

ПРОБЛЕМНЫЕ АСПЕКТЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ И КРИТЕРИИ ИХ СОГЛАСОВАНИЯ

* Астраханский государственный технический университет, Астрахань, Россия

** Санкт-Петербургский институт информатики и автоматизации РАН, Санкт-Петербург, Россия

*** Санкт-Петербургский государственный университет, Петергоф, Россия

Анотація. На прикладі порівняння реальних ситуацій з можливими режимами поведінки відомих популяційних моделей за даними спостережень виділено ряд невідповідностей, які не можуть бути усунені простим перевизначенням параметрів. Виникнення циклів періодів ступеня 2 при біфуркації подвоєння передбачає принципово інший порядок обходу точок циклу, ніж у виражених циклах арктичних популяцій. Спостережувані спалахи аперіодичної динаміки у комах шкідників відрізняються від відомого сценарію хаотизації, який, крім канторівського аттрактора, припускає ряд додаткових властивостей у русі траєкторії, які важко інтерпретувати біологічно. Для досягнення якісної відповідності пропонується проводити цільову реалізацію пояснювальних нелінійних ефектів з використанням тригерних функціоналів. Облік фактора, що виражається в додатковій точці перегину кривої відтворення риб, може призвести до інших висновків про властивості популяційної динаміки. Аналіз промислової статистики для моделей повинен враховувати наявність субпопуляційних угруповань. Вплив репродуктивної ізоляції локальних груп обговорюється на прикладі даних нересту парних/непарних стад горбуші і волзьких популяцій російського та персидського осетра.

Ключові слова: моделі популяцій, цикли, ефект Оллі, репродуктивна ізоляція, субпопуляції.

Анотация. На примере сравнения реальных ситуаций с возможными режимами поведения известных популяционных моделей по данным наблюдений выделен ряд несоответствий, которые неустраняемы простым переопределением параметров. Возникновение циклов периодов степени 2 при бифуркациях удвоения предполагает принципиально иной порядок обхода точек, чем в выраженных циклах арктических популяций. Наблюдаемые вспышки аперiodической динамики у насекомых вредителей отличаются от известного сценария хаотизации, который, помимо канторовского аттрактора, предполагает ряд дополнительных свойств у движения траектории, которые трудно интерпретировать биологически. Для достижения качественного соответствия предлагается проводить целевую реализацию объяснимых нелинейных эффектов с использованием тригерных функционалов. Учет фактора, выражающегося в дополнительной точке перегиба кривой воспроизводства рыб, может привести к другим выводам о свойствах популяционной динамики. Анализ промысловой статистики для моделей должен учитывать наличие субпопуляционных группировок. Влияние репродуктивной изоляции локальных групп обсуждается на примере данных нереста четных/нечетных стад горбуши и волжских популяций русского и персидского осетра.

Ключевые слова: модели популяций, циклы, эффект Олли, репродуктивная изоляция, субпопуляции.

Abstract. By the example of comparing the actual situations with the possible modes of behavior of known population models according to observational data it was identified a number of inconsistencies that cannot be removed by a simple redefinition of the parameters. The origin of cycles of periods 2 degree at doubling bifurcation involves a fundamentally different points of the tab order than the pronounced cycles of Arctic populations. We observed flashes of aperiodical dynamics of insect pests differs from the well-known scenario of chaos, which in addition to Cantor attractor involves a number of additional properties in the motion path that is difficult to interpret in biology. It is proposed to carry out the implementation of the price explainable nonlinear effects with the use of trigger functional for achieving the quality conformability. Accounting for seemingly minor factor, which is expressed in an additional point of inflection reproduction can lead to other conclusions about the properties of population dynamics. Analysis of catch statistics for the models must take into account the presence of subpopulation groups. Influence of reproductive isolation of local groups is discussed on the example of these spawning odd / even flocks of pink salmon populations and for the Caspian Sea russian and persian sturgeon *Acipenser persicus*.

Keywords: population models, cycles, bifurcation, Allee effect, reproductive isolation, fish subpopulations.

1. Введение

Сформировалось устойчивое мнение среди экологов и специалистов в экспериментальной зоологии, что классические модели математической биологии не находят опытного подтверждения в лабораторных исследованиях. Существует огромное число популяционных моделей (в том числе разрабатываемых нами), так что на современном этапе вопрос ставится не об оригинальности, а о мере их связи с наблюдениями. В философско-методической монографии [1] практические перспективы моделей охарактеризованы так: «либо они просто не адекватны и практически бесполезны для развития теоретической биологии, либо полученные с их помощью биологические результаты тривиальны». Возможно, выбранные задачи для применения математических моделей в нефизических областях науки исходили из завышенных ожиданий. Большинство математиков игнорируют подобные выпады, хотя проблемы обозначились очень давно, после того как в ряде экспериментов не удалось получить циклические колебания, предсказанные известной из учебников моделью «хищник-жертва». Предоставленные своей судьбе лабораторные популяции жертв исчезали. Флуктуации численности удалось увидеть в экспериментах с паразитическими осами и зерновками, то есть в имеющей принципиальные отличия системе «паразит-хозяин», и опытах с популяцией *Tribolium castaneum* [2], где роль хищничества выполняет каннибализм жука в отношении преимагинальных стадий. Незатухающие колебания носили сложный аperiodический характер, что привело авторов экспериментов к мнению о нереальности описания динамики системой обыкновенных дифференциальных уравнений первого порядка и обоснованию поправочных членов с запаздыванием $f(t - \tau)$.

После открытия сложного поведения функциональных итераций и в последующей разработке теории «универсальности Фейгенбаума» некоторое время было популярно направление, где старались получить как можно более диковинный облик асимптотического множества траектории. В псевдопопуляционном контексте рассматривались сюрреалистические фазовые портреты, обязательно обладавшие положительными ляпуновскими показателями. Наш опыт показывает, что в современной ситуации регулярных последствий нерационального промысла для моделей, претендующих на биологическое обоснование, требуются выработка критериев и меры реалистичности. Мы не будем вслед за профессором Тутубалиным предаваться философскому скептицизму, но рассмотрим на ряде примеров неочевидные нарушения соответствия популяционной динамики режимам поведения траектории функциональных итераций и предложим некоторые методики корректировки для моделей репродуктивного процесса.

2. Оценка состояния объекта и полноты его наблюдения

Если имеются данные и уже существует модель, разработанная на основе явных 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 и испытывающим внешнее, как говорят «управляющее» воздействие. Если объект не лабораторная популяция и мы не можем произвольно управлять её состоянием, то хорошо бы точно знать тип состояния, в котором находился объект. Еще лучше, чтобы во время наблюдений состояние не менялось.

Обратимся к работам по исследованию формирования пополнения популяций рыб. Основополагающие работы в этой области моделирования изначально отличались большей практической направленностью (особенно заметно отличие от вольтеровских моделей), так как они основывались на имеющихся данных по различным популяциям, которые приводятся в виде графиков. После появления известных моделей Рикера, Кушинга или Бивертон-Холта, формализующих компенсационную зависящую от плотности смертность молоди рыб, нужно было разработать методы для настройки параметров по данным. Было

много усилий в этом направлении. Основные работы ихтиологов публиковались до того, как были сделаны фундаментальные открытия в динамике итераций. У.Е. Рикер не имел понятия о теории бифуркаций, но интуитивно понимал, что возникновение циклов зависит от наклона его эмпирической кривой.

Можно сказать, что подобные двухпараметрические модели не так сложны, однако они могут включаться в состав объемных многокомпонентных моделей ихтиоценозов, как, например, В.В. Канторина для омуля из оз. Байкал [3]. Модели В.В. Михайлова, Ю.С. Решетникова для сига в оз. Севан [4], и в качестве ведущих нелинейных членов в действительности определять их качественное поведение. В разработке модели водного сообщества в [5] бифуркационным параметром для длиннопериодических колебаний оказался рост скорости накопления биомассы зоопланктона.

Задаче подбора значений параметров посвящен один из разделов методической монографии У.Е. Рикера [6], где предложены все возможные способы оценки. Для построения кривых воспроизводства предлагались сложные преобразования исходных данных наблюдений. Исследователи склонны проявлять изобретательность, когда ставят цель подтвердить их теоретические предположения. Рикер логарифмировал предложенную им функцию вычисления пополнения R от запаса S : $\ln R - \ln S = \ln a - bS$.

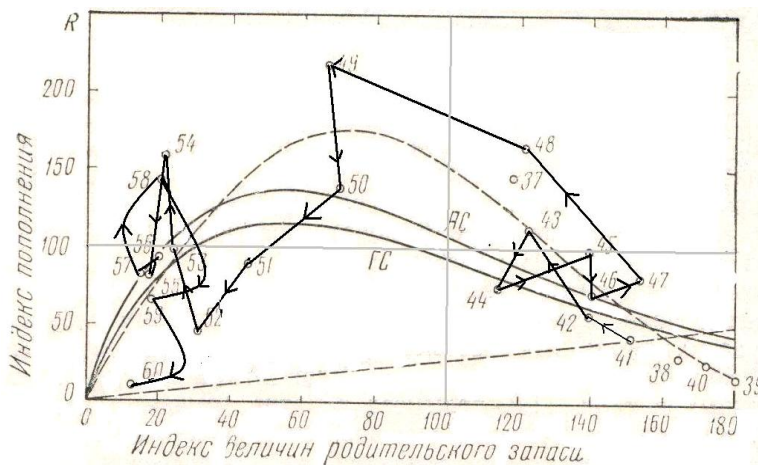


Рис. 1. Поиск эфемерной зависимости методом регрессий в [6]

Далее строил кривую с использованием регрессии $\ln R/S$ на S для геометрической и арифметической средней, как показано на рис. 1 для норвежской трески *Gadus morhua* L., 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 равновесие. Эффективность воспроизводства после 1949 г. резко падала, потом столь же резко возросла, и, описав петлю, вышла к минимальному за время наблюдения значению. Далее запас биоресурсов потерял промысловое значение на несколько лет (ряд данных заканчивается 1960 г.), подобное часто наблюдалось с треской и даже мойвой в норвежских водах.

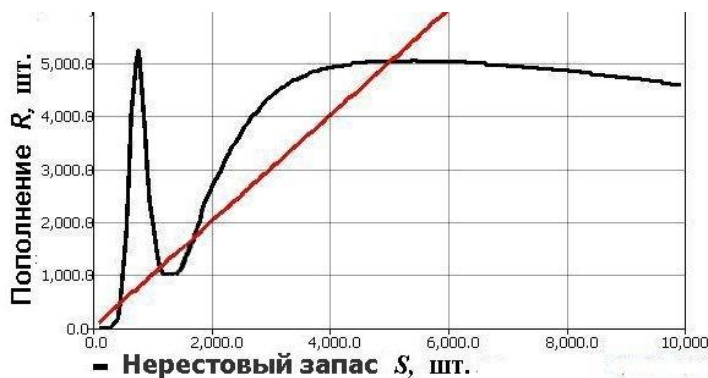


Рис. 2. Модельная зависимость с пиком и пологим

запаса и восполнения для ситуации промысла трески (рис. 2).

Кривая с двумя экстремумами максимумами, один из которых образует пологий купол и содержит притягивающую стационарную точку, а другой – резкий пик между нетривиальными стационарными точками равновесия. Положение минимума может определяться дополнительными внешними факторами, вызывающими масштабирование кривой вдоль оси ординат, когда вероятен сценарий притяжения траектории к тривиальному равновесию, то есть потере промыслового значения, что реализовалось для трески в 1992 г.

Трудно предложить общую методику анализа статистики наблюдений за популяцией, рассматриваемой как естественная динамическая система, но находящейся за период наблюдений в различных режимах изменения состояния, например, после селективного перелова. Обсуждение реальных наблюдений по теории формирования пополнения показывает, что проявление искомой зависимости гораздо в большей степени свойственно анадромным рыбам. Успех нереста трески Северной Атлантики и Гренландии сильно зависит от климатических условий. Осетровые Каспия и лососевые рыбы отличаются по продолжительности жизненного цикла, но сходны по экологическим условиям миграции на ограниченные по площади пригодные пресноводные нерестилища.

3. Дифференциация данных наблюдений

Другой замечательный пример попытки построения кривой воспроизводства Рикера по детерминированным данным на рис. 3 интересен с точки зрения нелинейной хаотической динамики [7]. По оси абсцисс запас, по оси ординат пополнение и очень разумно оставлены даты, соответствующие значениям на графике. Обратим внимание, что точки в плоскости запас×пополнение лежат точно по стрелкам траектории, проведенным нами от биссектрисы координатного угла геометрического места стационарных точек, так как это данные о численности тихоокеанской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* с двухлетним циклом и приходящей в нерестовые реки только в четные годы.

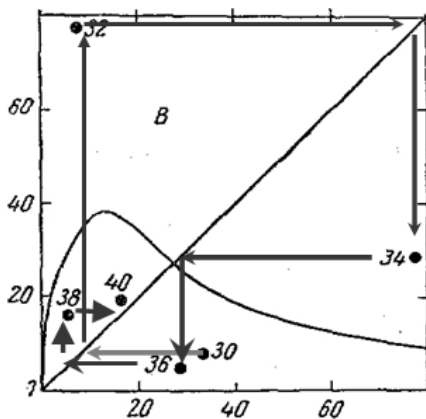


Рис. 3. Попытка аппроксимации аperiodической траектории

У лососевых рыб существуют репродуктивно изолированные «четные» и «нечетные» стада, которые приходят на нерест в реки соответственно в четные и нечетные годы, фактически размножающиеся отдельно популяции, взаимно конкурирующие за пищу в море. Численность четных и нечетных стад может значительно отличаться. А в некоторых нерестовых реках одного из стад горбуши может не быть совсем. Объединенные данные учета обоих стад, взятые просто из отчетов промысла, могли не демонстрировать интересной динамики. Для горбуши одного из стад отмечают резкие изменения численности производителей. По траектории мы предположим, что зависимость неунимодальная, но нет нетривиальной стационарной

точки левее пика, ветвь кривой лежит ниже биссектрисы, и, более того, все возможные стационарные точки возле пика неустойчивы.

Динамика системы, начиная с точки 1930 г., по имеющимся данным в строгом смысле аperiodическая. Аperiodическая динамика может реализовываться за счет интервального аттрактора, третьего типа по классификации предельных асимптотических множеств для итерационных систем Дж. Гукенхаймера. Однако нарисованная аппроксимационная кривая обладает единственной стационарной точкой пересечения с биссектрисой, которая, судя по приведенному графику, должна быть устойчивой под действием итераций, так как наклон касательной к кривой в точке пересечения меньше $\pi/4$, а значение производной в стационарной точке есть критерий её устойчивости. Колебаний с большой

амплитудой такая кривая предсказывать не может, так как точки должны были бы группироваться в некотором ограниченном радиусе от биссектрисы координатного угла или демонстрировать стягивание, так как точка «34» отображается прямо на пересечение с биссектрисой, но не удерживается там. Не исключена переходная динамика и без аттрактора.

4. Экологическая противоречивость сценариев возникновения бифуркаций

В [7] не сказано, что параметры моделей при рассмотрении их влияния на структуру фазового портрета динамической системы не равноценны по значимости. В предыдущей работе [8] отмечались бифуркационные изменения поведения модели Рикера, но в действительности эти свойства относятся к целому классу дискретных отображений, к которому относится и проведенная на рис 3. аппроксимационная кривая. К тому же типу отображений относится и модель Дж. Шепарда, но модель Бивертон-Холта имеет совершенно другое качественное поведение без циклов. Данные о четной популяции горбуши заставляют усомниться в том, что для нее существует зависимость пополнения и запаса с единственным максимумом, так, динамика точек не характерна даже для случая образования хаотического аттрактора в результате накопления каскада удвоенных циклов.

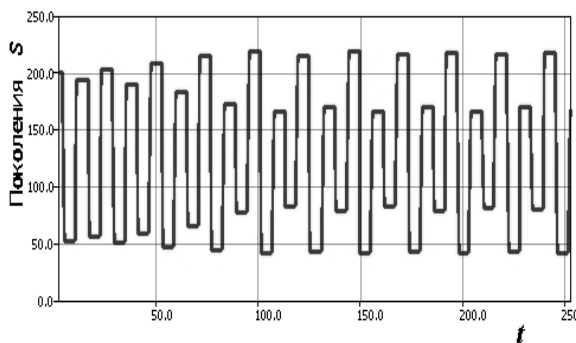


Рис. 4. Цикл периода 2^2 , возникший в модели Рикера

В моделях Рикера и Шепарда при бифуркациях циклов всех степеней 2 существует возможность появления канторовского «фрактального» аттрактора. В результате бесконечного каскада таких удвоений поведение траектории хаотизируется. Но трактовка параметров, при увеличении которых происходят бифуркации удвоения периода, в этих двух моделях диаметрально противоположна. На рис. 4 представлен цикл из 4-х периодических точек модели Рикера. Между двумя верхними и нижними точками были

раздвоившиеся точки, но порядок обхода из верхней ветви в нижнюю и обратно сохраняется при всех удвоениях.

Обнаружение универсального характера образования циклов было воспринято с позитивной стороны подтверждения предсказательных возможностей таких моделей для популяций с неперекрывающимися поколениями, начиная с работ Р. Мэя [9]. И такое мнение продолжает доминировать среди математиков. Цикличность свойственна ряду природных популяций. Особенно выражены циклические изменения численности у грызунов субарктической зоны. Помимо длины периода, циклы различаются взаимным расположением точек, и, как мы видим, у полевки *Myodes rufocanus* (рис. 5) это монотонные перестановки на возрастание с явным пиком в конце 4-летнего периода и в конце

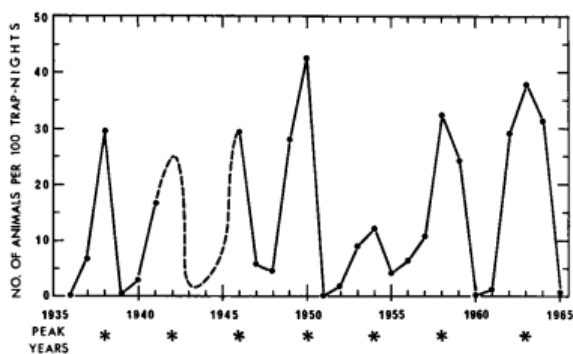


Рис. 5. Реальная 4-летняя цикличность популяции полевки из [10]

сдвиг к 5-летнему. Звездочками отмечены годы мышиных пиков.

Согласно модельным циклам периода 2^n , не будет периодов депрессии и резких переходов к обилию грызунов. Модель покажет колебания с циклическими точками, которые возникнут равномерно сверху и снизу от потерявшей устойчивость точки равновесия.

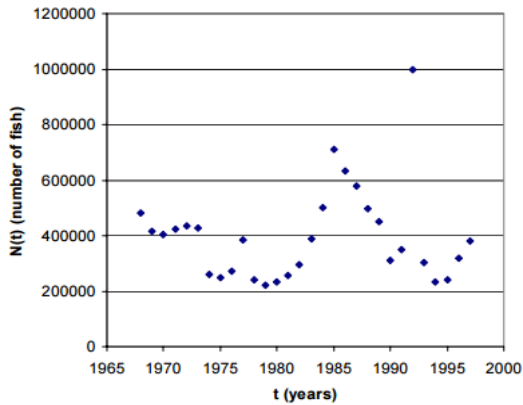


Рис. 6. Годовая численность лосося в Британской Колумбии

Для некоторых стад лососевых свойственны длиннопериодические циклические колебания с постепенным приближением к наибольшим значениям (рис. 6). В отличие от грызунов мы видим постепенное снижение после пиковых значений.

В дискретных итерациях получить такую динамику проблемно. Нами предложен способ дополнять правые части дифференциальных уравнений убыли поколений непрерывно-событийной вычислительной системы специальными триггерными функционалами. Краткое включение функционала редуцирует по мере расчетов вычислительного сценария число стационарных точек. В разработанной

нами модели удалось описать ситуацию вспышки численности австралийской псиллиды вредителя эвкалиптов (рис. 7 из [11]).

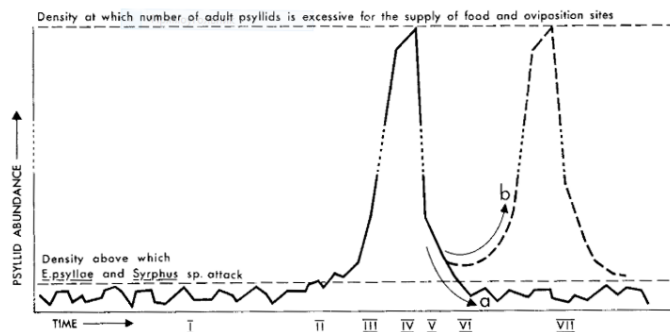


Рис. 7. Сценарий вспышки эвкалиптовой псиллиды по Кларку

В имеющей два пороговых состояния имитационной модели повторяющихся вспышек вредителя, вызывающих дефолиацию леса, после обратной касательной бифуркации траектория будет резко падать в режим малочисленных колебаний (рис. 8).

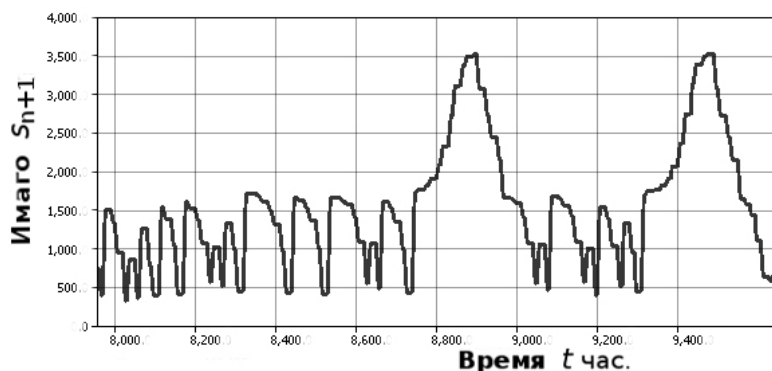


Рис. 8. Модельная динамика повторяющихся вспышек псиллиды

Необычную динамику медленного скольжения с пиковых значений на рис. 6 мы можем объяснить тем, что ряд данных включает все виды лососевых рыб. Фактически наблюдения не о настоящей популяции, а о наборе репродуктивно изолированных в реальности групп, для которых, помимо конкуренции, свойственен фактор каннибализма [12].

5. Гипотеза интерпретируемости для новых моделей

Будем рассматривать отображение класса гладкости C^2 отрезка прямой R^1 в себя задаваемой функцией $f(x)$, которая будет трактоваться как связь между нерестовым стадом и образовавшимся пополнением у рыб неперекрывающимися поколениями.

Пусть неподвижная точка отображения зависит от нескольких параметров: $x^* = x^*(a, b)$, однако критерий устойчивости для точки будет уже определен меньшим их количеством: $f'(x^*) = p(a)$, $f'(x) \neq 0$, полагая что выполнено $x \neq c$, $f''(c) \neq 0$. 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 $f'(x) = ae^{-bx}(1-bx)$, $f''(x) = abe^{-bx}(bx-2)$, третья производная $f'''(x) = ab^2e^{-bx}(3-bx)$ и n -порядка $f^{(n)}(x) = a(-1)^n b^{n-1} e^{-bx}(bx-n)$.

Оценим знак шварциана, сохраняющийся для всех $f(f(\dots(x)\dots)) \equiv f^n(x)$:

$$S_f = b^2 \frac{-b^2 x^2 + 4bx - 6}{2(1-bx)^2}.$$

График параболы $-b^2 x^2 + 4bx - 6$ лежит всюду выше оси абсцисс и $S_f < 0 \forall x \in \mathbb{R}$. Стационарная точка функции Рикера зависит от двух параметров: $x^* = \ln a / b$, но критерий устойчивости – однопараметрическая функция. x^* теряет устойчивость при $f'(x^*) = -1$, критерий устойчивости: $f'(x^*) = 1 - \ln a$. При $a = e^2$, $f'(x^*) = -1$ наблюдается следующая ситуация для второй итерации $f^2(x)$ в теряющей устойчивость точке x^* :

$$\frac{df^2(x^*)}{dx} = 1, \quad \frac{d^2 f^2(x)}{dx^2} = f''(f(x))(f'(x))^2 + f'(f(x))f''(x),$$

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

И шварциан принимает значение: $S_{f^2(x^*)} = \frac{d^3 f^2(x^*)}{dx^3}$. Так как известно, $S_{f^2} < 0$, а, следовательно, $df^2(x)/dx$ при $a = e^2$ имеет в x^* локальный максимум и так происходит бифуркация, появляются устойчивые циклические точки, являющиеся стационарными точками для второй итерации. Отрицательный знак шварциана служит критерием для возможности реализации бесконечного каскада бифуркаций удвоения периода цикла. Более того, это является следствием фундаментальной теоремы Д. Сингера [13], доказавшего, что отображение унимодальной функции с отрицательным $S_f < 0$ (критерии Сингера) может иметь не более одной устойчивой траектории, и эта траектория является ω -предельным множеством для критической точки $c: f'(c) = 0$.

Предложенная Рикером биологическая модель по математическим критериям 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 увеличиваться неограниченно, так как не возникнет такого внезапного явления, как граничный кризис аттрактора.

К данному классу отображений не относится дискретно-непрерывная модель, предложенная нами в [8] для анализа порогового эффекта в воспроизводстве истощенного промыслом каспийского осетра. Отметим, что сложная выявленная нами зависимость может объясняться тем, что в данных учета объединены данные по двум видам: русскому и персидскому осетру. В природе для этих морфологически близких видов существует температурная изоляция, выражающаяся в разных сроках нереста.

Для условия смены знака у дифференциального инварианта Шварца $S_{f(x)} < 0, x \in (a, b); S_{f(x)} > 0, x \notin (a, b)$ достаточно получить зависимость с двумя точками c_1, c_2 , такими, что $f''(c_1) = f''(c_2) = 0$. Нарушение критериев Сингера совсем не означает, что динамика итераций модельной зависимости обязательно будет тривиальной.

Иногда более успешно применяются виды зависимостей, казалось бы, не соответствующие наблюдаемой форме расположения точек на графике. Так, в [14] отмечается, что данные по уловам сибирского осетра в верховьях Оби приводят к куполообразной форме кривой с плоской вершиной, но автором [14] выбрана и используется модель Бивертон-Холта – дуга гиперболы. В работе [15] о прогнозировании достаточно парадоксального увеличения эффективности воспроизводства камчатского кижуча лучшее соответствие показала альтернативная модель теории формирования пополнения Шепарда:

$f(x) = ax \left(1 + \frac{x}{K} \right)^{b-1}$, где $a > 1$ интерпретируется аналогично модели Рикера. Так же,

как и в известном дифференциальном уравнении П. Ферхюльста: лимитирующий фактор ограниченной емкости среды, степень воздействия которого определяется показателем b . Модель претендовала на обобщающие свойства и некоторую универсальность в теории зависимости запаса и пополнения промысловых рыб [16].

Модель Шепарда с точки зрения теории бифуркаций отображений на R^1 :

$$x^* = K \sqrt[b]{a-1}, \frac{df(x)}{dx} = \frac{(K^b + x^b) a K^b - ab(Kx)^b}{(K^b + x^b)^2},$$

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

Теория универсальности нелинейных систем разработана только для однопараметрического случая [17]. В ограниченном диапазоне значений параметра a , имеющих смысл, бифуркации удвоения периода возникают при изменении показателя степени $b \ll 1$. При $b < 1$ критических точек нет, при $b = 2$ функция имеет критическую точку $x = K$. Вторая производная в критической точке:

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

Функция имеет максимум при данных условиях. В случае модели Шепарда мы имеем сложную параметрическую зависимость для аналитического анализа бифуркаций, и так ихтиологическая практика решает проблемы для математики. Оценка и поиск хаотических свойств в биосистемах стали отдельным направлением [18].

Сущностная популяционная интерпретация нелинейных эффектов в моделях Рикера и Шепарда оказывается прямо противоположной. Рассмотрев изменение поведения двух популярных моделей, можно обосновать гипотезу интерпретируемости.

Параметр a характеризует репродуктивный потенциал, а это для популяций стабильная величина. Плодовитость биологических видов имеет эволюционно сложившееся

значение, и не понятен вопрос: почему она должна резко увеличиваться, то есть происходит переход от K -стратегии выживания к r -стратегии? Скорее, возможен случай вынужденного уменьшения средней популяционной плодовитости из-за селективного вылова быстро растущих рыб, когда преимущество при оставлении потомства получают тугорослые генетические формы. Измениться может выживаемость на интервале времени $[\tau_1, \tau_2]$.

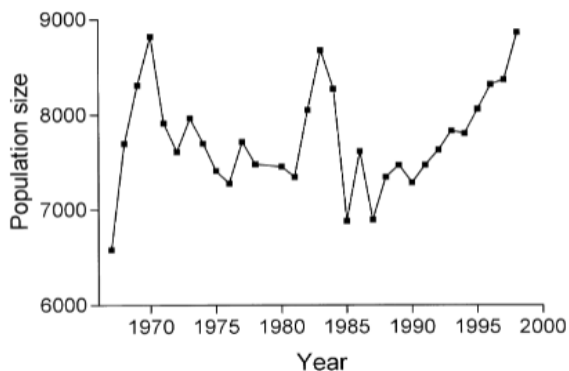


Рис. 9. Динамика численности слонов в парке Крюгера

Возможен вариант, когда популяция способна генерировать дополнительное поколение, размножаться не два, а три раза. Подобное отмечается для насекомых и грызунов. Но данный случай нельзя просто описать увеличением репродуктивного параметра. Нужно пересмотреть модельные временные интервалы жизненного цикла. Флуктуации свойственны не только видам с большим значением индивидуальной плодовитости, так называемым r -стратегам. В Национальном парке Крюгера решено держать численность популяции слонов в 7000, равновесной по подсчетам

экологов для среды. Добиться теоретически предсказанной стабилизации не удастся и постоянно приходится бороться флуктуациями численности (рис. 9), отстрелами проводить прореживание, так как считается, что слоны серьезно повреждают растительность [19].

В модели Шепарда появление циклов периода 2^n происходит при увеличении степени действия лимитирующих факторов среды. 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 следует первое предположение гипотезы интерпретируемости, что функциональная зависимость, соответствующая условиям теоремы Сингера, будет выходить за пределы применимости в популяционной динамике при непредсказуемых интервалах значений модельных параметров.

6. Заключение

Модель функциональной зависимости вида «запас-пополнение» не должна сохранять знакопостоянный шварцман, то есть не должно происходить удвоение до бесконечного периода. Полагаем для практических случаев достаточно цикла периода 2^2 , а критерием служат две точки перегиба. Усложненные виды флуктуаций можно рассматривать в моделях с возникновением комбинационных колебаний с двумя различными частотами составляющих. Так, на графике динамики полевки мы видим численность, подсчитанную осенью, но при этом полевки могут продуцировать не единственное поколение за сезон. Так как одно поколение оказывается зимующим, то целесообразно рассматривать динамику различных поколений разными зависимостями. Композиционная зависимость в виде $f_1(f_2(S))$ получит незнакопостоянный шварцман. Отдельный случай возникновения видимой нелинейности в зависимости возникает при объединении промысловой статистики по репродуктивно изолированным группам, как происходило с двумя видами осетров *Acipenser persicus* и *Acipenser gueldenstaedtii* при очевидных различиях в их температурном оптимуме нереста.

Для случая с волжской севрюгой и персидским осетром Каспия нам было важно рассмотреть в модели воспроизводства ситуацию приближения к минимальной для выживаемости численности нерестового стада, но, как оказалось, подобные зависимости будут

иметь и другие отличия динамики. Эффективность воспроизводства себрюги монотонно снижалась на протяжении периода наблюдений при различных гидрологических условиях [20]. Можно выдвинуть критерии, при соблюдении которых модель сохранит адекватность, если рассмотреть известный в популяционной биологии эффект Олли применительно к удельной скорости роста и дать интерпретацию величине $y = df(x)/dx$. Предложим условия, накладываемые на производную: не должна быть унимодальной функцией, а именно: $y(x)$ должна достигать максимума на промежутке $(0, c)$; иметь минимум на промежутке (c, d) , где $y(c) = 0, y(d) < 0$; иметь горизонтальную асимптоту $\lim_{x \rightarrow \infty} y(x) = 0$. Таким образом, учет проявления на графике действия эффекта Олли, выражающегося в непропорциональном падении эффективности воспроизводства относительно сокращающегося нерестового запаса себрюги, практически расширит рамки возможности интерпретации результатов. В качестве перспективного дополнения вычислительного моделирования мы расцениваем генетическое разнообразие популяции, например, когда скорость роста рыб связана с частотой встречаемости одного из альтернативных аллельных генов. В свою очередь, интенсивность роста молоди определит выживаемость поколений.

7. Поддержка исследований

Работа выполнена в рамках проекта РФФИ №16-37-00028 для молодых ученых «Разработка непрерывно-событийной вычислительной модели эффективности воспроизводства каспийской себрюги в условиях неопределенности репродуктивной изоляции субпопуляционных группировок». Руководитель доц. Т.Н. Соловьева.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Математическое моделирование в экологии: историко-методологический анализ / В.Н. Тутубалин, Ю.М. Барабашева, А.А. Григорян [и др.]. – М.: Языки русской культуры, 1999. – 208 с.
2. Experimentally induced transitions in the dynamic behavior of insect populations / R.F. Costantino, J. M. Cushing, B. Dennis [et al.] // *Nature*. – 1995. – Vol. 375. – P. 227 – 230.
3. Конторин В.В. Математическое моделирование популяции байкальского омуля / Конторин В.В. – М., 1980. – 208 с.
4. Михайлов В.В. Имитационная модель рыбной части сообщества озера Севан / В.В. Михайлов, Ю.С. Решетников // *Проблемы автоматизации научных и производственных процессов*. – Л.: Наука, 1985. – С. 56 – 61.
5. Долгопериодные эндогенные колебания численности популяций рыб. Математическое моделирование / А.Е. Бобырев, В.А. Бурменский, Е.А. Криксунов [и др.] // *Биофизика*. – 2013. – Т. 58, № 2. – С. 334 – 348.
6. Рикер У.Е. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб / Рикер У.Е. – М.: Пищевая промышленность, 1979. – 408 с.
7. Ricker W.E. Two mechanisms that make it impossible to maintain peak period yields from stocks of Pacific salmon and other fishes / W.E. Ricker // *J. of the Fisheries Research Board of Canada*. – 1973. – Vol. 30. – P. 1275 – 1286.
8. Переварюха А.Ю. Качественно различные динамические режимы в новых моделях биологических процессов / А.Ю. Переварюха // *Математичні машини і системи*. – 2013. – № 2. – С. 118 – 129.
9. May R.M. Qualitative Stability in Model Ecosystems / R.M. May // *Ecology*. – 1973. – Vol. 54. – P. 638 – 641.
10. Krebs C.J. Population Cycles in Small Mammals / C.J. Krebs, J.H. Myers // *Advances in Ecological Research*. – 1974. – Vol. 8. – P. 267 – 399.
11. Clark L.R. The population dynamics of *Cardiaspina albitextura* (Psyllidae) / L.R. Clark // *Australian Journal of Zoology*. – 1964. – Vol. 12, N 3. – P. 362 – 380.
12. Гришин В.Н. Современные проблемы пресноводной аквакультуры / Гришин В.Н. – М.: РУДН, 2008. – 138 с.

13. Singer D. Stable orbits and bifurcations of the maps on the interval / D. Singer // SIAM journal of applied math. – 1978. – Vol. 35. – P. 260 – 268.
14. Журавлев В.Б. К методике изучения численности популяций редких и исчезающих видов рыб / В.Б. Журавлев // Вестник Новосибирского государственного аграрного университета. – 2012. – Т. 2, № 23.– С. 20 – 27.
15. Фельдман М.Г. Прогнозирование подходов лососевых (на примере кижуча западной Камчатки) с использованием моделей экстраполяции временных рядов и моделей «запас-пополнение» / М.Г. Фельдман, Е.А. Шевляков, Ж.Х. Зорбиди // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2014. – № 34. – С. 87 – 106.
16. Sheperd J.G. A versatile new stock-recruitment relationship for fisheries, and the construction of sustainable yield curves / J.G. Sheperd // J. Cons. Intern. Explor. Mer. – 1982. – Vol. 40. – P. 67 – 75.
17. Collet P. Universal properties of maps of an interval / P. Collet, J. Eckmann, O.E. Lansford // Gomm. Math. Phys. – 1980. – Vol. 76, N 3. – P. 211 – 254.
18. Шелудько А.С. Алгоритм гарантированного оценивания параметра одномерного хаотического отображения / А.С. Шелудько, В.И. Ширяев // Информационные технологии. – 2015. – № 1. – С. 30 – 34.
19. Aarde van R. Culling and the dynamics of the Kruger National Park African elephant population / R. van Aarde, I. Whyte, S. Pimm // Animal Conservation. – 1999. – Vol. 2. – P. 287 – 294.
20. Гутенева Г.И. Влияние волжского стока на естественное воспроизводство осетровых рыб / Г.И. Гутенева, С.С. Фомин, Т.Н. Дедикова // Рыбное хозяйство. – 2015. – № 3. – С. 103 – 105.

Стаття надійшла до редакції 14.01.2016