

УДК 629.075

В.А. Дубровская, А.Ю. Переварюха

*Санкт-Петербургский институт
информатики и автоматизации РАН*

Россия, 198000, г. Санкт-Петербург, 14-линия, д. 39

madelf@pisem.net, torry_2902@mail.ru

НЕЛИНЕЙНОСТЬ ТЕМПОВ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ КАК ДЕТОНАТОР ЭКСТРЕМАЛЬНОЙ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ*

Формализация резких изменений динамики численности остаётся открытой проблемой для математической биологии. Фундаментальная проблема имеет двоякое отражение для практических задач. Трудно предугадываемые всплески численности уязвимых насекомых могут продолжаться вплоть до полного уничтожения леса на значительной площади. Параметрические изменения и бифуркации не объясняют смен поведения, так как репродуктивные характеристики видов это эволюционно устоявшиеся величины. Ранее нами отмечалось, что особенность функций смертности молоди рыб приводит к завышению квот вылова промысловых популяций, ранее долго поддерживавших стабильные уловы. В работе рассматривается моделирование изменений темпов развития особей в конкурентной среде как скрытый фактор, влияющий на реализацию критических эффектов в динамике численности видов с выраженной стадийностью онтогенеза.

Ключевые слова: модели популяций; темпы развития организма; стремительные изменения численности; цикличность.

© Дубровская В. А., Переварюха А. Ю., 2017

*Статья написана в ходе выполнения проекта РФФИ: № 17-07-00125, 16-37-00028 для молодых ученых (СПИИРАН).

Введение

Наблюдается ряд экологических явлений и событий относящихся к экстремальной динамике популяций. Иногда критическая динамика связана с антропогенным вмешательством, включая примеры вселения новых быстроразмножающихся в новой среде видов по вине человека. Краткие проявления не описываются известными моделями теоретической экологии. Методы описания регуляции численности наталкиваются на проблемы, связанные со случаями критических изменений. Для специфических ситуаций не подходят жесткие принципы внутривидовой регуляции и емкости экологических ниш, параметры, имеющие длительный период эволюционного становления в конкурентной среде. Задача осложняется тем, что для моделей математической биологии трудно подобрать критерии обоснованности поведения из-за сопутствующих нелинейных эффектов.

В данной статье мы рассмотрим такой важный аспект изменений механизмов регуляции как непостоянство скорости индивидуального развития, обусловленное действием внутривидовой конкуренции, дифференцированной из-за стадийности онтогенеза присущей рыбам и беспозвоночным.

Актуальность

Определение оптимальной эксплуатации как наиболее экономически прибыльного распределения долей изъятия приходится переносить на условия неопределенности и постоянной изменчивости функции внутренней регуляции биосистемы. Теория управления оперирует понятием управляемой системы, которая считается вполне управляемой, если мы сможем выработать воздействие, которое переведет систему в некоторое наиболее выгодное для нас состояние ее внутренних параметров. Если система обладает внутренними механизмами регуляции, как все эволюционно сложившиеся биологические сообщества, и происходит перестроение механизмов после внешнего воздействия, то целевое состояние, якобы дающие максимизацию выгоды, для самой системы может оказаться крайне неустойчивым.

После коллапса трески Северной Атлантики 1992 г. промысел не восстановился, несмотря на 27-летний мораторий.

При ином развитии процесса деградации аналогично не восстанавливаются огромные ранее запасы осетровых рыб Каспия, несмотря на меры искусственного воспроизводства. С математической точки зрения решение не самой сложной задачи максимизации функционала для расчета избытка приращения запаса становится подводной миной стратегии рыболовства. Неожиданный аспект такого коллапса в том, что он случается с многовозрастной популяцией долгоживущих (>10 лет) рыб. Сценарий происходит так, будто нет резерва еще не вступивших в промысловый возраст поколений, на которые надеются ихтиологи, когда вводят двухлетний мораторий на промысел.

Основная гипотеза

Отклонения в скорости развития отражаются на выживаемости поколения на ранних этапах онтогенеза. Быстрорастущая группа получает больше ресурсов, возникает ассиметричное размерное распределение, что в среднем ухудшает жизнестойкость поколений. Падение выживаемости на сотые доли может выразиться в том, что уровень эксплуатации биоресурсов становится чрезмерным и биологическая система приближается к границе области притяжения аттрактора. Резкие смены регуляции могут вызвать иное экологическое явление. В ситуации насекомых, контролируемых поражающими кладки яиц паразитическими осами, уменьшение конкуренции при большой убыли на самых ранних стадиях может стать скрытым индуктором для явления стремительной вспышки численности вредителей.

Мы будем следовать принципу поиска и анализа сценариев развития специфических ситуаций для резких и переходных режимов биосистем. Сущность проблемы некоторой обобщенной модели резкого изменения численности в том, что модели биологии подчиняются фундаментальным теоремам нелинейной динамики [1], что на самом деле ограничивает параметрических диапазон их применения. Если найденный нами некий нелинейный эффект гипотетически интересен для описания популяционных явлений, то ему обязательно сопутствует другой метаморфоз фазового портрета, для которого невозможно подобрать биологического объяснения.

Триггерная модель убыли поколений

В предыдущей работе [2] мы рассмотрели по данным мониторинговых наблюдений (по данным П. Вещева [3]) сложную функциональную зависимость выживаемости для мигрирующей к морю каспийской севрюги. Вероятно, такая форма зависимости является результатом адаптационных механизмов популяции в ответ на нарушение эволюционно сложившейся репродуктивной стратегии длительных анадромных миграций. Миграции в настоящих условиях не являются эволюционным преимуществом выживаемости молоди осетровых рыб, но способствуют увеличению промысловой смертности наиболее плодовитых особей.

Рассмотрим математическую форму представления репродуктивного потенциала с сохранением непрерывного характера функциональной зависимости "родительский запас ↔ новое поколение".

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

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = -(\alpha w(t)N(t) + \Theta(S)\beta)N(t) \\ \frac{dw}{dt} = \frac{g}{\sqrt{N^k(t)} + \zeta}, \end{cases} \quad (1)$$

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, 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 (1) вычисляем $S = N(T)$.

Учет повторного нереста приведет к формированию вектор-столбца $\bar{S}$ нерестующих поколений и расчету начальных условий: $N(0) = \lambda_1 S_1 + \dots + \lambda_i S_i$.

Выберем действующий триггерный функционал:

$$\Theta(S) = 1 + \exp(-cS^2), \lim_{S \rightarrow \infty} \Theta(S) \rightarrow 1. \quad (2)$$

Быстро убывающая функция отражает действие известного эффекта агрегированной группы [4]. Графиком исследованной с применением численного решения в инструментальной среде последовательности задач Коши (1) для вычисления численности выживших особей поколения к моменту времени T новой модели является унимодальная кривая с уменьшающимся наклоном ниспадающей правой ветви.

Структура изменений скорости роста

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 рыб. Моделей для описания развития насекомых с циклом превращений нам неизвестно. Модели роста дают представление о регуляции предельных размеров особи вида и подходят к накоплению биомассы как непрерывному явлению, не учитывая переходные процессы при формировании систем жизнедеятельности на ранних этапах развития.

У осетровых и лососевых рыб относительно продолжительное время по сравнению с другими видами занимает смешанное питание. На самой первой стадии икринки питание происходит эндогенно за счет запаса питательных веществ 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 [5].

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. 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 подростовой 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 молодежи 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 [6] Л. фон Берталанфи.

Успешный рост в дальнейшем делает недоступным молодь для большего числа мелких хищников. В случае насекомых паразиты поражают только первые стадии развития.

Заключение

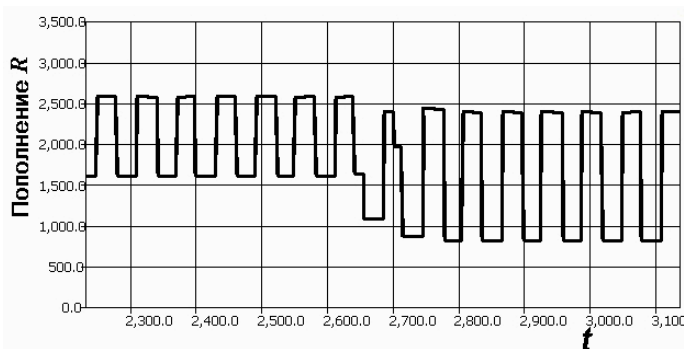
Модель показала наибольшую параметрическую вариативность динамических режимов поведения, по сравнению с итерациями SU -отображения $x_{n+1} = ax_n e^{-bx_n}$ в [7] и нашей модели с кризисом аттрактора [8].

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 формы зависимости, имеющие более одного экстремума.

Положение экстремумов относительно стационарных точек важная характеристика для динамики, так как влияет на характер границ областей притяжения циклических аттракторов.

В вычислительном эксперименте на рисунке показано последствия воздействия селективного промысла, уменьшающего среднюю плодовитость севрюги, когда амплитуда колебаний в цикле увеличивается, и цикл сдвигается в область малой численности.



Изменение характеристик популяционного цикла

Возникают качественные перестроения фазового портрета с возникновением и исчезновением границ областей притяжения альтернативных аттракторов. При плавном изменении одного параметра бифуркации сменяются с прямых на обратные. Сначала при увеличении параметра происходит каскад удвоений периода $p = 2^{i+1}, i \rightarrow \infty$, сменяющийся обратным процессом – кратным двум уменьшениям периода цикла $p = 2^{i-1}$, т.е. прямая и обратная бифуркации определяются одним и тем же бифуркационным параметром в разных степенях.

Получено биологическое объяснение роли инерции для эволюционной приспособленности. Наблюдается стремление к возвращению наиболее выгодного режима изменения численности вида для всей экосистемы.

Библиографический список

1. *Singer D.* Stable orbits and bifurcations of the maps on the interval // *SIAM Journal of Applied Math.* 1978. Vol. 35. P. 260–268.

2. *Переварюха А.Ю.* Моделирование неустойчивого критического равновесия в популяционной динамике // Проблемы механики и управления. Нелинейные динамические системы: межвуз. сб. науч. тр. Пермь: изд-во Перм. ун-та, 2013. № 45. С. 82–91.

3. *Вещев П.В., Гутенева Г.И.* Эффективность естественного воспроизводства осетровых в Низовьях Волги в современных условиях // Экология. 2012. № 2. С. 123–127.

4. *Courchamp F., Ludek B.* Allee Effects in Ecology and Conservation. Oxford University Press, New York. 2008. 266 p.

5. *Анисимова И.М., Лавровский В.В.* Ихтиология. М.: Высшая школа, 1983. 255 с.

6. *Von Bertalanffy L.* Quantitative laws in metabolism and growth // Quarterly Review of Biology. 1957. Vol. 32. P. 217–231.

7. *Ricker W.* Stock and recruitment // Journal Fisheries research board of Canada. 1954. № 11. С. 559–623.

8. *Дубровская В.А., Переварюха А.Ю.* О критериях обоснованности для анализа нелинейных эффектов в моделях эксплуатируемых популяций // Проблемы механики и управления: Нелинейные динамические системы: межвуз. сб. науч. тр. Пермь: изд-во Перм. ун-та, 2016. № 48. С. 74–83.