

УДК 629.075

В.А. Дубровская, А.Ю. Переварюха

*Санкт-Петербургский институт  
информатики и автоматизации РАН*

Санкт-Петербург, 14-линия, д. 39  
madelf@pisem.net; torry\_2902@mail.ru

### О КРИТЕРИЯХ ОБОСНОВАННОСТИ ДЛЯ АНАЛИЗА НЕЛИНЕЙНЫХ ЭФФЕКТОВ В МОДЕЛЯХ ЭКСПЛУАТИРУЕМЫХ ПОПУЛЯЦИЙ\*

*Дискретные модели промысловой ихтиологии обладают взаимно противоречивыми свойствами на уровне качественного изменения поведения траектории. Условия для возникновения бифуркации и образования фрактальных структур с хаотическим поведением не подлежат согласованной интерпретации в рамках одной экологической теории, так как зависят от характеристик, которые не имеют биологического толкования. На основе опыта разработки модели порогового состояния в воспроизводстве волжского осетра предлагаются принципы адекватности для моделей динамики популяций рыб исходящие из оценки критериев теоремы Сингера об условиях реализации неограниченного каскада бифуркаций удвоения периода. Обосновывается предположение, что возникновение видимых из данных наблюдений выраженных нелинейностей для волжской севрюги имеет статистическое происхождение.*

**Ключевые слова:** критерии адекватности биологических моделей; теорема Сингера; модели популяций осетровых рыб.

#### **Введение**

Известно достаточно много моделей, предназначенных для вроде бы несложной прикладной задачи как описание эффективности нереста крупных анадромных рыб и составления промысловых прогнозов. Однако регулярно происходят небла-

---

© Дубровская В. А., Переварюха А. Ю., 2016

\*Статья написана при обобщении результатов выполнения проектов РФФИ: 15-07-01230, 16-37-00028 для молодых ученых.

гоприятные ситуации, связанные с истощением биоресурсов и вынужденным мораторием на промысел из-за перелома. С начала 1990х гг. специалисты стали выделять явление "коллапса запасов" – стремительного и неожиданного сокращения численности половозрелой части популяции, которая после коллапса не восстанавливается десятилетиями. По-видимому, происходящие при коллапсе сверхмассивной звезды процессы гораздо полнее описываются моделями в астрофизике, чем можно сделать для оценки оптимального вылова в случае резкого нарушения трофических связей для высших пищевых звеньев морского ихтиоценоза. Потому мы предлагаем не концентрироваться на поиске наиболее обобщенной модели биологической системы "запас-пополнение", но анализировать сценарии развития специфических ситуаций.

### **Актуальность**

Итерационные модели в ихтиологии подчиняются фундаментальным теоремам нелинейной динамики, что составляет сущность проблемы. Пусть некий нелинейный эффект гипотетически интересен для описания популяционных процессов, но ему обязательно сопутствует другой метаморфоз фазового портрета, для которого невозможно подобрать биологического объяснения. В работе [1] мы предложили модель динамики пополнения запасов волжского осетра, определяющую унимодальную зависимость эффективности воспроизводства при наличии критической численности, но без реализации бифуркации удвоения. Необходимо подробно обсудить значимость данного свойства.

### **Данные и динамическая интерпретация**

Рассмотрим ситуацию, когда информация о популяционных процессах для конкретной экосистемы имеется и ставится задача разработки модели обладающей прогностическими возможностями. Естественно заметить, просто данных для построения модели недостаточно, необходимо биологическое обоснование для формализации исследуемого процесса. Существует множество классификаций моделей, но именно лежащее в основе математической модели *теоретическое* обоснование с точки зрения предметной области позволит нам классифициро-

вать и сравнивать модели между собой, а главное принципиально их модернизировать. Результаты исследования модели аналогично обязаны получить *обоснование* в рамках биологической проблематики.

Если имеются данные и уже существует модель, разработанная на основе каких-то представлений о причинно-следственных связях в развитии процесса, то возникает задача настройки модели согласно имеющимся данным. Однако, данные были получены об объекте, находящемся в определенном состоянии. Если объект не лабораторная популяция, и мы не можем произвольно управлять ее состоянием, то хорошо бы точно знать тип состояния, в котором находился объект, о котором собрана статистика.

Обратимся к работам по исследованию процесса формирования пополнения популяций рыб. основополагающие работы в этой области моделирования изначально отличались большей практической направленностью, так как они основывались на имеющихся данных по различным популяциям, которые приводятся в виде графиков. После появления известных моделей (биологи называют их кривыми) воспроизводства Рикера и Бивертон–Холта нужно было разработать методы для настройки параметров кривых по данным. Этой задаче посвящен один из разделов книги Рикера [2], где предложены возможные способы оценки. Для построения кривых пополнения, величины  $R$  в зависимости от нерестового запаса  $S$ , предлагались довольно сложные преобразования исходных данных наблюдений. Исследователи склонны проявлять изобретательность, когда ставят цель подтвердить их теоретические предположения. Рикер логарифмировал предложенную им функцию полонения  $f(S) = aS \exp(-bS)$  следующим образом:  $\ln R - \ln S = \ln a - bS$ .

Далее строил кривую с использованием регрессии  $\ln R / S$  на  $S$  для геометрической и арифметической средней для норвежской трески, но ни одна из линий регрессии на этом графике не отвечает опытным данным. Однако если прочертить траекторию, то станет видно, как популяция под воздействием какого-то важного фактора после 1948 г. переместилась из устойчивого стационарного состояния в неустойчивое и далее возможно деградировала.

Таким образом, статистика собиралась о популяции, рассматриваемой как естественная динамическая система, находящаяся в различных режимах существования. Другой замечательный пример построения кривой воспроизводства Рикера по данным на рис. 1 интересен для анализа проблем моделирования с точки зрения нелинейной динамики. Обратите внимание, что точки в плоскости запас×пополнение лежат точно по стрелкам траектории, проведенным нами от биссектрисы координатного угла (диаграмма "лестница Ламерея"), так как это данные о численности тихоокеанской горбуши с двухлетним жизненным циклом. У некоторых лососевых рыб существуют так называемые "четные" и "нечетные" стада, которые приходят на нерест соответственно в четные и нечетные годы, фактически размножающиеся отдельно разные популяции, взаимно конкурирующие. Численность четных и нечетных стад может значительно отличаться и в некоторых нерестовых реках одного из стад горбуши может не быть совсем. Для горбуши иногда отмечаются весьма резкие изменения численности производителей.

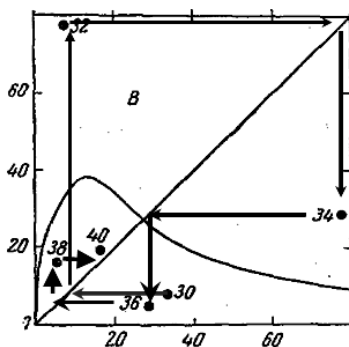


Рис. 1. Данные и попытка их аппроксимации моделью Рикера

Динамика системы, начиная с точки 1930 г. по имеющимся данным, в строгом смысле апериодическая. Однако, аппроксимационная кривая обладает единственной стационарной точкой, которая, судя по приведенному графику, должна быть устойчивой. для отображения. Колебаний с большой амплитудой предсказывать никак не может, так как точки должны были бы

группироваться в некотором радиусе от пересечения с биссектрисой координатного угла.

В работах Рикера ничего не сказано, что параметры моделей не равноценны по значимости. В предыдущей работе мы упомянули изменения поведения модели Рикера, но в действительности эти свойства относятся к целому классу дискретных отображений, к которому относится и проведенная Рикером на рис. 1. аппроксимационная кривая. Данные о данной популяции горбуши заставляют усомниться в том, что для нее существует унимодальная (с единственным максимумом) зависимость пополнения и запаса, так динамика точек не характерна для подобного класса отображений, который будет рассмотрен в следующем разделе, даже в случае образования хаотического аттрактора.

### Биологические модели и фундаментальные критерии

Рассматривать отображение класса гладкости  $C^2$  отрезка прямой  $R^1$  в себя задаваемой функцией  $f(x)$ , которая будет интерпретироваться как связь между нерестовым стадом и образовавшимся пополнением у рыб неперекрывающимися поколениями. Пусть неподвижная точка отображения зависеть от нескольких параметров:

$$x^* = x^*(a, b), \text{ но } f'_x(x^*) = p(a), f'(x) \neq 0 \text{ если } x \neq c, f''(c) \neq 0$$

и пусть для  $f(x; x \neq c)$  всюду определен дифференциальный инвариант Шварца

$$S_f = \frac{f'''(x)}{f'(x)} - \frac{3}{2} \left( \frac{f''(x)}{f'(x)} \right)^2.$$

В случае функции Рикера имеем:

$$\begin{aligned} f'(x) &= ae^{-bx}(1-bx), \\ f''(x) &= abe^{-bx}(bx-2), \\ f'''(x) &= ab^2e^{-bx}(3-bx) \text{ и в общем виде: } f^{(n)}(x) = a(-1)^n b^{n-1} e^{-bx}(bx-n) \end{aligned}$$

Тогда можно получить выражение и оценить знак шварциана, сохраняющийся для всех  $f(f(...(x)...)) \equiv f^n(x)$  :

$$S_f = b^2 \frac{-b^2 x^2 + 4bx - 6}{2(1 - bx)^2} \text{ и очевидно } S_f < 0 \text{ для } x \in \mathfrak{R}.$$

Стационарная точка функции Рикера зависит от двух параметров:  $x^* = \ln a / b$ , но критерий устойчивости однопараметрическая функция, и  $x^*$  теряет устойчивость при:

$$f'(x^*) = -1, \text{ где критерий устойчивости}$$

$$f'(x^*) = a e^{-b \frac{\ln a}{b}} - b \frac{\ln a}{b} a e^{-b \frac{\ln a}{b}} = \frac{a(1 - \ln a)}{e^{\ln a}} = 1 - \ln a.$$

При  $a = e^2, f'(x^*) = -1$  наблюдается следующая ситуация для второй итерации  $f^2(x)$  в теряющей устойчивость стационарной точке  $x^*$ :

$$\frac{df^2(x^*)}{dx} = 1,$$

$$\frac{d^2 f^2(x)}{dx^2} = \frac{df'(f(x))f'(x)}{dx} = f''(f(x))(f'(x))^2 + f'(f(x))f''(x),$$

$$\frac{d^2 f^2(x^*)}{dx^2} = f'(x^*)f''(x^*)(f'(x^*) + 1) = 0.$$

и шварицан:  $S_{f^2(x^*)} = \frac{d^3 f^2(x^*)}{dx^3}.$

Так как известно  $S_{f^2} < 0$ , а, следовательно,  $df^2(x)/dx$  при  $a = e^2$

имеет в  $x^*$  локальный максимум и таким образом происходит бифуркация, появляются устойчивые циклические точки, являющиеся стационарными точками для второй итерации. Очевидно, что отрицательный знак шварициана служит критерием для возможности реализации бесконечного каскада бифуркаций удвоения периода цикла, о важности которого для моделей математической биологии отмечалось автором ранее. Более того, это является следствием фундаментальной теоремы Д. Сингера [3], доказавшего, что отображение унимодальной функции с отрицательным дифференциальным инвариантом Шварца (критерий

рии Сингера)  $S_f$  может иметь не более одной устойчивой траектории и эта траектория является  $\omega$ -предельным множеством для критической точки  $c: f'(c) = 0$ .

Следовательно, предложенная Рикером биологическая модель с математической точки зрения классифицируется как  $SU$ -отображение, для которого выполняются условия теоремы Д. Сингера. Модель Рикера отличается от объектов, исследовавшихся Фейгенбаумом и в других работах по универсальности (обычно квадратичного полинома) наличием точки перегиба  $f''(x_s) = 0, x_s = 2/b$  и точек, где обращаются в ноль старшие производные.  $\lim_{x \rightarrow \infty} f(x) \rightarrow 0$  означает, что хаотический аттрактор может увеличивать неограниченно, так как не возникнет такого явления как граничный кризис аттрактора.

Рассмотрим теперь другую модель теории формирования пополнения Шепарда:

$$f(x) = \frac{ax}{1 + \left(\frac{x}{K}\right)^b},$$

где  $a > 1$  интерпретируется аналогично модели Рикера,  $K$  так же, как и в известном дифференциальном уравнении П. Ферхюльста: лимитирующий фактор ограниченной емкости среды, степень воздействия которого определяются показателем  $b$ . Данная модель претендовала на универсальность в теории зависимости запаса и пополнения для рыб.

Рассмотрим модель Шепарда с точки зрения теории бифуркаций отображений на  $R^1$ :

$$x^* = K \sqrt[b]{a-1},$$

$$\frac{df(x)}{dx} = \frac{(K^b + x^b)aK^b - ab(Kx)^b}{(K^b + x^b)^2},$$

$$\frac{df(x^*)}{dx} = \frac{a - ba + b}{a} > 0 \text{ при } b < 1.$$

Тогда как теория универсальности нелинейных систем Фейгенбаума разработана только для однопараметрического

семейства [4]. Экспериментально установлено автором, что в ограниченном диапазоне значений параметра  $a$ , имеющих смысл, бифуркации удвоения периода возникают при изменении показателя степени  $b \geq 1$ . При  $b < 1$  критических точек нет, при  $b=2$  функция имеет критическую точку  $x=K$ . Вторая производная в критической точке:

$$\frac{d^2 f(x)}{dx^2} = -\frac{a}{4K^2},$$

и функция имеет максимум при данных условиях. В случае модели Шепарда мы имеем сложную параметрическую зависимость для аналитического анализа бифуркаций и так ихтиологическая практика ставит проблемы для математики.

Сущностная *популяционная интерпретация* нелинейных эффектов в моделях Рикера и Шепарда оказывается прямо противоположной. Рассмотрев изменение поведения модели Рикера, можно сформулировать следующую гипотезу:

Предположение 1. Увеличение репродуктивного потенциала популяции (т.е. параметра  $a$ ) приводит к появлению флуктуаций численности аperiодического характера.

Однако в модели Шепарда появление циклов периода  $2^n$  происходит при увеличении степени действия лимитирующих факторов среды. Отсюда можно предположить, что одна из двух моделей принципиально неадекватна либо заключить, что каскад бифуркаций и ряд других сложных нелинейных эффектов (онок периодичности, перемежаемости, внутреннего кризиса хаотического аттрактора) для  $SU$ -отображений не имеет сущностной популяционной интерпретации. Отсюда следующее предложение:

Предложение 2. Функциональная зависимость, соответствующая условиям теоремы Сингера, выходит за пределы применимости в популяционной динамике.

**Следствие.** Модель функциональной зависимости вида "запас-пополнение" не должна иметь знакопостоянный шварциан.

Критерии, при соблюдении которых модель сохранит адекватность, согласуются с известным в популяционной биологии эффектом Олли (W. Allee).

Предложим следующие условия:  $y(x) = f(x) / dx$  не должна быть унимодальной функцией, а именно:



- а)  $y(x)$  должна достигать максимума на промежутке  $(0, c)$ ;
- б) иметь минимум на промежутке  $(c, d)$ , где  $y(c) = 0, y(d) < 0$ ;
- в)  $\lim_{x \rightarrow \infty} y(x) = 0$ .

Таким образом, обосновано, что модели, не учитывающие эффект Олли, практически выходят за рамки возможности интерпретации результатов моделирования. Есть ряд других примеров, где принципы экологии не согласуются со свойствами математического аппарата. Известно, чем больше видов в экосистеме, тем она стабильнее, что означает способность продолжительное время сохранять неизменным свое состояние. Но при увеличении размерности фазового пространства математических моделей только усложняется возможность поведения траектории. В моделях систем, описываемых тремя дифференциальными уравнениями возможно возникновение странных хаотических аттракторов.

### Заключение

После анализа имеющейся статистики модель эффективности воспроизводства волжского осетра была разработана в форме дискретно-непрерывной системы.

По анализу данных наблюдений оказалось, что кривая воспроизводства севрюги на Нижней Волге имеет качественные отличия от осетра, выражающиеся существовании дополнительного резкого максимума, для которого мы создавали альтернативную модель (см. рис. 2) формализуя гипотезу о резких изменениях выживаемости молоди в реке и море. Два близких вида имеют сходный жизненный цикл и отличаются только температурным оптимумом нереста [5].

Подобные кривые отмечались ранее для видов рыб (нерки, горбуши) и объяснялись сильным влиянием каннибализма в отношении собственной молоди, что совершенно не характерно для осетровых. Всем осетровым видам Каспия свойственна внутривидовая дифференциация, обусловленная эволюционной стратегией освоения удаленных речных нерестилищ, при котором отмечался весенний и осенний пик захода в реку рыб с икрой разной стадии зрелости.

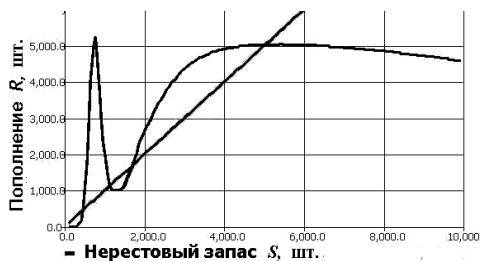


Рис. 2. Модельная кривая воспроизводства севрюги

После длительного поиска причин, в частности обсуждения факторов уменьшения индивидуальной плодовитости при разработке гибридных моделей мы склоняемся к гипотезе, что свойство имеет статистическую природу. Осетровые образуют выраженные репродуктивные группы с частичной изоляцией в форме сезонных рас. В имеющихся данных наблюдений учитывается совокупно как вся молодь, скатывающаяся в реке за определенный отрезок времени, так и суммарное количество производителей пропущенных весной, без учета зимовавших в реке с прошлого сезона озимых рыб. При агрегации мы получаем аномальное распределение со сдвинутыми к краям максимумами, которое при разложении на две составляющие могло бы представляться одной унимодальной функцией и ветвью гиперболы.

#### Библиографический список

1. *Переварюха А.Ю.* Моделирование неустойчивого критического равновесия в популяционной динамике // Проблемы механики и управления: межвуз. сб. науч. тр. / Перм. ун-т. Пермь, 2013. Вып. 45. С. 82–91.
2. *Ricker W.* Stock and recruitment // Journal Fisheries research board of Canada, 1954. № 11. С. 559–623.
3. *Singer D.* Stable orbits and bifurcations of the maps on the interval // SIAM Journal of Applied Math. 1978. Vol. 35. P. 260–268.
4. *Feigenbaum M.J.* Universal behavior in nonlinear systems // Physica D., 1983. Vol. 7. № 1–3. P. 16–9.
5. *Вещев П.В., Гутенева Г.И.* Эффективность естественного воспроизводства осетровых в Низовьях Волги в современных условиях // Экология. 2012. № 2. С. 123–127.