogi C., Ott E., Yorke J. Fractal basin boundaries // Physica D. 1985. Vol. 17. №2. P. 125-153.
31. de Souza S.L., Caldas L., Viana R.L. Sudden changes in chaotic attractors and transient basins in a model for rattling in gearboxes // Chaos, Solitons and Fractals, 2004. Vol. 21, P. 763–772.
32. Grebogi C., Ott E., Yorke J.A. Metamorphoses of basin boundaries in nonlinear dynamical systems // Physical Review Letters, 1986, Vol. 56, №10, P. 1011-1014.
33. Christie W.J. Changes in the fish species composition of the Great Lakes // Journal Fisheries research board of Canada, 1974, Vol. 31, №5, P. 827-854.

Переварюха Андрей Юрьевич. Аспирант Санкт-Петербургского института информатики и автоматизации РАН. Окончил Астраханский государственный технический университет в 2004 году. Имеет 10 печатных работ. Область научных интересов: математическое моделирование динамики популяций, нелинейные модели и исследование хаоса в биологических системах. E-mail: temp_elf@mail.ru