

УДК 519.6+573.7

К ВОПРОСУ ВОСПРИЯТИЯ ФОРМ НЕЛИНЕЙНОСТИ ПО ДАННЫМ НАБЛЮДЕНИЙ В ПОСТРОЕНИИ ПОПУЛЯЦИОННЫХ МОДЕЛЕЙ

Переварюха А. Ю.

Санкт-Петербургский институт информатики и автоматизации РАН, Санкт-Петербург, madelf@pisem.net

Рассматриваются варианты поиска соответствия изменениям популяционной динамики, отмечаемым по неполным данным наблюдений и различных режимов поведения траекторий итерационных динамических систем. Показывается противоречивость реализации бифуркационного каскада удвоений циклов и имеющихся сведений о популяционных процессах на примере моделей воспроизводства анадромных рыб. Аналогично аperiodический режим перемежаемости мало соответствует появлением осциллирующих фаз в динамике насекомых-вредителей. Предлагаются критерии для построения альтернативных нелинейных моделей, учитывающих наличие минимально допустимой численности для промысловых популяций и возможность нескольких асимптотически устойчивых стационарных состояний. Одним из простых критериев служит наличие двух точек перегиба для кривой зависимости нерестового запаса и пополнения.

Ключевые слова: интерпретация данных наблюдений, нелинейные режимы, адекватность результатов моделей.

ВВЕДЕНИЕ

На сегодня важнейшая задача моделирования экологических процессов уже не состоит в обнаружении странных режимов поведения и диковинных объектов на фазовой плоскости, а в выработке критериев соответствия всего обширного зоопарка нелинейных эффектов имеющимся данным о резких популяционных метаморфозах, вызванных в том числе действием промысла. Первой и наиболее методически систематичной попыткой подтверждения математических выводов в популяционной динамике стали эксперименты японского энтомолога Сайнро Утиды [1]. В опытах с браконидой *Heterospilus prosopidis*, паразитирующей на личинках фасолевой зерновки *Callosobruchus chinensis*, были получены незатухающие колебания. Казалось бы, вольтерровская теория получила реабилитацию после неудач в опытах в простеюющими организмами хищником и жертвой [2], но кропотливость японского ученого не позволила поднять знамя победы замкнутых интегральных кривых. Из-за непостоянства периода и заметных колебаний амплитуды экспериментатором был сделан вывод о невозможности получить описание полученных графиков из решений системы дифференциальных уравнений. Не следует удивляться тому, что репродуктивный паразитизм нельзя описать системой дифференциальных уравнений с *гладкими* правыми частями, ведь каждому из паразитов для размножения нужны определенные стадии развития организма хозяина, как то свежеотложенные яйца или куколки. Количество отложенных яиц на языке уравнений это $N(0)$ – начальные условия для его решения на определенном интервале времени, так что видятся реальные перспективы расширения неклассических методов вычислительной математики в направлениях интервальных, импульсных и непрерывно-дискретных систем для решения задач популяционного прогнозирования.

Цель работы – рассмотреть особенности восприятия данных наблюдений о промысловых популяциях как о естественных динамических системах, развитие которых обусловлено действием контролирующей эффективности воспроизводства нелинейной зависимости. Из обобщения ряда неудачных примеров постараемся сделать выводы о критериях соответствия поведения траектории одного класса нелинейных итерационных моделей реальным ситуациям, так как этот вопрос остается белым пятном в данной области.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

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 математики, «управляющее» воздействие. 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 (особенно заметно отличие от вольтерровских моделей), так как они основывались на имеющихся данных по различным популяциям, которые приводятся в виде графиков. После появления известных моделей (ихтиологи называют их кривыми воспроизводства) Рикера, Кушинга или Бивертон – Холта, формализующих компенсационную зависимость от плотности смертность молоди рыб, нужно было разработать методы для настройки параметров кривых по данным. Было много усилий в этом направлении, но нужно сказать, что основные работы ихтиологов публиковались до того, как были сделаны фундаментальные открытия в динамике итераций. Рикер не имел понятия о теории устойчивости и бифуркациях, 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 оз. Байкал [3], Михайлова В. В., Решетникова Ю. С. для сига 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 пополнения зоопланктона, но не исключено, что не единственно возможным.

Задаче подбора значений параметров посвящен один из разделов книги Рикера [6], где предложены возможные способы оценки. Для построения кривых воспроизводства предлагались довольно сложные преобразования исходных данных наблюдений. Исследователи склонны проявлять изобретательность, когда ставят цель подтвердить их теоретические предположения. Рикер логарифмировал предложенную им функцию для вычисления пополнения R (recruitment) от запаса нерестующих рыб S (stock) следующим образом:

$$\ln R - \ln S = \ln a - bS.$$

Далее по имеющимся данным учета он строил кривую с использованием регрессии $\ln R / S$ на S для геометрической и арифметической средней, как показано на рисунке 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, описав петлю, вышла к минимальному за время наблюдений значению. Далее промысловый запас, по видимому, деградировал (ряд данных заканчивается 1960 г.).

На графиках рисунка 1 искалась именно куполообразная кривая, но, вероятно, реальная зависимость с такой динамикой выглядит сложнее. Мы можем предложить альтернативную модельную зависимость родительского запаса S и восполнения R для рассмотренной Рикером ситуации промысла трески с двумя экстремумами максимумами, один из которых образует пологий купол и содержит притягивающую стационарную точку, а другой – резкий пик между нетривиальными стационарными точками равновесия (рис. 2). Положение минимума может определяться дополнительными внешними факторами, вызывающими масштабирование кривой вдоль оси ординат, и, соответственно, появится вероятность притяжения траектории к тривиальному равновесию в точке 0,0.

Трудно предложить общую методiku 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. Осетровые и крупные лососевые виды рыб отличаются по продолжительности жизненного цикла, но сходны по экологическим условиям нерестовой миграции на ограниченные по площади пригодные пресноводные нерестилища.

Другой замечательный пример попытки построения кривой воспроизводства Рикера по детерминированным данным (рис. 3) интересен с точки зрения нелинейной хаотической динамики [7]. По оси абсцисс – запас, по 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 (диаграмма движения точек «лестница Ламерея»), так как это данные о численности тихоокеанской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* с двухлетним жизненным циклом.

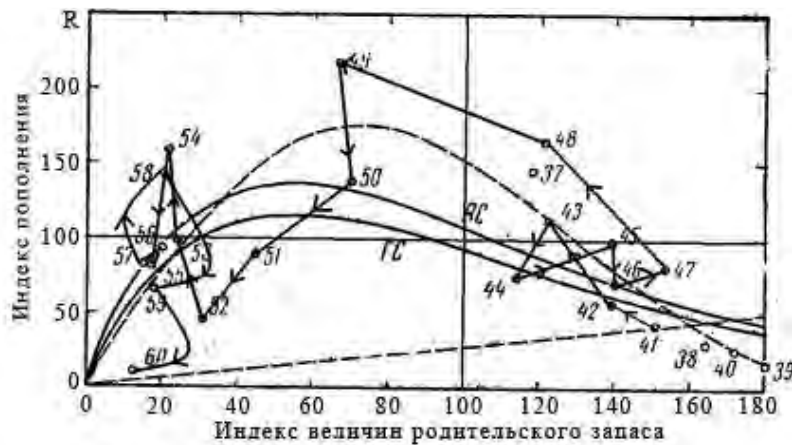


Рис. 1. Поиск зависимости Рикером по линиям регрессий с добавленной траекторией (по [6] с дополнением)

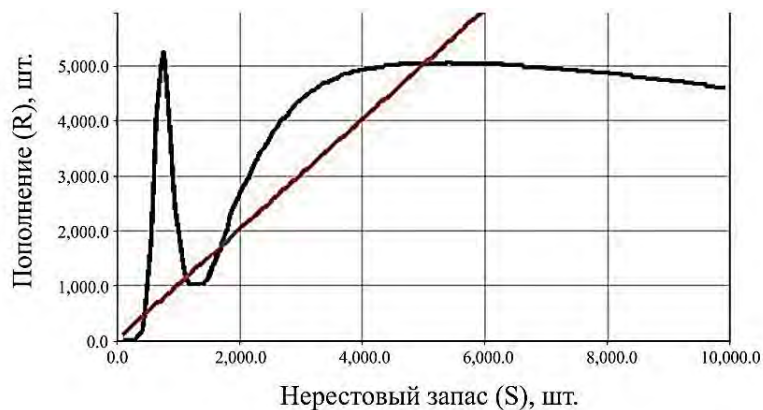


Рис. 2. Новая модельная зависимость с пиком и пологим куполом (по нашим расчетам)

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 отмечают весьма резкие изменения численности производителей. Судя по траектории на таком графике, мы предположим, что зависимость опять неунимодальная, но нет нетривиальной стационарной точки левее пика, ветвь кривой лежит ниже биссектрисы, и более того, все возможные

стационарные точки возле пика неустойчивы. Апериодическая динамика может реализовываться за счет интервального аттрактора, третьего типа по классификации предельных асимптотических множеств для итерационных систем, предложенной Дж. Гукенхеймером.

Динамика системы, начиная с точки 1930 г., по имеющимся данным, в строгом смысле аperiодическая. 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 явно меньше $\pi/4$. 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 пересечении.

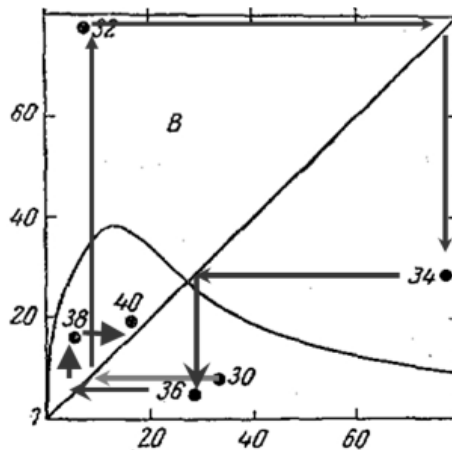


Рис. 3. Данные кривой воспроизводства и попытка их аппроксимации (по [7])

В работах Рикера не сказано, что параметры моделей не равноценны по значимости при рассмотрении их влияния на структуру фазового портрета динамической системы. В предыдущей работе [8] мы отмечали бифуркационные изменения поведения модели Рикера, но в действительности эти свойства относятся к целому классу дискретных отображений, к которому относится и проведенная Рикером (рис 3) аппроксимационная кривая. К тому же типу отображений относится и модель Дж. Шепарда, как совсем не имеющее отношение к популяционной динамике тригонометрическое отображение. 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.

Как известно, в моделях Рикера и Шепарда существует возможность появления при бифуркациях циклов всех степеней 2, в результате бесконечного каскада таких удвоенных поведение траектории хаотизируется. Но трактовка параметров, при увеличении которых происходят бифуркации удвоения периода, в этих двух моделях диаметрально противоположна. На рисунке 4 с условным шаговым модельным временем t показан образующийся вместо двухточечного цикл из четырех периодических точек для модели воспроизводства У. Рикера, представленной в итерационном виде $S_{n+1} = \psi(S_n)$ при $a > e^2$. Между двумя верхними и нижними точками до бифуркационного значения параметра a существовала одна точка, которая раздвоилась при бифуркации, но порядок обхода из верхней ветви в нижнюю и обратно сохраняется при всех дальнейших удвоениях периода цикла.

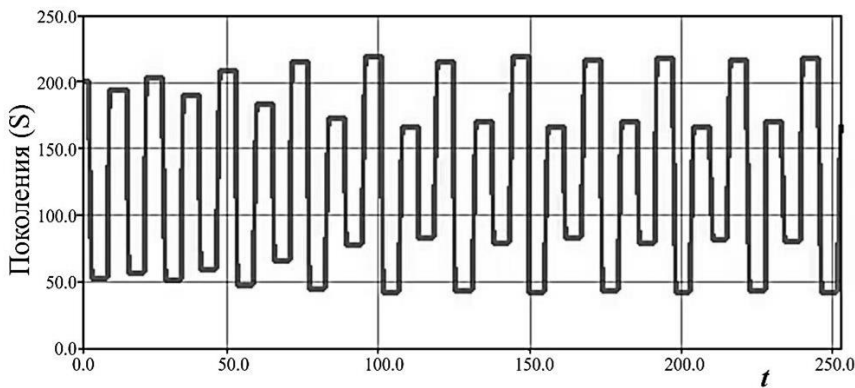


Рис. 4. Цикл периода 2^2 возникший в модели Рикера (по нашим расчетам)

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 циклы различаются взаимным расположением точек, и, как мы видим, у полевки *Myodes rufocanus* (рис. 5) это монотонные перестановки с явным пиком в конце 4-летнего периода, и в конце сдвиг к 5-летнему, звездочками отмечены годы мышиных пиков.

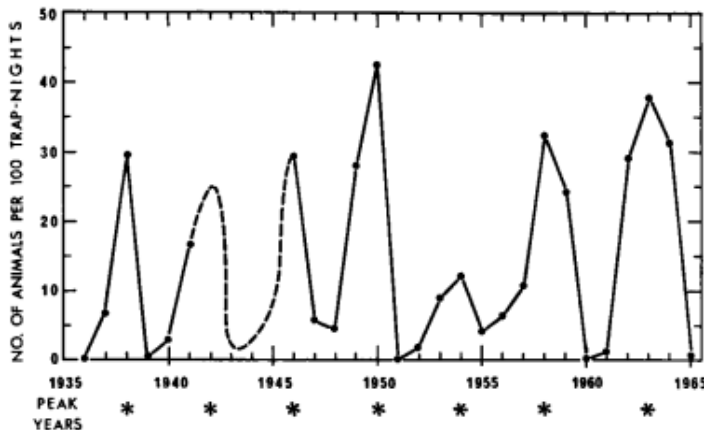


Рис. 5. Реальная 4-летняя цикличность популяции полевки (по [10])

Согласно модельным циклам периода 2^n не будет периодов депрессии и промежутков высоких уровней. Для отдельных популяций лососевых свойственны длиннопериодические циклические колебания с постепенным приближением к наибольшим значениям (рис. 6) [11]. В дискретных итерациях получить такую динамику проблемно, но нами предложен принудительный способ: вводить специальные триггерные функционалы, редуцирующие «по ходу» число стационарных точек, но тогда траектория будет резко падать в режим малочисленных колебаний.

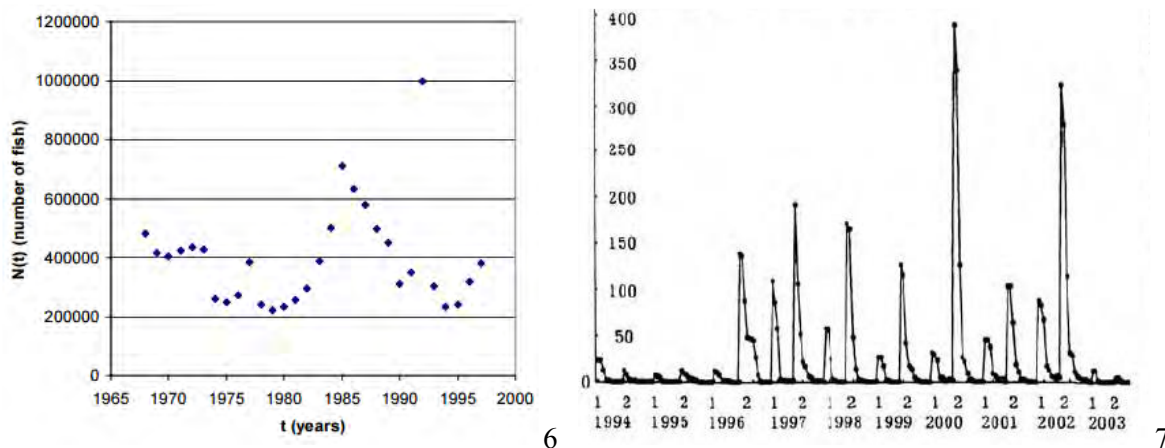


Рис. 6–7. Динамика нереста лосося (все виды) в Snake River (Канада) (по [11]) (6) и динамика плотности поколений кукурузного мотылька (по [13]) (7)

Для насекомых-фитофагов встречается усложненная динамика, когда раз за разом периоды длительной депрессии вредителя сменяются переходом к флуктуациям с большой амплитудой и высокой средней за период численностью. Так как учет у энтомологов чаще всего ведется по вредящей преимагинальной стадии, то итерационные модели поколений насекомых будем обозначать $R_{n+1} = \varphi(R_n)$. Существующие гипотезы объясняет это воздействием инфекций [12]. Как показано исследованиями группы А. Н. Фролова, для кукурузного мотылька *Ostrinia nubilalis* Hbn. в Краснодарском крае периоды малой численности второго зимующего поколения связаны с высокой зараженностью яиц паразитическим наездником *Trichogramma evanescens* [13] но ограничены по времени (рис. 7), это периоды 1994–96 и 2002–04 гг.

Для динамических систем после образования хаотического аттрактора наблюдается возникновение периодических окон, в том числе нечетных периодов. Перед тем как перейти устойчивому циклу, реализуется режим перемежаемости, когда длительное почти периодическое поведение прерывается аperiodическими интервалами. Можно было бы говорить о популяционном истолковании подобного поведения траектории, однако амплитуда непериодических флуктуаций при перемежаемости, наоборот, уменьшается по сравнению с амплитудой почти циклического движения (рис. 8), где по оси ординат условное модельное время.

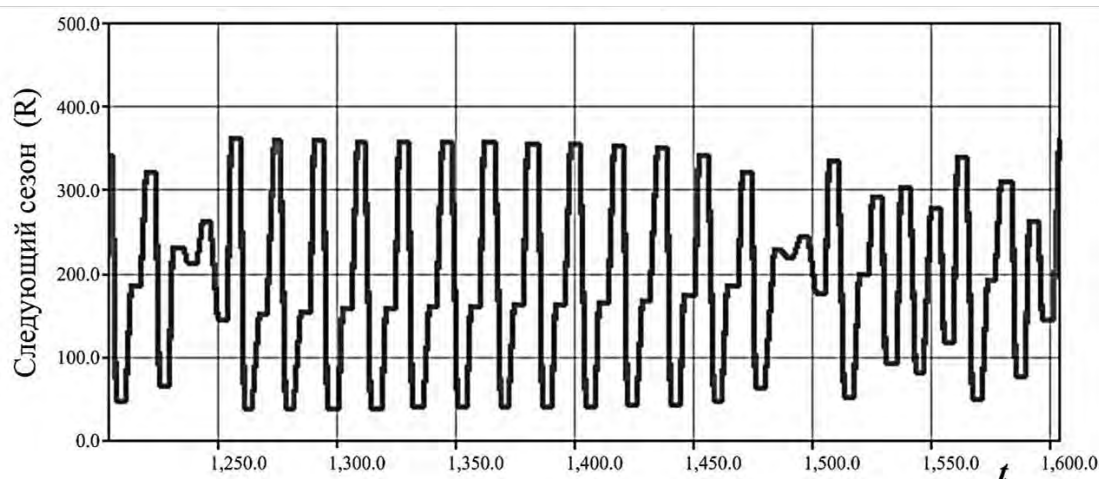


Рис. 8. Перемежаемость в модели рядом с возникающим циклом 3 (по нашим расчетам)

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Будем 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: $x^* = x^*(a, b)$, но $f'_x(x^*) = p(a)$, $f'(x) \neq 0$ 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 $f(f(\dots(x)\dots)) \equiv f^n(x)$:

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

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

$$\begin{aligned} f'(x^*) &= -1, \text{ где критерий устойчивости} \\ f'(x^*) &= \frac{a(1 - \ln a)}{e^{\ln a}} = 1 - \ln a. \end{aligned}$$

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

$$\begin{aligned} \frac{df^2(x^*)}{dx} &= 1, \\ \frac{d^2 f^2(x)}{dx^2} &= \frac{df'(f(x))f'(x)}{dx} = f''(f(x))(f'(x))^2 + f'(f(x))f''(x), \\ \frac{d^2 f^2(x^*)}{dx^2} &= f'(x^*)f''(x^*)(f'(x^*)+1) = 0. \end{aligned}$$

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

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 шварциана служит критерием для возможности реализации бесконечного каскада бифуркаций удвоения периода цикла, важность которого для моделей математической биологии отмечалась автором ранее. Более того, это является следствием фундаментальной теоремы Д. Сингера [14], доказавшего, что отображение унимодальной

функции с отрицательным дифференциальным инвариантом Шварца (критерии Сингера) S_f может иметь не более одной устойчивой траектории и эта траектория является ω -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 увеличиваться неограниченно, так как не возникнет такого явления как граничный кризис аттрактора.

Не относятся к данному классу отображений дискретно-непрерывная модель, предложенная нами в [8] для анализа порогового эффекта в воспроизводстве истощенного промыслом и малочисленного в настоящее время стада волжского осетра. Для незнакопостоянности инварианта S_f 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 зависимости обязательно будет тривиальной.

Иногда более успешно применяются виды зависимостей, казалось бы, не соответствующие наблюдаемой форме кривой, так, в [15] отмечается, что данные по уловам сибирского осетра в верховьях Оби приводят к куполообразной форме кривой с плоской вершиной, но выбрана автором и используется модель Бивертон – Холта – дуга гиперболы. В интересной работе [16] о прогнозировании достаточно парадоксального увеличения эффективности воспроизводства камчатского кижуча лучшее соответствие показала альтернативная модель (хотя, к сожалению, для нелинейщиков она уступила в рейтинге авторов [17] авторегрессионной модели) 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 [17].

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

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

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

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

Теория универсальности нелинейных систем разработана только для однопараметрического случая [18]. Экспериментально установлено, 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:

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

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. Оценка и поиск хаотических свойств в биосистемах стала отдельным направлением. В популяционной динамике весомых положительных результатов получить не удалось, но для сигналов разрабатываются методы оценки доли хаоса в организации движений и биоэлектрической активности мышц [19].

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 аperiodического 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, будет выходить за пределы применимости в популяционной динамике при непредсказуемых интервалах значений модельных параметров.

Следствие: Модель функциональной зависимости вида «запас – пополнение» не должна сохранять знакопостоянный шварциан.

Для случая с 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. 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 следующие условия, накладываемые на производную: 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) $\lim_{x \rightarrow \infty} y(x) = 0$.

Изначально эффект Олли связывали с млекопитающими и птицами с групповым оборонительным поведением, но недавние работы энтомологов группы Сэнди Либхольда показали значимость данного явления для динамики распространения непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L. в Северной Америке [20], опасного инвазивного вредителя леса. Таким образом, учет проявления на графике действия эффекта Олли, выражающегося в непропорциональном падении эффективности воспроизводства относительно сокращающегося нерестового запаса, практически расширит рамки возможности интерпретации результатов вычислительного моделирования.

Остается вопрос, если применимы модели, для которых не наблюдается каскада бифуркаций, то как модельно интерпретировать данные о популяциях, явно характеризующихся циклической и аperiodической динамикой? Ответ состоит в отказе от условия единственности экстремума функции $f(x)$. В итерациях неунимодальных функций (имеющих более одного максимума воспроизводства) возможно возникновение интервальных «подковообразных аттракторов» с аperiodической динамикой ограниченной амплитуды. Дополнительно в отображениях с несколькими экстремумами возможно явление мультистабильности и практически стохастического выбора одного из альтернативных устойчивых состояний. В ряде моделей биологических процессов рассматривался эффект запаздывания [21], но более обосновано учитывать этот эффект не всей популяции (от какого ее состояния в прошлом может зависеть развитие яиц/икринок?), но только для некоторых стадий развития.

ВЫВОДЫ

1. Наблюдения и принципы экологии часто не согласуются со свойствами математического аппарата. Известно, что чем больше видов в экосистеме, тем она стабильнее, что означает способность длительное время сохранять неизменным свое состояние. В тропическом лесу не происходит всплесков численности, не один вид не может стать доминирующим из-за плотности конкурирующих видов. В лесах Канады периодически происходят всплески численности листовертки, при которых гибнут большие лесные массивы, а севернее в тундровой зоне периодически наблюдаются нашествия леммингов. При построении модели взаимодействия видов мы получим, что от увеличения размерности фазового пространства динамических систем только усложняется вариативность качественных режимов поведения траектории.

2. Многообразие режимов поведения нелинейной модели трудно втиснуть в ограниченные рамки сущностной интерпретации, если модель – не абстрактная фантазия, а строится исходя из реального состояния промысловой популяции. На этапе разработки модели исследователь не может предполагать всех странностей ее динамики. В то же время анализ экспериментальных данных без учета основ нелинейной динамики приводит противоречивым результатам.

3. Выработка определенных критериев, накладываемых на модели конкретной предметной области, может упростить проблему объяснения полученных результатов. Интересным способом улучшения практических результатов моделирования видится сценарный подход, подразумевающий сравнительное сопоставление сразу серии управляемых вычислительных экспериментов по отношению к изменяемому внешнему параметру.

Благодарности. Работа выполнена в рамках реализации проектов РФФИ: №15-04-01226 «Периодические колебания в многолетней динамике численности насекомых-фитофагов: индукторы и механизмы», рук. – проф. Фролов А. Н., Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений; №14-07-00066 – «Разработка методов вычислительного моделирования формирования запасов водных биоресурсов при адаптации технологии искусственного воспроизводства», рук. – с.н.с. Переварюха А. Ю., СПИИРАН.

Список литературы

1. Гаузе Г. Ф. О законах накопления биомассы в смешанной культуре двух видов дрожжей / Гаузе Г. Ф. // Известия Академии наук СССР. – 1933. – № 10. – 1465–1467.
2. Utida S. Cyclic Fluctuations of Population Density Intrinsic to the Host-Parasite System / Utida S. // Ecology. – 1957. – Vol. 38. – P. 442–449.
3. Конторин В. В. Математическое моделирование популяции байкальского омуля. – М.: 1980. – 208 с.
4. Михайлов В. В., Решетников Ю. С., Щеголев А. Г. Имитационная модель рыбной части сообщества озера Севан // Проблемы автоматизации научных и производственных процессов. – Л.: Наука, 1985. – С. 56–61.
5. Бобырев А. Е. Долгопериодные эндогенные колебания численности популяций рыб. Математическое моделирование / Бобырев А. Е., Бурменский В. А., Криксунов Е. А., Медвинский А. Б., Нуриева Н. И., Русаков А. В. // Биофизика. – 2013. – Т. 58. – № 2. – С. 334–348.
6. Рикер У. Е. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. – 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 / Ricker W.E. // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. – 1973. – Vol. 30. – P. 1275–1286.
8. Переварюха А. Ю. Моделирование порогового эффекта в эффективности воспроизводства волжской популяции осетра / Переварюха А. Ю. // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2014. – Т. 16. – № 5-1. – С. 548–553.
9. May R. M. Qualitative Stability in Model Ecosystems // Ecology. – 1973. – Vol. 54. – P. 638–641.
10. Krebs C. J. Population Cycles in Small Mammals / Krebs C. J., Myers J. H. // Advances in Ecological Research. – 1974. – Vol. 8. – P. 267–399.
11. Anderson R. Infectious Diseases and Population Cycles of Forest Insects / Anderson R., May R. M. // Science. 1980. – Vol. 210. – № 4470. – P. 658–661.
12. Серапионов Д. А. Эффективность природной популяции трихограммы против кукурузного мотылька / Серапионов Д. А., Фролов А. Н. // Защита и карантин растений. – 2008. – № 2. – С. 63–64.

13. Singer D. Stable orbits and bifurcations of the maps on the interval / Singer D. // SIAM journal of applied math. – 1978. – V. 35. – P. 260–268.
14. Журавлев В. Б. К методике изучения численности популяций редких и исчезающих видов рыб / Журавлев В. Б. // Вестник Новосибирского государственного аграрного университета. – 2012. – Т. 2. – № 23–2. – 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» / Фельдман М. Г., Шевляков Е. А., Зорбиди Ж. Х. // 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 / Sheperd J. G. // J. Cons. Intern. Explor. Mer. – 1982. – V. 40. – P. 67–75.
17. Collet P. Universal properties of maps of an interval / Collet P., Eckmann J., Lansford O. E. // Gomm. Math. Phys. – 1980. – Vol. 76. – №3. – P. 211–254.
18. Бурькин Ю. Г. Новый метод оценки степени хаотичности биосистем / Бурькин Ю. Г., Горленко Н. П., Еськов В. В., Кошечев В. П., Пашнин А. С. // Сложность. Разум. Постнеклассика. – 2014. – № 3. – С. 69–77.
19. Tobin P. C. The role of Allee effects in gypsy moth (*Lymantria dispar* (L.)) invasions / Tobin P. C., Robinet C., Johnson D. M., Whitmire S. L., Liebhold A. M. // Population Ecology. – 2009. – Vol. 51. – P. 373–384.
20. Михлин Л. С. Об устойчивости одной нелинейной модели с запаздыванием / Михлин Л. С. // Процессы управления и устойчивость. – 2015. – Т. 2. – № 1. – С. 65–70.

Переварюха А. Ю. До питання сприйняття форм нелінійності за даними спостереження в побудові популяційних моделей // Екосистеми. Сімферополь: КФУ, 2015. Вип. 1 (31). С. 3–13.

Розглядаються варіанти пошуку відповідності змінам популяційної динаміки, відзначеним різними авторами за неповними даними спостережень і різних режимів поведінки траєкторій ітераційних динамічних систем. Показується суперечливість реалізації бифуркаційного каскаду подвоєнь циклів і наявних відомостей про популяційних процесах на прикладі моделей відтворення анадромних риб. Аналогічно аперіодический режим переважає мало відповідає появою осцилюючих фаз в динаміці комах шкідників. Пропонуються критерії для побудови альтернативних нелінійних моделей враховують наявність мінімально допустимої чисельності для промислових популяцій і можливість декількох асимптотично стійких стаціонарних станів. Одним і простих критеріїв служить наявність двох точок перегибу для кривої залежності нерестового запасу і поповнення.

Ключові слова: інтерпретація даних спостережень, нелінійні режими, адекватність результатів моделей.

Perevaryukha A.Yu. On the problem of perception forms of nonlinear according to observations in the construction of population models // Ekosystemy. Simferopol: CFU, 2015. Iss. 1(31). P. 3–13.

In this article, we are considering embodiments to match the changes in population dynamics identified by different authors from incomplete observations, and various modes of behavior of the trajectories of iterative dynamical systems. Inconsistency of implementation of doubling bifurcation cascade cycles and available information on population processes is shown on the example of anadromous fish reproduction models. Likewise, an aperiodic mode of intermittency slightly corresponds to the appearance of oscillating phases in the dynamics of insect pests. The criteria for the construction of alternative nonlinear models that take into account the presence of the minimum allowable number of commercial fish populations and possibility of multiple asymptotically stable steady states are proposed. One of the simple criterions is the presence of two points of inflection for the influence curve of the spawning stock and recruitment.

Key words: interpretation of the observational data, nonlinear regimes, adequacy of model results.

Поступила в редакцію 10.12.2015 г.