

УДК 519.6, 573.7

В. А. ДУБРОВСКАЯ, Т. Н. СОЛОВЬЕВА, А. Ю. ПЕРЕВАРЮХА

## НЕУСТОЙЧИВОЕ КРИТИЧЕСКОЕ РАВНОВЕСИЕ В ДИНАМИКЕ СЛОЖНО-СТРУКТУРИРОВАННОЙ ПОПУЛЯЦИИ ОСЕТРОВЫХ РЫБ

*Санкт-Петербургский институт информатики и автоматизации РАН (СПИИРАН)*

*В статье рассматриваются последствия существования особых состояний, определяющих стремительный характер дальнейшего развития популяционных процессов. Вероятна связь подобных критических состояний с оптимальной численностью субпопуляционных объединений, образующихся при эволюционной адаптации вида с ограниченным доступом к ресурсам для размножения. Предложена модель популяционного процесса, формализующая влияние неравномерной скорости роста у двух различных репродуктивных групп на смертность мигрирующих рыб в ювенальный период развития. В вычислительной среде исследована гибридная система, описывающая последствия существования для популяции ситуации непропорционального снижения мигрирующей молодежи в реке, установленной нами по данным стремительного сокращения нереста волжского осетра. Для эксплуатируемой популяции пороговый эффект после неустойчивого равновесия с минимально необходимой для благополучного размножения вида численностью служит отсчетом реализации «коллапса». Известен ряд примеров подобного особого сценария длительной деградации наиболее ценной для промысла репродуктивной группы. Помимо явного резкого сокращения эффективности воспроизводства, пороговый эффект при коллапсе отражается в неблагоприятном проявлении доминировавшего ранее эволюционного тренда для выживаемости отдельных форм жизненного цикла рыб в условиях реорганизации промысла. Интересно, что для волжской севрюги наблюдается иная форма нелинейности по сведениям об эффективности нереста.*

**Ключевые слова:** модели популяций, репродуктивный цикл, критические состояния, сценарий коллапса промысловых запасов

### Введение

На импровизированном филогенетическом древе методик построения динамических моделей выделяются три крупные ветви. Исторически первое направление формализует взаимодействие конкурирующих популяций на основе систем обыкновенных дифференциальных уравнений первого порядка. Их расширением являются системы с введением отклоняющегося по времени аргумента  $N(t - \tau)$ . Биосистема в подобных моделях помимо экологических характеристик обладает приписанными ей математическими свойствами: эквивалентности и подобия, т. е. любая малая часть популяции или биомассы сохраняет целиком все присущие свойства.

Третью ветвь дискретных моделей, ориентированную на определение механизмов внутренней регуляции численности при ограничивающем влиянии выделенных внешних фак-

торов, обозначим как моделирование жизненного цикла. Детализированные модели развития будут интересны, если возникает проблема разделения популяции в ареале по размерно-возрастным, гендерным, иммунологическим, расовым и прочим существенным признакам. Некоторые признаки служат значимой эволюционной адаптацией субпопуляций на этапе видообразования, но не всегда могут гарантировать успешность группы по отношению к антропогенному вмешательству. Вмешательство не всегда носит априори пагубный для вида характер, как например организация искусственного воспроизводства, но нарушает естественную частоту встречаемости аллельных генов.

Регулярно возникают важные непредвиденные специалистами явления. Практическая организация рационального использования биоресурсов на основе математического аппарата

регрессионных моделей при рассмотрении хода развития ситуаций классифицируемых как «коллапсы запасов» оценивается как труднореализуемая. Восстановление рыбных запасов после их истощения происходит не так быстро, как ожидалось. Темпы не согласуются с рассчитанными ранее популяционным характеристикам, будь то осетровые Волги, нильский окунь оз. Виктория, североатлантическая треска Канады [1] или анчоус в зоне перуанского апвеллинга.

Падение вылова констатировалось совершенно неожиданно для экспертов. В современной англоязычной литературе утвердился астрономический термин «collapse» изначально означавший гравитационное схлопывание объекта и отличный по смыслу от употреблявшегося ранее «overfishing» – перелов. Подобные специфические варианты развития процессов отличаются резкой сменой нестационарных режимов и требуют для прогностического описания совершенствования математического аппарата. Среди обсуждавшихся вариантов мы могли бы выделить непрерывно-событийное (гибридное) расширение вычислительного базиса как наиболее биологически обоснованное.

Вычерпывание истощенных официальным ловом остатков осетровых Каспийского моря и продолжение нелегального их истребления сегодня можно объяснить социальным неблагополучием региона. Однако, коллапсы рыбных запасов отмечались не раз в странах со стабильной экономической ситуацией, развитым экологическим сознанием общества, действующей научно-обоснованной системой учета и регулирования допустимого вылова. В статье нами предлагается модель для объяснения порогового эффекта в скорости восполнения запасов, установленного по анализу данных наблюдений о воспроизводстве волжского осетра, имеющего две не полностью изолированные репродуктивные группы.

### 1. Нелинейная реализация репродуктивной активности

Один из факторов развития коллапса – завышение промразведкой реальной величины запасов. В случае с запоздало остановленным в 2010 г. промыслом осетровых рыб Каспия важный нюанс в том, что не были оправданы ожидания от рыбоводных мероприятий. Спе-

циалисты ориентировались на существенно завышенные показатели эффективности искусственного выпуска заводской молоди трех видов. Вероятно, скрытые негативные факторы кроются в эволюционно сложившемся жизненном цикле анадромных рыб.

Получить описание пороговых состояний реалистично в рамках развитой в промысловой ихтиологии системной концепции факторов зависимой от плотности выживаемости [2]. Анализ интерпретации выводов из полученных ранее моделей показывает, что теория формирования запасов рыб уже при первоначальном своём обосновании предполагала неочевидную специалистам экологам нелинейную динамику. Проблема казалась только в правильном определении ее формы по известным данным наблюдений. Для получения кривых воспроизводства ожидаемой куполообразной формы предлагались довольно сложные преобразования исходных данных наблюдений с использованием логарифмических регрессий по специально вводимым индексам родительского запаса и другие замысловатые построения.

Пример попытки построения кривой воспроизводства Рикером по детерминированным данным (рис. 1) интересен с точки зрения хаотической динамики [3]. По оси абсцисс – запас, по ординат – пополнение, оставлены даты, соответствующие значениям на графике. Точки в плоскости запас×пополнение лежат точно по стрелкам траектории, проведенным нами от биссектрисы координатного угла геометрического места стационарных точек (диаграмма «лестница Ламерея»), так как тут анализировались данные о численности тихоокеанской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* с двухлетним жизненным циклом.

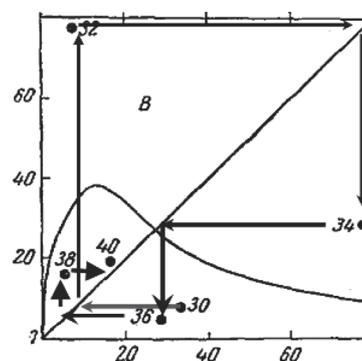


Рис. 1. Аппроксимация аperiодических данных в [3] кривой воспроизводства

Колебания численности горбуши по имеющимся данным, начиная с точки 1930 г. в строгом смысле апериодические. Однако нарисованная им аппроксимационная кривая обладает единственной стационарной точкой пересечения с биссектрисой. Точка по приведенному графику должна быть устойчивой для системы под действием итераций, так как наклон касательной к кривой в точке пересечения явно меньше  $\pi/4$ . Колебаний с большой амплитудой проведенная кривая предсказывать не может, так как точки должны были бы группироваться в некотором ограниченном радиусе от биссектрисы координатного угла или демонстрировать по крайней мере направление стягивания. Можно предположить, что для горбуши характерно семейство параметрически зависимых кривых с одним максимумом и точкой перегиба, но точка 34 отображается прямо на пересечении с проведенной Рикером биссектрисой (местом стационарных точек). Далее траектория резко отклоняется. Наиболее вероятно, что для данной системы не существует устойчивых стационарных точек, и в том числе принадлежащих циклам конечного периода.

Возникла теория о различных факторах регуляции смертности и оптимальном соотношении плотности производителей на нерестилищах. Теория помогала объяснить нестабильный характер воспроизводства облавливаемых популяций рыб, прежде всего мигрирующих для размножения в реки. Отсутствие строгой пропорциональной зависимости между нерестовым запасом и сезонным пополнением часто ставила в тупик экономику рыбного промысла. Канадский ихтиолог У. Е. Рикер, рассматривая причины уменьшения пополнения при возрастании нерестового стада, предложил теоретическую концепцию о существовании зависимости запаса и пополнения. Тогда в ихтиологии доминировали представления о том, что в разреженной популяции резко улучшаются индивидуальные показатели роста. Как следует из гипотетической кривой на рис. 1. считалось, что воспроизводство способно стремительно возрастать по дуге гиперболы выходя на пологое плато. Потому Рикер в [3] предложил простую, как казалось, формулу для вычисления численности пополнения  $R = f(S)$  от исходного запаса:

$$f(S) = aS \exp(-bS), \quad (1)$$

где  $S$  – от «stock» величина нерестового запаса,  $b$  – коэффициент, отражающий величину, обратную количеству выметанной икры при котором число выжившей молоди максимально, соответственно  $b \ll 1$ ;  $a$  – репродуктивная характеристика. Для (1) имеем куполообразную кривую воспроизводства с единственным нетривиальным пересечением с биссектрисой координатного угла  $R = S$  и единственной точкой перегиба.

Позднее Рикер несколько пересмотрел исходные базовые гипотезы о роли каннибализма в гибели икры лососевых и предположил, что кривая воспроизводства способна иметь более одного максимума. В частности он сделал вывод о невозможности поддерживать максимально допустимые уловы несколько лет подряд и о важных для долговременной эксплуатации популяции следствиях ступенчатой зависимости [4]. В работе [5] описан эффект, названный им «лезвие ножа» для очень резкого перепада в эффективности восполнения, но многочисленные работы по оптимизации промысла продолжали брать (1) как основополагающую форму при расчете промыслового возврата.

Помимо удобства расчета оптимального вылова, в виде отсечения заходящего на нерест излишка, при применении модели (1) возникает ряд сложностей. При увеличении количества отложенной икры выживаемость молоди будет стремиться к нулю. Свойство противоречит наблюдениям над аквариумными популяциями, где пополнение уменьшается до  $Q > 0 = \text{const}$ . Для компьютерного моделирования сообществ гидробионтов (1) часто использовалась как кусочно-гладкая. При превышении заданного критического количества  $S > S_c$  количество выжившей молоди директивно устанавливали константой  $Q$ .

При низких численностях производителей (1) предсказывает увеличение эффективности воспроизводства. При стремящемся к нулю количестве отложенной икры, выживаемость пополнения стремится к предельному значению выживаемости:

$$\frac{dR}{dS} = a \exp(-bS)(1 - bS),$$

$$\lim_{S \rightarrow 0} a \exp(-bS)(1 - bS) = a.$$

Подобное свойство не соответствует фундаментальным представлениям экологии о су-

существовании нижней критической численности у популяций позвоночных животных. Неоднократно подтверждалось для не заботящихся о потомстве видов, что существует оптимальный для воспроизводства диапазон численности репродуктивной части популяции. При уменьшении численности эффективность воспроизводства многих видов мигрирующих рыб с не стайным поведением должна снижаться, так как уменьшается вероятность встречи особей разного пола в пригодных для размножения участках рек.

## 2. Итерационные структуры хаотической динамики

В развиваемом подходе «кривая воспроизводства» это базовый (в том смысле, что должен предполагать расширение модели для учета искусственного воспроизводства запасов рыб) оператор эволюции итерационной динамической системы. Модель (1) обладает интересными свойствами, о которых не знал ее разработчик и потому не предложил для них адекватной биологической интерпретации. Аналогичными свойствами динамики обладают кривые воспроизводства Шепарда и Кушинга. Иначе двигается траектория модели пополнения Бивертон-Холта. Исследование возникновения бифуркаций приводит к мысли, что математические свойства дискретных вычислительных структур лишь в незначительной части диктуются заложенными в основе моделей экологическими гипотезами. Различие гипотез не гарантирует отличий в качественном поведении траектории модели. Ведь существует всего три типа бифуркаций (прямых и обратных) и три топологических типа аттракторов для таких моделей.

Представим процесс изменения состояния популяции, определяемый зависимостью запаса и получаемого в сезоне пополнение в виде динамической системы, математического объекта, для которого можно указать набор величин: динамических переменных, характеризующих состояние системы. Значения переменных в последующий момент времени рассчитываются из текущих значений по определенному правилу (называемому оператором эволюции). Динамическая система представляется тройкой  $\langle M, T, \psi \rangle$ , состоящей из фазового пространства  $M$ , времени  $T$ , оператора эволюции  $\psi$ . В случае непрерывного времени

для  $\forall x \in M; \forall t, s \in T$  выполняется условие:  $\psi(\psi(x, t), s) = \psi(x, s + t)$ . В дискретном представлении оператор эволюции задает отображение фазового пространства в себя:  $\psi: M \rightarrow M$ . В гибридном случае нам будут нужны две иерархии представления модельного времени: непрерывные кадры и события.

Множество  $\{\psi^{(t)}(x)\}_{t \in T}$  представляется фазовой траекторией точки  $x$ . Графически эволюция диссипативной динамической системы во времени представляется движением точек в фазовом пространстве к аттрактору, подмножеству фазового пространства  $A \subseteq M$  инвариантное относительно эволюции:  $\psi^{(t)}(A) = A$  для всех  $t \in T$  и такое, что существует окрестность  $U$  множества  $A$ , в которой для всех  $y \in U$  выполняется:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \psi^{(t)}(y) = A.$$

Регулярные аттракторы устойчивое состояние равновесия с неподвижной точкой  $x^*$  для которой выполняется  $\lim_{t \rightarrow \infty} \psi^{(t)}(y) = x^*$ , и устойчивый цикл, отвечающий  $t \rightarrow \infty$  режиму периодических автоколебаний:  $\psi^t(x^*) = \psi^{t+s}(x^*)$ . Множество точек, приводящих за конечное время к некоторому замкнутому множеству  $A$ , есть его область притяжения  $\Omega_A$ .

Рассмотрим дискретную систему заданную функциональными итерациями  $\{\psi^{(j)}\}_{j \geq 0}$ . В вычислительной среде наблюдаем  $R_0, R_1, R_2, \dots$  последовательность точек определенных условием  $R_{j+1} = \psi(R_j), \forall j \geq 0$  описывающими перестроения системы. Фазовым пространством исследования динамики (1) примем интервал  $M = \left[0, a(b \exp(a/e) + 1)^{-1}\right]$ .

Качественное поведение зависит от параметра  $a$ , он является управляющим. До определенного значения  $a$ , не превышающего бифуркационное, траектория стремится к точечному аттрактору  $A \equiv R^* = \ln a / b$ . Первый метаморфоз поведения происходит, когда производная, вычисленная в неподвижной точке, перестает удовлетворять критерию устойчивости. Для (1) это происходит при выполнении условия  $a > e^2$ :

$$\begin{aligned} \psi'(R) &= ae^{-bR} - bRae^{-bR}, \\ \psi'(R^*) &= ae^{-b \frac{\ln a}{b}} - b \frac{\ln a}{b} ae^{-b \frac{\ln a}{b}} = \frac{a(1 - \ln a)}{e^{\ln a}} = \\ &= 1 - \ln a. \\ 1 - \ln a &= -1, \quad a = e^2. \end{aligned}$$

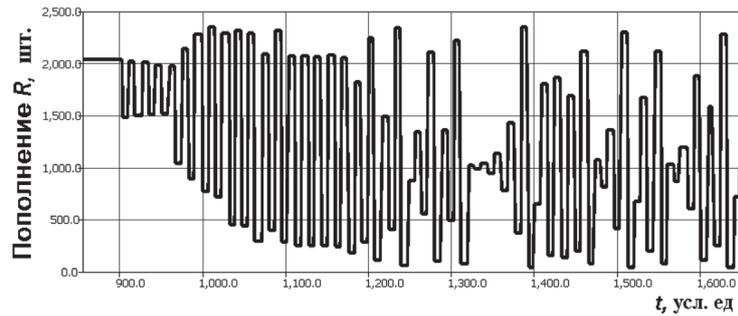


Рис. 2. Динамика (1) при увеличении репродуктивной характеристики

Параметр  $b$  не влияет на топологические характеристики фазового портрета. Динамическая система стремится в устойчивое циклическое состояние с периодом 2: глобальный аттрактор, состоящий из двух периодических точек. Факт, что  $x_{n+1} = ax_n e^{-bx_n}$  имеет в большом диапазоне параметра цикл, говорит о том, что не стоит от построенного по эмпирическим данным графика ожидать характерной куполообразной кривой.

Если далее увеличивать параметр  $a$ , будет происходить увеличение амплитуды колебаний, и по достижению порогового значения  $a > 12,51$ , произойдет бифуркация удвоения периода и установится цикл  $p = 4$ . При дальнейшем увеличении  $a$  будет происходить каскад бифуркаций удвоения периода. При значении  $a > 14,8$  невозможно выделить устойчивых точек или замкнутого цикла. Происходит детерминированный хаос, напоминающий стохастический процесс очень чувствительный к начальным условиям. Траектория притягивается к подмножеству фазового пространства, получившему из-за своих геометрических свойств название «странный аттрактор». Универсальным сценарием перехода к хаосу через бесконечный каскад удвоений, описанным на примере квадратичной итерации  $x_{n+1} = \lambda x_n(1 - x_n)$  Фейгенбаумом [6], спектр нелинейных эффектов не ограничивается. В ограниченных диапазонах при  $a > 14,8$  возникают окна периодичности.

В  $x_{n+1} = ax_n e^{-bx_n}$  наблюдаем последовательность касательных бифуркаций с появлением устойчивых циклов периодов  $p \neq 2^i$ . Ли и Йорк в 1975 г. в статье «Period three implies chaos» доказали, что если итерация функции  $R_{j+1} = \psi(R_j)$  при некотором значении одного из параметров имеет цикл периода  $p = 3$ , то отображение имеет и бесконечное множество циклов других периодов, и континуум непериодиче-

ских траекторий. Если для некоторой рикеровской популяции удалось бы реализовать последовательное увеличение репродуктивной характеристики ( $a$  – это опосредованный параметр) то ее временная динамика походила бы на рис. 2. На примерах искусственного выпуска молоди подобных изменений не отмечалось. Подобный метод дискретных параметрических итераций одной функции принципиально не подходит для описания искусственного воспроизводства.

Появлению  $p = n$  предшествует явление «перемежаемости» как подвид хаотического движения. Перемежаемостью называют режим чередования во времени почти регулярных колебаний (ламинарная фаза) с интервалами хаотического поведения (турбулентная фаза). Перед появлением циклических точек три области близкие к экстремумам графика третьей итерации функции  $f^3(S)$  образуют так называемые каналы близкие к биссектрисе (на рис. 3 указаны стрелками), по которым из одного другой в строгой последовательности долго движется траектория, что соответствует ламинарной фазе. Выходы траектории из канала знаменуют короткие турбулентные фазы. Ситуации, когда регулярная динамика прерывается резкими интервалами нестабильности, появляются в реальной популяционной динамике, в частности это характерно для насекомых. Подобные турбулентные вспышки вредителей по размаху флуктуаций превосходят стационарные режимы. В динамике унимодальных итераций фаза перемежающейся турбулентности ограничена диапазоном между началами узких каналов движения траектории всегда ниже.

Перемежаемость и окна периодичности не исчерпывают все возможности поведения траектории, и метаморфозы единственного гло-

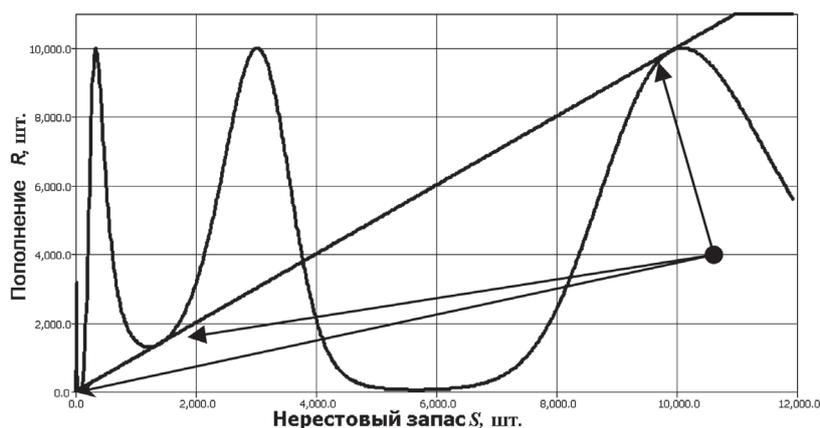


Рис. 3. Третья итерация  $f(f(f(S)))$  функции (1) перед появлением цикла 3

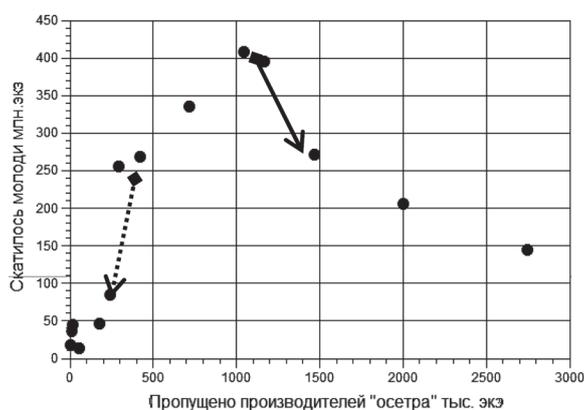


Рис. 4. Обработка данных о воспроизводстве осетра

бального аттрактора у итераций простой функции (1). Анализ других эффектов уже не укладывается в рамки краткого обзора.

### 3. Проблема порога в эффективности воспроизводства

Общей задачей наших исследований является анализ на основе вычислительных модельных сценариев антропогенно-обусловленных процессов деградации биоресурсов водных экосистем. Не для всех рыб актуальна теория пополнения, в гораздо большей степени ее методы обоснованы для анадромных видов, заходящих из морей для нереста на речном грунте. Для каспийских осетровых имеются интересные данные о многолетнем пропуске на нерест производителей волжского осетра и севрюги после зарегулирования стока Волги в [7]. Основным фактором эффективности нереста считался гидрологический режим реки [8], нарушенный с 1960 г. при гидростроительстве каскада ГЭС. Изучение ретроспективных описательных источников о рыбном промысле Нижней Волги и режиме судоходства предсказывают существование и других

механизмов регуляции. Частая повторяемость маловодных лет, нарушавшая речное судоходство и красочно описанная в заметках Адамом Олеарием в середине XVII века не подрывала обилие промысла.

Выявить нелинейные критические особенности в формировании пополнения позволили обработанные нами методом скользящей средней (рис. 4) сведения о количестве скатывающейся в реку молоди осетра. Количество пропущенных на нерест в Волгу производителей за период наблюдений изменялась существенно: от 2500 тыс. экз. в 1979–81 гг. до 25 тыс. в 2000-х гг. [9]. В настоящее время мы не имеем достоверной информации о нынешнем состоянии популяции *Acipenser gueldenstaedtii* и численности нерестовой ее части. С 2010 г. все каспийские популяции осетровых внесены в «Красную книгу» и промысел запрещен. Существует проблема выявления возможного образования локальных стад осетровых, которые можно идентифицировать по используемым рыбами для размножения нерестовым рекам. В отличие от лососевых рыб у севрюги

у осетра наблюдается заход в реку, как весной, так и осенью, что определяет выделение озимой репродуктивной расы, созревание которой происходит по ходу миграции в пресной воде. Опубликованные в различных источниках сведения с 1968 г. об общей численности осетровых Каспия по данным тралового учета многими специалистами оцениваются как сомнительные и менее достоверные, чем информация о проходе производителей на нерестилища в створе реки. Оценки общей численности получались путем экстраполяции уловов с отдельных квадратов на всю акваторию при траловых обловах, пересчитанные с использованием достаточно интервально варьируемого показателя – коэффициента уловистости трала.

Выявлен статистически достоверный пороговый эффект скачкообразного перехода эффективности воспроизводства на некий отличный от нуля минимальный уровень. Кривая воспроизводства осетра (на рис. 4 среднее по трем ближайшим) характеризуется как изломанная куполообразная. Мы можем восстановить отчетливо кусочно-гладкую кривую, а не сгущение точек, так как популяционная динамика определялась в большей степени промысловой смертностью, чем искомой зависимостью  $R = f(S)$  запас-восполнение. Пунктирной стрелкой указан сдвиг, когда при пропуске менее  $350 \cdot 10^3$  шт. непропорционально резко уменьшается количество скатывающейся в море молоди. От  $500$  до  $1500 \cdot 10^3$  мы будем считать диапазоном оптимально-равновесного состояния запаса  $\bar{R}$ . Сплошной стрелкой отмечен эффект падения воспроизводства вероятно связанный с переполнением нерестилищ после перекрытия створа Волгоградской ГЭС. Количество молоди от озимых и яровых производителей в имеющихся данных не разделялось. Исторически озимая репродуктивная раса доминировала по биопродуктивности. Скопление на нерестилищах привело на рубеже 1980 гг. при определении объема общих допустимых уловов к представлениям «о недоиспользованности» промыслом запасов озимой репродуктивной группы. В итоге при попытке сохранить яровых рыб для воспроизводства реализовался длительный перелов. Резкое снижение вылова произошло в 1989–90 гг, так как второго порога кривой никто из специалистов не мог ожидать.

#### 4. Разработка модели воспроизводства с ростовыми характеристиками

Задачей разработки новой модели запас-восполнение определено создание гибкого математического аппарата для согласования характера поведения имитационной модели динамики популяции со статистическими данными о численности молоди волжских осетровых в различные годы. В рамках проекта интересны новые гипотезы о причинах резких изменений вне диапазона оптимальной численности нерестового стада.

В современных условиях на примере осетровых Каспия очевидно, что сокращение запаса не сильно повышает индивидуальную упитанность мигрирующих производителей. Кормовая база осетровых в Северном Каспии после столь резкого сокращения их запаса не продемонстрировала стремительного увеличения [10]. В очередной раз не подтвердись на практике идеи моделей формы «хищник-жертва». Объяснение заключается в том, что регуляция жизненного цикла вида-ресурса адаптивна к его потребителю. М. Г. Карпинский дал очень интересное эволюционное объяснение тому, что сокращение потребителей не привело к развитию донной кормовой фауны. Видообразование в изолированном водоеме шло по пути адаптации стратегии размножения к прессу выедания рыбами.

Конкурентные факторы смертности у таких крупных рыб, не имеющих естественных врагов, действуют на самых ранних стадиях развития. Они выражаются в гибели от асфиксии личинок и замедлении развития молоди, прохождения стадий жизненного цикла. Потому нет особого смысла в новом математическом описании распространять на весь неполовозрелый этап жизненного цикла негативные факторы, агрегировано выраженные отрицательным показателем степени  $b$  в модели Рикера. Поведение модели зависит от математических особенностей выбранной функции воспроизводства. Может показаться неожиданным, но на реализацию бифуркаций влияет количество точек перегиба кривой.

Наличие ограниченных пищевых ресурсов в неявном виде учитывалось известными моделями. Все известные дискретные модели воспроизводства имели дело с неявными, обобщенными, абстрагированными по смыслу

параметрами. Мы поставили задачу использовать непосредственные популяционные характеристики в дифференциальных уравнениях выживаемости.

Общим недостатком существующих дискретных моделей является игнорирование декомпенсационного фактора смертности. Декомпенсационные факторы – увеличивающие смертность при уменьшении плотности особей обычно отмечаются для животных с коллективным поведением. У мигрирующих анадромных видов снижается эффективность нереста из-за уменьшения доли реально использованной в репродуктивном цикле отложенной икры при  $S \ll \bar{S}$  от предполагаемого ее количества. Гибкий способ учета влияния таких явлений это очевидная необходимость при моделировании воспроизводства подвергающихся длительному перелову запасов рыб.

Возможный дополнительный контур опосредованного влияния на выживаемость состоит в изменении пищевых потребностей по мере развития на ранних стадиях развития. Несогласованность эволюционно сложившегося жизненного цикла и современной гидрологической ситуации может привести к тому, что пик начала миграции молоди осетровых может быть сдвинут к началу сезонного уменьшения ее кормовой базы.

На важный вопрос о включении непосредственно исходной численности икры  $N(0)$  в правую часть уравнения выживаемости молоди мы ответим отрицательно.

Формализуем увеличение пищевых потребностей молоди. До зарегулирования русла молодь озимой группы скатывалась к морю более крупной, значит долгий затратный маршрут миграций был оправдан лучшей жизнестойкостью потомства. Уменьшение веса молоди может сказать отрицательным фактором для дальнейшей выживаемости. Потому логично ввести в уравнение некоторое оптимальное значение размерного развития  $\bar{w}$ , текущее квадратичное отклонение ввести в уравнение убыли численности. Будем исходить из того факта, что скорость роста находится в обратной зависимости от численности поколения, но не в обратно пропорциональной. Это согласуется с данными наблюдений ихтиологов за многими рыбами, но не всегда выполняется в выростных прудах при искусственном выра-

щивании молоди осетровых [11], где при увеличении плотности может возникать два отчетливых максимума распределения. Описывать убыль численности поколения  $N(t)$  на интервале модельного времени  $[0, T]$  будут следующие объединённые в систему дифференциальные уравнения ( $\alpha, \beta, c$  – константы):

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = - \left( \alpha \sqrt{(w(t) - \bar{w})^2} N(t) + \theta(S)\beta \right) N(t) \\ \frac{dw}{dt} = \frac{g}{\sqrt[3]{N^k(t) + \zeta}}, \quad \theta(S) = \frac{1}{1 - \exp(-cS)} \end{cases} \quad (2)$$

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. Убывающая функция  $\Theta(S) \rightarrow 1$  отражает действие эффекта Олли. Как мы отмечали выше, при существенном снижении величины запаса  $S$  резко сокращается эффективность воспроизводства, что было установлено для популяций волжской севрюги и русского осетра.  $\zeta$  – параметр, учитывающий ограничение темпов развития не зависящее от численности; коэффициент давления скученности варьируется в пределах  $2 < k < 3$ ;  $\lambda$  – средняя плодовитость особей;  $\alpha$  – коэффициент декомпенсационной смертности;  $\beta$  – коэффициент декомпенсационной смертности;  $t \in [0, T]$  интервал уязвимости;  $c$  – параметр, характеризующий степень действия эффекта Олли, не проявляется если численность взрослой популяции соответствует  $\bar{S}$ , однако существенный для осетровых. Начальные условия (2)  $w(0) = w_0$ ,  $N(0) = \lambda S$ , где запас выражается вычислением  $S = N(T)$ .

Модель (2) исследовалась с применением разработанной в Санкт-Петербурге инструментальной среды моделирования *AnyLogic-5*, предоставляющей выбор численных методов с изменяющимся шагом интегрирования для работы с системами ОДУ первого порядка записанными в форме Коши. График получен в инструментальной среде из последовательности численного решений задачи Коши (2) для вычисления численности выживших особей поколения к моменту времени  $T$ . Зависимостью новой модели является кривая со сглаженным кусочно-гладким куполом и уменьшающимся наклоном ниспадающей правой ветви.

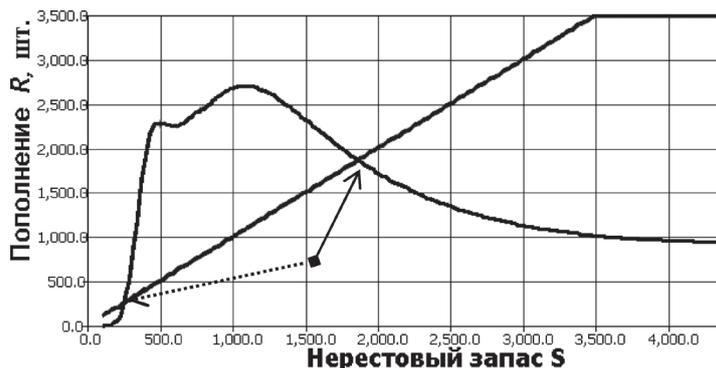


Рис. 5. Модельная кривая воспроизводства

Кривая имеет ненулевую горизонтальную асимптоту (рис. 5), две нетривиальные точки пересечения с биссектрисой координатного угла  $R = S$  (на рис. 5 указаны стрелками). Точка первого пересечения находится значительно дальше от главного максимума, чем вторая стационарная точка и наклон касательной в обеих точках больше чем  $\pi/4$ .

### Заключение

Фазовое пространство в случае гибридной динамической системы на основе системы (2) разделяется на две области притяжения:  $\Omega_1$  и  $\Omega_2$ . Границей между ними является неустойчивая особая точка первого пересечения кривой с биссектрисой координатного угла. Анализ устойчивости неподвижных точек динамической системы, реализованной в инструментальной среде моделирования, можно проводить с использованием свойства второй итерации  $\psi^2(S)$ . Необходимым и достаточным условием устойчивости неподвижной точки  $x^*$  одномерного отображения является неравенство второй итерации  $\psi^2(x) > x$  при  $x < x^*$  и  $\psi^2(x) < x$  при  $x > x^*$ . Аттрактором области притяжения  $\Omega_2$  у итераций полученной модельной зависимости является цикл из двух циклических точек. Казалось бы повторяется сценарий бифуркационных изменений модели Рикера. Однако, полученная зависимость характеризуется непостоянством знака у дифференциального инварианта Шварца. Для сохранения всюду отрицательного знака шварциана необходимо не более одной точки перегиба. Согласно критериям Сингера отрицательный знак величины шварциана служит критерием реализации бесконечного удвоения циклов [12].

Поведение траектории динамической системы, с использованием в качестве оператора

эволюции (2), качественно отличается от системы на основе (1) возможностью притяжения к двум аттракторам и, соответственно, наличием двух областей притяжения, границей между которыми служит репеллер – неустойчивая особая точка первого пересечения кривой с биссектрисой координатного угла. Траектории с начальными условиями, разделенными репеллером, покидают его окрестность и приближаются к разным аттракторам. Один из аттракторов точка  $(0,0)$  на плоскости  $R_n \times R_{n+1}$ . Если численность популяции соответствует области притяжения этого аттрактора, произойдет вымирание популяции. Данное свойство отражает наличие минимально допустимой для продолжительного существования биологического вида численности.

Подобная рис. 5 кривая на самом деле очень благоприятна для промысла при рациональном отношении к запасам. При организации интенсивного промысла популяция с кривой воспроизводства предложенной нами модели может значительно время поддерживать устойчивые высокие уловы. Первый перелов каспийских осетровых произошел к началу XX века, что отражено не сухой статистикой, а красочными описаниями рыбного изобилия на Нижней Волге 1860 г. в записках Александра Дюма.

Если уровень изъятия закритический, то после максимального вылова уловы начинают медленно и неуклонно сокращаться, что не внушает опасений экспертам за судьбу промысла. Как показывает практика, специалисты ихтиологи могут обосновать временное ухудшение воспроизводства ухудшением благоприятности общей гидрологической обстановки, загрязнением и иными не связанными с чрезмерным промыслом причинами. После кажущегося уравнивания произойдет резкое

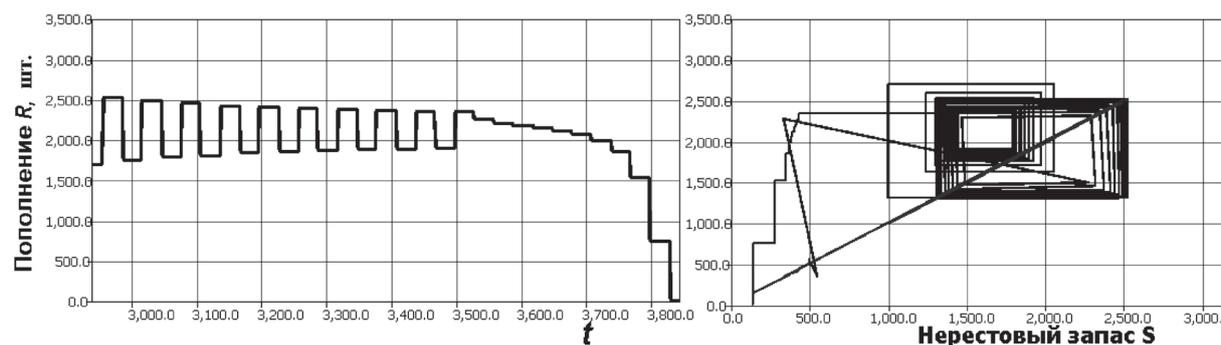


Рис. 6. Сценарий стремительной деградации при незначительном перелове

и неожиданное для специалистов сокращение уловов. Темпы восполнения запаса потеряют эффективность, и популяция резко потеряет промысловое значение. В вычислительном эксперименте рис. 6 (временная диаграмма и Ламерея) доля изъятия всего на сотую превысила критическое значение.

По такому сценарию огромный многолетний Каспийский промысел рухнул в конце 1980-х, когда рекордные уловы были в 1977–78 гг. Популяции реки Кура деградировали еще раньше. Модель показывает, что даже 0,8 промыслового изъятия популяция способна выдерживать, но при изъятии 0,81 произойдет стремительная и необратимая деградация.

Разработанная модель формирования поколения видоспецифична для волжского осетра с двумя репродуктивными расами. В настоящее время только разрабатываются иммунохимические методы идентификации субпопуляционных группировок осетровых [13]. Система уравнений (2) не предлагается на роль обобщающей модели в теории формирования пополнения промысловых рыб. Динамику нереста горбуши на рис. 1 невозможно описать использовавшимися ранее двумя топологическими типами аттракторов итерационных систем [14]. Третий топологический тип помимо кан-

торовского множества и предельного цикла не применялся в популяционных моделях.

Данные о воспроизводстве волжской севрюги показывают иной вид зависимости. Присутствуют две разделенные экстремумом резко восходящие ветви без ниспадающей левой. Подобный характер может быть результатом объединения данных по двум репродуктивно изолированным группам со сравнимой численностью. Проводимые нашими коллегами иммунохимические сравнения позволяют предполагать накопление существенных физиологических отличий у севрюги Южного Каспия [15].

Для описания зависимости  $f(S)$  каждого вида осетровых рыб в одном ареале обитания требуется собственная видоспецифичная модель. Наша практика показывает, что развитие инвазионного процесса одного вида в разном биотическом окружении протекает различными путями. При всем разнообразии вариантов особенностей репродуктивного цикла формализацию различных регулирующих факторов можно проводить достаточно универсальным методом организации непрерывно-событийных моделей [16].

*Работа выполнена при поддержке РФФИ.  
Проект № 16-37-00028 для молодых ученых.  
Руководитель к. т. н. Соловьева Т. Н.*

### Литература

1. Costello C., Gaines S. D., Lynham J. Can Catch Shares Prevent Fisheries Collapse? // Science. – 2008. – Vol. 321, Iss. 5896. – P. 1678–1681.
2. Neave F. Principles affecting the size of pink and chum salmon population in British Columbia // Journal of the fisheries research board of Canada. – 1953. Vol. 9. – P. 450–491.
3. Ricker W. E. Stock and recruitment // J. Fisheries research board of Canada. – 1954. – №.11. – P. 559–623.
4. Ricker W. E. Two mechanisms that make it impossible to maintain peak period yields from stocks of Pacific salmon and other fishes // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. – 1973. – Vol. 30. – P. 1275–1286.
5. Ricker W. E. Big Effects from Small Causes: Two Examples from Fish Population Dynamics // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. – 1963. – Vol. 20. P. 257–264.
6. Feigenbaum M. J. Universal behavior in nonlinear systems // Physica D. – 1983. – Vol. 7. – № 1. – P. 16–39.
7. Вещев П. В., Гутенева Г. И. Эффективность естественного воспроизводства осетровых в низовьях Волги в современных условиях // Экология. – 2012. – № 2. – С. 123.

8. **Вещев П. В.** Влияние гидрологических факторов на эффективность размножения севрюги // Гидробиологический журнал. – 2002. – № 1. – С. 111–122.
9. **Ходоревская Р. П., Рубан Г. И., Павлов Д. С.** Поведение, миграции, распределение и запасы осетровых рыб Волго-Каспийского бассейна. – М.: КМК, 2007. – С. 242.
10. Карпинский М. Г. Биоценозы бентоса среднего и южного Каспия // Океанология. – 2003. – № 3. – С. 400–409.
11. **Рябова Г. Д.** Изменчивость морфометрических и генетических характеристик молоди севрюги при выращивании в прудах с различной плотностью посадки // Генетика. – 2006. – № 2. – С. 244–255.
12. **Singer D.** Stable orbits and bifurcations of the maps on the interval // SIAM J. of Appl. Math. – 1978. – Vol. 35. – P. 260–268.
13. **Переварюха Ю. Н., Гераскин П. П., Переварюха Т. Ю.** Сравнительный иммунохимический анализ внутривидовых особенностей сывороточных белков севрюги *Acipenser stellatus* (Acipenseriformes, Acipenseridae) Каспийского бассейна // Вопросы ихтиологии. – 2011. – № 3. – С. 405–410.
14. **Perevaryukha A. Y.** Cyclic and unstable chaotic dynamics in models of two populations of sturgeon fish // Numerical Analysis and Applications. – 2012. – Т. 5. – № 3. – С. 254–264.
15. **Переварюха Т. Ю.** Антигенный состав сывороточных белков уральской и куриной популяций севрюги *Acipenser stellatus* (Acipenseriformes, Acipenseridae) // Естественные науки. – 2010. – № 2. – С. 150–155.
16. **Переварюха А. Ю.** Итерационная непрерывно-событийная модель вспышки численности полужесткокрылого фитофага // Биофизика. – 2016. – Т. 61. – Вып. 2. – С. 395–404

### References

1. **Costello C., Gaines S. D., Lynham J.** Can Catch Shares Prevent Fisheries Collapse? // Science. – 2008. – Vol. 321, Iss. 5896. – P. 1678–1681.
2. **Neave F.** Principles affecting the size of pink and chum salmon population in British Columbia // Journal of the fisheries research board of Canada, 1953. Vol. 9. № 9. P. 450–491.
3. **Ricker W. E.** Stock and recruitment // Journal Fisheries research board of Canada, 1954. №.11. C. 559–623.
4. **Ricker W. E.** Two mechanisms that make it impossible to maintain peak period yields from stocks of Pacific salmon and other fishes // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. – 1973. – Vol. 30. – P. 1275–1286.
5. **Ricker W. E.** Big Effects from Small Causes: Two Examples from Fish Population Dynamics // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. – 1963. – Vol. 20. P. 257–264.
6. **Feigenbaum M. J.** Universal behavior in nonlinear systems // Physica D. – 1983. – Vol. 7. – № 1. – P. 16–39.
7. **Veshchev P. V., Guteneva G. I., Mukhanova R. S.** Efficiency of natural reproduction of sturgeons in the Lower Volga under current conditions // Russian Journal of Ecology. – 2012. – № 2. – P. 142–147.
8. **Veshchev P. V.** Influence of hydrological factors on the reproduction efficiency of stellate sturgeon // Hydrobiological Journal. – 2002. – № 6. – P. 111–122.
9. **Khodorevskaya R. P., Ruban G. I., Pavlov D. S.** Behaviour, migrations, distribution, and stocks of Sturgeons in the Volga-Caspian Basin. – Neu Wulmstorf: World Sturgeon Conservation Society Special Publication, 2009. – 233 p.
10. **Karpinskii M. G.** Benthos biocoenoses in the Middle and South Caspian sea // Oceanology. – 2003. – № 3. – P. 376–386.
11. **Ryabova G. D.** Variation in morphometric and genetic characteristics of stellate sturgeon juveniles raised at different densities // Russian Journal of Genetics. – 2006. – № 2. – P. 182–191.
12. **Singer D.** Stable orbits and bifurcations of the maps on the interval // S IAM J. of Appl. Math. – 1978. – Vol. 35. – P. 260–268.
13. **Perevaryukha Y. N., Geraskin P. P., Perevaryukha T. Y.** Comparative immunochemical analysis of intraspecies distinctions of serum proteins of starred sturgeon *Acipenser stellatus* (Acipenseriformes, Acipenseridae) from the Caspian Basin // Journal of Ichthyology. – 2011. – № 5. – P. 392–397.
14. **Perevaryukha A. Y.** Uncertainty of asymptotic dynamics in bioresource management simulation // Journal of Computer and Systems Sciences International. – 2011. – № 3. – P. 491–498.
15. **Perevaryukha T. Y.** Antigenic composition of whey protein Ural and Kura stellate sturgeon populations *Acipenser stellatus* (Acipenseriformes, Acipenseridae) // Natural Sciences. – 2010. № 2. – P. 150–155.
16. **Perevaryukha A. Y.** An Iterative Continuous-Event Model of the Population Outbreak of Phytophagous Hemiptera // Biophysics. – 2016. – Vol 61. – Iss. 2. – P. 395–404.

Поступила 01.03.2016

*Dubrovskaya V. A., Solovieva T. N., Perevaryukha A. Yu.*

## UNSTABLE CRITICAL EQUILIBRIUM IN THE DYNAMICS OF COMPLEX STRUCTURED POPULATION OF STURGEON

*St. Petersburg Institute for Informatics and Automation of RAS (SPIIRAS)*

*The article deals with the consequences of the existence of special conditions that determine the character of the rapid further development of population processes. The most probable connection of these critical conditions deals with the optimal*

number of subpopulation groups. These groups are formed by the evolutionary adaptation of the form of restricted access to resources for reproduction. We have proposed a model of population processes, which formalizes the influence of uneven growth rate for two different groups of reproductive sturgeon mortality of migratory fish in the juvenile period of *Acipenser gueldenstaedtii* development. In the computing environment was investigated the hybrid system, which simulates the effects of the existence of the situation for the population of migrating juvenile disproportionate reduction in the river. Such cases are established by us according to the rapid decline in sturgeon spawning the Volga. For the exploited population threshold effect after the unstable equilibrium with the minimum necessary for the well being of the form number is the count in the implementation of the «collapse». The phenomenon of collapse detached among all scenarios the most valuable long-term degradation of the reproductive group. In addition to the apparent sharp reduction in reproductive performance, threshold effect is reflected in the adverse events previously dominated evolutionary trend for the survival of certain forms of the life cycle of fish in terms of reorganization of the fishery. Informative, that the Volga stellate sturgeon *Acipenser stellatus* observed some form of non-linearity in the efficiency of spawning and require a different kind of fish-specific mathematical model.

**Keywords:** population models, reproductive cycle, critical states, collapse of the Caspian sea sturgeon stocks.



### **Дубровская Виктория Андреевна**

В 2014 г. окончила Санкт-Петербургский государственный университет аэрокосмического приборостроения по специальности «Информатика и вычислительная техника». Аспирант, специалист по программированию на языке Java. Соавтор двух научных работ по тематике моделирования природных процессов и информационной безопасности. Участник научных конференций «Информационная безопасность регионов России (ИБРР-2015)» и X-й Всероссийской Конференции-школы молодых исследователей «Современные проблемы математического моделирования».

Участвует в выполнении двух проектов РФФИ.



### **Соловьева Татьяна Николаевна**

В 2008 г. окончила Санкт-Петербургский государственный университет аэрокосмического приборостроения, магистр по специальности «Информатика и вычислительная техника». Старший преподаватель Кафедры вычислительных систем и сетей. В 2013 г. в Санкт-Петербургском институте информатики и автоматизации РАН защитила диссертацию «Разработка и анализ методов диагностирования специальных классов управляемых динамических систем», кандидат технических наук по специальности «Системный анализ». Руководит проектом РФФИ № 16-37-00028 «Разработка непрерывно-событийной вычислительной модели эффективности воспроизводства каспийской севрюги в условиях неопределенности репродуктивной изоляции субпопуляционных группировок».

Соавтор 12 научных работ по моделированию управляемых динамических систем различных классов.



### **Переварюха Андрей Юрьевич**

В 2002 г. окончил Астраханский государственный технический университет по специальности «Автоматизированные системы обработки информации и управления». В Информационно-вычислительном центре Каспийского НИИ Рыбного хозяйства разрабатывал распределенную информационную систему анализа данных экологического мониторинга состояния Каспийского бассейна. В Санкт-Петербургском институте информатики и автоматизации РАН защитил диссертацию «Анализ динамики возобновляемых биоресурсов с использованием комплекса гибридных моделей», кандидат технических наук по специальности «Системный анализ». С 2012 г. старший научный сотрудник лаборатории Прикладной информатики СПИИРАН.

Автор 46 научных работ по анализу структурных связей и моделированию нелинейных явлений в биологических процессах. Завершил 3 проекта РФФИ.