

УДК 629.075

Моделирование популяционных изменений на основе численного решения разрывных ОДУ

© А. Ю. Переварюха¹

Аннотация. В работе описана разработанная модель на основе дифференциальных уравнений с разрывной правой частью и исследованная в вычислительной среде с применением гибридного представления модельного времени. Модель имеет интерпретацию в теории скачкообразных изменений в раннем онтогенезе рыб и разработана для задачи исследования эффективности воспроизводства осетровых рыб в Волге. Численное исследование ОДУ показало наличие локально-несвязной границы $\partial\Omega_1$ областей притяжения двух аттракторов.

Ключевые слова: моделирование динамики популяций, гибридные вычислительные системы.

1. Введение

В основе математической модели биологического процесса всегда лежит некоторая гипотеза о его функционировании. Как правило, при построении модели, практически как в учебных физических задачах, пользуются весьма упрощенным представлением о процессе. Полагается, что учет не кажущихся основными факторов и явлений внесет незначительные количественные поправки в результат моделирования, который в случае популяционных процессов и так будет весьма приблизительным. Однако, как показано в настоящей статье, учет дополнительных явлений изменяет качественное поведение динамической системы.

Для динамики численности биологических сообществ характерно саморегулирование. Внутрипопуляционным механизмом регуляции, влияющим на динамику популяций осетровых рыб Волго–Каспия, является сложная зависимость между нерестующим запасом и формирующимся пополнением. В ихтиологии предлагались математические модели для формализации зависимости пополнения R от запаса S (stock–recruitment), в частности, известна модель У. Рикера:

$$R = aSe^{-bR},$$

где a — безразмерный параметр, характеризующий репродуктивный потенциал популяции; b — отражает влияние лимитирующих зависящих от плотности факторов. Рикер в работе [4] обосновал на богатом фактическом материале теорию формирования пополнения популяций рыб. Однако использование модели на практике оказалось связано с противоречивыми результатами.

Проблема несоответствия прогнозов и данных наблюдений связана с тем, что не анализировались свойства динамической системы $M \langle \Omega, t, \psi \rangle$, где оператор эволюции $\psi(R; \mathbf{a})$ есть формализация некоторой параметрической зависимости между основными величинами, характеризующими развитие популяционного процесса, и в случае итераций модели Рикера: $R_{n+1} = aR_n \exp(-bR_n)$ для M наблюдается возникновение топологически неэквивалентных фазовых портретов.

Условие первого метаморфоза поведения M определяется тем, когда производная в неподвижной точке x^* перестанет удовлетворять критерию устойчивости $|\psi'(x^*)| < 1$,

¹Младший научный сотрудник лаборатории Информационных технологий с системном анализе и моделировании, Санкт–Петербургский институт информатики и автоматизации РАН; madelf@pisem.net

следующему из теоремы Гробмана–Хартмана [1]. Для однопараметрического семейства отображений $\psi : I \rightarrow I$ класса гладкости C^2 с условиями: $\psi'_x(x^*) = v(a)$, $\psi'(x) \neq 0$ если $x \neq c$, $\psi''(c) \neq 0$ при $a = \bar{a}$ таком что $\psi'(x^*) = -1$ наблюдается следующая ситуация для $\psi^2(x)$ в теряющей устойчивость x^* :

$$\frac{d\psi^2(x^*)}{dx} = 1, \quad (1.1)$$

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

$$\frac{d^2\psi^2(x^*)}{dx^2} = 0. \quad (1.2)$$

Следовательно, $d\psi^2(x)/dx$ при $a = \bar{a}$ имеет в x^* локальный экстремум, который при выполнении $d^3\psi^2(x)/dx^3 < 0$ будет максимумом и тогда с появлением двух неподвижных точек x_1^*, x_2^* для $\psi^2(x)$ возникает бифуркация удвоения периода.

Дифференциальный инвариант Шварца:

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

обладает свойством сохранять знак при итерациях, если $H_f < 0$ то $H_{f^n} < 0$, а с учетом (1.1) и (1.2) получаем:

$$H_{\psi^2(x^*)} = \frac{d^3\psi^2(x)}{dx^3}.$$

Легко показать, что для модели Рикера $H < 0$ при $x \in \mathbb{R}$.

При плавном увеличении бифуркационного параметра в области значений $a > e^2$ происходит переход к хаосу через каскад бифуркаций удвоения периода. Изменение поведения системы через бесконечный каскад бифуркаций известно как сценарий М. Фейгенбаума [5]. Подобный переход к хаосу реализуется в дифференцируемых одномерных отображениях при выполнении критериев теоремы Д. Сингера [6] доказавшего, что отображение унимодальной функции с сохраняющим знак $H_\psi < 0$ (критерии Сингера) может иметь не более одной устойчивой периодической траектории и эта траектория является ω -предельным множеством для точки $c : \psi'(c) = 0$.

Общепринятого математического определения явления хаоса не существует. Известно несколько предложенных определений понятия «хаос». Для одномерных отображений $f : I \rightarrow I$ воспользуемся результатами М. Веллекупа и Р. Берглунда [7],

О п р е д е л е н и е 1.1. *Отображение $f : I \rightarrow I$ обладает хаотической динамикой, если для f выполняется свойство транзитивности: для всех открытых $U \subseteq V, U \neq \emptyset$ и $Y \subseteq V, Y \neq \emptyset \exists n \geq 0$, что $f^n(U) \cap Y \neq \emptyset$.*

Известны попытки популяционной интерпретации перехода к хаосу. Однако, возможность применения странных аттракторов к проблемам динамики популяций значительно переоценивается. Существует немало функциональных итераций, не имеющих отношения к моделированию природных процессов, для которых возможно возникновение хаотических аттракторов фрактальной структуры, традиционно называемых «странными».

2. Гибридная модель с изменяемой правой частью

Автором ранее была разработана модель воспроизводства [2] в виде системы ОДУ, отражающая динамику убыли численности поколения:

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = -(\alpha w(t)N(t) + \theta(S)\beta) N(t) \\ \frac{dw}{dt} = \frac{g}{N^k + \zeta}, \theta(S) = \frac{1}{1 - \exp(-cS)}, \end{cases} \quad (2.1)$$

где: S – величина нерестового запаса; $w(t)$ – отражает уровень размерного развития поколения, влияющий на увеличение пищевых потребностей; g – параметр, учитывающий ограниченность количества доступных кормовых объектов; убывающая функция $\theta(S) \rightarrow 1$ при $S \rightarrow \infty$, слабо влияет на вычисление итогового пополнения $N(T)$, если численность запаса достаточно велика и введена для моделирования резкого снижения эффективности воспроизводства при деградации популяции, важного для благополучия осетровых; ζ – параметр, учитывающий ограничение темпов развития, не зависящие от численности; $k \in [\frac{1}{2}, 1)$; c – параметр, характеризующий степень выраженности эффекта Олли; α – мгновенный коэффициент компенсационной смертности; β – мгновенный коэффициент декомпенсационной смертности; $t \in [0, T]$ – специфичный для биологического вида интервал уязвимости.

График зависимости, полученный при численном решении задачи Коши с начальными условиями $w(0) = w_0, N(0) = \lambda S$, где λ – средняя плодовитость особей, представляет унимодальную кривую с уменьшающимся наклоном ниспадающей правой ветви (рис. 1, при параметрах $\alpha = 0.8 \times 10^{-14}$, по средней плодовитости волжской севрюги за время наблюдений $\lambda = 227 \times 10^3, c = 2.5 \times 10^{-3}, T = 55$ сут.). Кривая имеет ненулевую горизонтальную асимптоту, две точки перегиба и две нетривиальные точки пересечения с биссектрисой координатного угла и согласуется с данными наблюдений о лабораторных популяциях.

Однако, данная зависимость не согласовывалась с данными о воспроизводстве волжской популяции севрюги, для которой наблюдалось наличие двух локальных экстремумов и это явление определило цель построения модифицированной модели воспроизводства популяций рыб.

Изучение биологических особенностей осетровых привело к выводам о существенном влиянии быстрых изменений в их онтогенезе, имеющем экспериментальное подтверждение в работах по исследованию смены этапов развития организмов. В современных условиях развития вычислительной математики для решения задачи создания модели, учитывающей метаморфозы в жизненном цикле, целесообразно воспользоваться представлением модельного времени:

$$\tau = \{ \{Gap_pre_1, [0, T_1], Gap_post_1\}_1, \dots, \{Gap_pre_n, [T_{n-1}, T_n], Gap_post_n\}_n \}.$$

где Gap_pre – «временная щель» для вычисления согласованных начальных условий и проверки предиката на левом конце промежутка очередного длительного поведения; Gap_post – аналогичная «щель», где определяются новые начальные условия на правом конце текущего промежутка τ_i для решения следующей по порядку или выбранной по условиям предиката задачи Коши. T_i – время срабатывания перехода: в которой становится истинным предикат события, приводящего к смене поведения. Таким образом, модельное гибридное (тождественный термин непрерывно-дискретное) время определяется пронумерованной и упорядоченной последовательностью кадров, в которых непрерывная составляющая времени сменяется дискретными отсчетами.

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, определенными на решениях дифференциальных уравнений и позволяющими вычислительное среде выделять из всего множества состояний системы то, которое приводит к изменению поведения. Конечное множество интервалов между событиями и будут соответствовать моделируемым стадиями развития. Для их исследования гибридных систем разработаны специальные алгоритмы [3]. Удобной формой представления непрерывно-дискретных систем является гибридный автомат, расширение идеи дискретных карт состояний с условными переходами, где узлам графической формы сопоставлены процессы, описываемые дифференциальными уравнениями.

Уравнение из (2.1) для текущей численности поколения N заменяется уравнением с дважды изменяемой правой частью с указанием предикатов для таких изменений:

$$\frac{dN}{dt} = \begin{cases} -(\alpha w(t)N(t) + \Theta(S)\beta)N(t), 0 < t < \tau \\ -(\alpha_1 N(\tau)/w(\tau) + \beta)N(t), t > \tau, w(t) < w_{k1} \\ -(\alpha_2 w(t)N(t))N(t - \varsigma), w_{k1} < w(t) < w_k \end{cases} \quad (2.2)$$

где $[0, \tau)$ – длительность периода развития D_0 , определяемая биологическими особенностями вида (для осетровых в среднем 8 суток); w_k – интерпретируется как уровень развития, при достижении которого изменяется характер действия факторов смертности (из-за смены спектра питания или выхода из под пресса доминирующего хищника) и определяющий длину интервала уязвимости. Для осетровых рыб были выделены две важные смены стадий в раннем онтогенезе. Первый переход D_1 связан с началом экзогенного питания, к которому личинки переходят после рассасывания желточного мешка, или незадолго до полного использования мешка. Второй переход D_2 определен началом активной миграции молоди севрюги в пресноводную акваторию Северного Каспия².

Дополнительно введено уравнение с отклоняющимся аргументом для старшей стадии. Величина ς учитывает запаздывающее действие физиологических процессов усвоения пищи на скорость убыли численности поколения.

Зависимость запас-пополнение модели (2.2) обладает двумя критическими точками $\psi'(c_1) = \psi'(c_2) = 0$ (c_1 – максимум, c_2 – минимум), а график четыре раза пересекает биссектрису $R = S$, соответственно, множеством нетривиальных особых точек для траектории динамической системы будет последовательность $\Phi = \{R_1^*, R_2^*, R_3^*, R_4^*\}$. Траектория системы зависит от расположения устойчивых точек.

Анализ устойчивости неподвижных точек M исследуемой в инструментальной среде *AnyLogic* целесообразно проводить, определяя при численном решении уравнений свойства второй итерации $\psi^2(x)$. Необходимым и достаточным условием устойчивости неподвижной точки x^* отображения $\psi : I \rightarrow I, \psi \in C^2$ является выполнение неравенств $\psi^2(x) > x$ при $x < x^*$ и $x < x^*$ при $\psi^2(x) < x$ при $x > x^*$.

Промлема множественности стабильных «состояний» у пресноводных экосистем неоднократно обсуждалась в литературе и в том числе с применением идей теории катастроф [8], но ранее не рассматривалась возможность наличия множества неустойчивых стационарных точек.

В случае M с оператором эволюции в виде решения модели (2.2), как показал анализ свойств второй итерации, устойчивые и неустойчивые особые не будут чередоваться. Интервал между неустойчивыми первой и третьей особыми точками не содержит устойчивой

²Физиологи определяют порядка десятка коротких стадий у личинок и молоди рыб, но увеличение правых частей модели чрезмерно усложнит параметрическую идентификацию.

точки. Множество аттракторов, как и в случае M на основе (2.1), так же ограничено парой: в данном случае $\{R_4^*, R^0 \equiv (0, 0)\}$. Однако, вычислительные эксперименты показали:

- 1) Ω_1 и Ω_2 не имеют гладкой границы и не образуют непрерывных подпространств в фазовом пространстве: область притяжения аттрактора R_4^* прерывается вкраплениями, принадлежащими области притяжения тривиального равновесия R^0 .
- 2) ω -предельным множеством для экстремума c_1 является устойчивое равновесие R_4^* : $\omega(c_1) = R_4^*$ тогда как $\omega(c_2) = R^0$.

Граница областей притяжения $\partial\Omega_1 \notin \Omega_1 \cup \Omega_2, \psi(\partial\Omega_1) \in \partial\Omega_1$ локально-несвязна («locally disconnected basin boundaries» по классификации фрактальных границ в [9], где эффект рассматривался для отображения, являющегося третьей итерацией $f^3(x)$ для $f(x) = 4ux(1-x)$ при значении u , соответствующего циклу с $p = 3$). Множество $\partial\Omega_1$ есть «странный» по описанию в [10], гомеоморфный канторовскому множеству репеллер. В области Ω_3 , ограниченной R_1^* и R_3^* такой, что:

$$\Omega_3 \setminus (\Phi \cup \partial\Omega_1 \cup \Omega_2) \subset \Omega_1$$

траектория при $R_0 \notin \Phi \cup \partial\Omega_1$ заполняет область фазового пространства, но $\exists i \in \mathbb{Z}, R_{i+1} \notin \Omega_3$. Траектория не остаётся внутри, как в странном аттракторе, а покинет Ω_3 , по направлению к одному из существующих регулярных аттракторов (как в эксперименте на рис. 6). Рассматриваемая область является одной из разновидностей непритягивающих хаотических множеств, а тип поведения траектории определяется в современных работах термином переходный хаос «chaotic transient» [11].

3. Заключение

Очевидно, что возникновение сложной границы областей притяжения аттракторов влияет на изменение характера поведения траектории M . В случае гладких границ малое изменение начальных условий не приводило к выходу фазовой траектории на альтернативный аттрактор. Так как для всех начальных условий $R_0 \in \Omega_3 \setminus (\Phi \cup \partial\Omega_1) \exists i \in \mathbb{Z}$ такое, что $\psi^i(R_0) > R_3^*$ и $\exists j \in \mathbb{Z}, \psi^j(R_0) < R_1^*$, следовательно, траектория может оказаться находящейся в подмножестве фазового пространства $\Omega_1 \setminus \Omega_3$ при $j < i$ так и в подмножестве $\Omega_2 \setminus \Omega_3$ и $j > i$. Динамическая система при наличии странного репеллера характеризуется чувствительной зависимостью от начальных условий соответствии с определением в §1, но это другой вид чувствительности, чем в хаотическом аттракторе.

Под действием промысла популяция может переходить в режим аperiodических колебаний, происходящих на существенно меньшем диапазоне численности. Аperiodический режим неблагоприятен для промыслового использования биоресурсов так как резко возрастает действие случайных факторов среды. Следовательно, популяция севрюги является сложным и чувствительным объектом управления. Гипотеза, объясняющая сложность зависимости в воспроизводстве севрюги заключается в том, что высокий процент выживаемости икры приводит к недостаточной обеспеченности кормовой базой молоди, к замедлению скорости роста, увеличению продолжительности периода уязвимости. Действие этих факторов приводит к замедлению выхода поколения из-под пресса доминирующих хищников.

В современных условиях восстановление деградировавшего в результате хищнической промысловой эксплуатации нерестового стада севрюги представляется не возможным без

выращивания в искусственных условиях рыб до полвозрелого возраста так при низкой численности эффективность естественного воспроизводства на нерестилищах Нижней Волги резко снижается из-за малой вероятности встречи особей в момент нереста.³

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Малинецкий Г. Г, Потапов А. Б. Нелинейная динамика и хаос. М.: изд-во КомКнига, 2006, 240 с.
2. Переварюха А. Ю. Нелинейные модели и особенности оптимизации в задаче системного анализа динамики популяций // Информационные технологии. 2009. №1. С.77–82.
3. Сениченков Ю. Б. Численное моделирование гибридных систем. СПб.: Изд-во Политехн. ун-та, 2004.– 206 с.
4. Ricker W. Stock and recruitment // Journal Fisheries research board of Canada. 1954. Vol. 11. №5. P. 559–623.
5. Feigenbaum M. J. Universal behavior in nonlinear systems // Physica D. 1983. Vol. 7. №1-3. P. 16–39.
6. Singer D. Stable orbits and bifurcations of the maps on the interval // SIAM journal of applied math. 1978. V. 35. P. 260–268.
7. Vellekoop M., Berglund R. On intervals, transitivity = chaos // The American Mathematical Monthly. 1994. Vol. 101. №.4. P. 353–355.
8. Scheffer M. Multiplicity of stable states in freshwater systems // Hydrobiologia Vol. 200–201. № 1. P. 475–486
9. MacDonald S., Grebogi C., Ott E., Yorke J. Fractal basin boundaries // Physica D. 1985. Vol. 17. №2. P. 125–153.
10. Grebogi C., Ott E., Yorke J. Chaos, strange attractors and fractal basin boundaries in nonlinear dynamics // Science. 1987. Vol. 238. № 4827. P. 632–638.
11. Grebogi C., Ott E., Yorke J. A. Crises, sudden changes in chaotic attractors and transient chaos // Physica D. 1983. Vol. 7. P. 181–200.

Simulation of population changes based on the the numerical solution of bursting ordinary differential equations.

© A. U. Perevarukha⁴

Abstract. The paper describes the developed model based on differential equations with discontinuous right-hand side and analyzed in computing environments using a hybrid representation model time. The model has an interpretation in the theory of jumplike changes in early ontogeny of fish. Numerical investigation of the model showed the existence of a locally disconnected basin boundary *partial Omega*₁ of attractors.

Key Words: Simulation of population dynamics, hybrid computing systems.

³Работа выполнена в рамках междисциплинарного проекта **РФФИ 11–01–12069–офи-м–2011**.

⁴Researcher of St.–Petersburg Institute of Informatics and Automation of RAS; madelf@pisem.net.