

УДК 519.17, 519.6, 57.087

© А. Ю. Переварюха

РАЗВИТИЕ ВЫЧИСЛИТЕЛЬНОЙ МОДЕЛИ ВОСПРОИЗВОДСТВА ОСЕТРОВЫХ ИЗ АНАЛИЗА СТРУКТУРНЫХ СВЯЗЕЙ В ЭКОСИСТЕМНЫХ ПРОЦЕССАХ¹

В статье представлено формирование динамической видоспецифичной модели репродуктивного цикла популяции, разработанной по результатам анализа концептуальной графовой модели. Структурный орграф интерпретировал кумулятивное воздействие набора факторов на благополучие промысловых запасов осетровых рыб Каспийского моря. Показано, что традиционные функции расчета эффективности воспроизводства не содержат предпосылок для реализации критически опасных ситуаций при незначительном превышении от допустимого изъятия. Исходя из решающей роли завышения оценки репродуктивного потенциала промысловыми прогнозами, новая модель включает взаимосвязанную динамику убыли численности поколений и темпов индивидуального развития в соответствии с известным снижением продуктивности. На основе численного решения системы дифференциальных уравнений получена функциональная зависимость, дискретные итерации которой показывают присутствие устойчивого цикла коротких флуктуаций при сосуществовании неустойчивого «репеллерного» состояния равновесия. Достижимая в возмущенной антропогенным воздействием итерационной системе пороговая точка реализует ситуацию непропорционально значительного снижения эффективности воспроизводства, которое может не компенсироваться искусственным выпуском молоди. Характеристики полученной итерационной системы позволяют описывать характер стремительной деградации популяции, ранее длительное время выдерживавшей значительную промысловую нагрузку. Запаздывающее решение по остановке промысла приводит к длительной деградации биоресурсов. Восстановление запасов возможно в отдаленном будущем за счет наименее уязвимой в новых условиях относительно изолированной субпопуляционной группировки, так как у таксономически близких осетровых кривые воспроизводства различны. Учет искусственной интродукции молоди импульсным воздействием в модели показывает сугубо ограниченную эффективность.

Ключевые слова: модели популяций, динамика осетровых Каспия, перелов, структуризация обратных связей экосистем, пороговые эффекты, неустойчивые равновесия.

Введение

В [1] опробован метод формализованного анализа взаимодействия компонентов экосистемы в форме знакового орграфа для активации импульсного процесса, характеризующего силу и знак распространения направленного воздействия между вершинами. На примере деградации биоресурсов Каспия был построен структурный орграф для ситуации противоречивого спектра мнений специалистов и неоднородных по оценке достоверности сведений промысловой статистики. Взвешенный знаковый граф содержит 12 вершин-концептов с одной вершиной, выделенной как стартовая, и со следующей матрицей установленных для дуг весов u_{ij} :

$$\begin{pmatrix} 0 & \infty & \infty & \infty & +1 & \infty & \infty & -0.5 & \infty & \infty & \infty & \infty \\ +1 & 0 & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty \\ \infty & -1 & 0 & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty \\ \infty & \infty & -1 & 0 & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty \\ \infty & +1 & \infty & \infty & 0 & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty \\ \infty & +1 & \infty & -1 & \infty & 0 & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty \\ -1 & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & 0 & \infty & \infty & \infty & -1 & \infty \\ \infty & \infty & \infty & +1 & +0.5 & \infty & \infty & 0 & \infty & \infty & \infty & \infty \\ \infty & \infty & +1 & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & 0 & \infty & \infty & \infty \\ \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & -1 & \infty & 0 & +0.5 & \infty \\ \infty & \infty & \infty & \infty & -0.5 & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & 0 & \infty \\ \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & +1 & \infty & \infty & 0 \end{pmatrix}.$$

Структурно-динамическое представление дуг графа отражает направленность негативно-го «-» или позитивного «+» влияния изменения фактора вершины v_i импульсом на смежные.

¹Работа выполнена при поддержке РФФИ (гранты 15-07-01230 и 14-07-00066).

По степени воздействия значение u_{ij} выбирается из множества $\mathbf{V} = \{-1, -0.5, 0.5, 1\}$, предполагающего градацию сильное/слабое для действия факторов. В результате был определен опосредованный контур ослабления эффективности воспроизводства, о котором мы не находим упоминаний в анализируемых литературных источниках по проблематике эффективности нереста. При построении структурного графа априорно было указано, что рыбохозяйственные прогнозы по величине вылова не оправдались даже приблизительно, хотя базировались на значительном объеме данных ранее проведенных исследований. Специалистами возлагались надежды на улучшение условий воспроизводства осетровых рыб в связи с чередой многоводных паводков Волги в 1980-х гг. и запуском рыбоводных предприятий.

Особенность ситуации, которая отличает истощение осетровых Каспийского бассейна от распространенного в практике рыболовства явления «перелова» с его очевидными признаками, состоит в том, что падение вылова произошло достаточно резко. Ранее в историческое время запасы рыб Северного Каспия выдерживали очень значительное по объему изъятие, хотя мы не можем оценить его относительную долю. Новые подходы к проблеме целесообразно искать в формализации репродуктивного цикла. Цель не должна сосредотачиваться в направлении регрессионной оценки параметрической характеристики самовосстановления после вылова, но в описании самостоятельно обусловленного *динамического процесса* формирования новых поколений. Каждый значимый случай перелова отличается важными вполне математически описываемыми нюансами. В некоторых работах отмечалось что изменение (увеличение) репродуктивного потенциала согласно дискретной итерационной модели влечет к качественным изменениям в положении популяционного равновесия [2]. Допустим, дискретный аналог мальтузианского сомножителя rN отстранен от прочих жизненных показателей локальной группы особей вида, связанных с его эволюционной стратегией адаптации. Рассмотрим возможные интерпретации таких метаморфоз, связанных с критериями возникновения бифуркаций в различных функциональных итерациях. Способов таких изменений насчитывается ограниченное количество.

§ 1. Репродуктивный цикл в итерационной динамике

«Кривые воспроизводства» относятся к основному виду эколого-физиологических зависимостей [3]. Смысл определения типа кривой состоит в прогнозировании численности пополнившего популяцию поколения R от имеющейся расчетной величины запаса S (традиционные обозначения величин от словосочетания Recruit and Stock) участвовавшего в нересте. Использование модели Рикера–Морана в виде двухпараметрической зависимости $R = rSe^{-bS}$ — унимодальной кривой с максимумом $S_{max} = 1/b$ и одной точкой перегиба $S_u = 2/b$ — обосновано в фундаментальной работе [4]. Особенности изменения производной функции в имитационных моделях часто исправлялись программным переопределением в окрестностях нуля:

$$\frac{d^n R}{dS^n} = (-1)^n r b^{n-1} e^{-bS} (bS - n), \quad \lim_{S \rightarrow 0, n=1} \frac{d^n R}{dS^n} = r.$$

Интереснее проблема сущностной интерпретации нетривиальных свойств динамической системы $M\langle \Omega, \psi(x, \mathbf{r}), t \rangle$. Параметр r описывает репродуктивный потенциал популяции (имеет смысл $r > 1$), тогда как $b < 1$ отражает действие зависящих от плотности популяции лимитирующих агрегированных «факторов среды». Несогласованная параметризация итерации $R_{j+1} = rR_j \exp(-bR_j)$ приводит к противоречиям при объяснении вычислительного исследования комплексных моделей ихтиоценозов с нелинейными зависимостями воспроизводства.

Очевидно, неподвижное состояние $R^* = \psi(R^*)$ достигается при

$$R^* = (\ln r)/b, \text{ когда выполняется } \forall R_0 \lim_{n \rightarrow \infty} \psi^n(R_0) = R^*.$$

Нужно оценить, насколько это равновесие устойчиво и система будет сохраняться в его окрестности при внешних возмущениях или всегда имеющих погрешностях численного счета.

О п р е д е л е н и е 1.1. Траекторию итерационной системы $\{\psi^n(x_0)\}_{n \in \mathbb{Z}}$ будем называть *устойчивой*, если для любого числа $\epsilon > 0$ существует число $\delta(\epsilon) > 0$ такое, что при всех y_0 ,

удовлетворяющих условию $|x_0 - y_0| < \delta(\epsilon)$, для всех $n \in \mathbb{Z}$ выполняется соотношение

$$|\psi^n(x_0) - \psi^n(y_0)| < \epsilon.$$

Для векторных полей известна теорема Гробмана–Хартмана, позволяющая при дополнительных условиях утверждать, что в окрестности гиперболической точки динамическая система с точностью до непрерывной замены координат топологически эквивалентна линеаризованной системе. Ряд авторов при упоминании критериев устойчивости аттракторов дискретных итерационных систем отсылают к этой теореме. Для случая дискретного времени существует теорема Зигеля о голоморфной локальной эквивалентности отображения и его линейной части в неподвижной точке. Доказательство теоремы приведено в книге В. И. Арнольда [5, § 28].

Пусть задано малое возмущение ς такое, что $x_n = x^* + \varsigma_n$. Тогда в окрестности равновесия $f(x^*) = x^*$ при разложении мы можем отбросить члены ряда Тейлора выше первого порядка:

$$x_{n+1} = f(x^* + \varsigma_n) = f(x^*) + \frac{df(x^*)}{dx} \varsigma_n.$$

Очевидно, что условия Определения 1 не выполняются при $|f'(x^*)| > 1$, так как начальное возмущение будет нарастать по закону геометрической прогрессии. В критическом случае $f'(x^*) = -1$ условия теорем не выполняются, и по поведению линеаризованной зависимости нельзя судить об устойчивости неподвижной точки.

Для обсуждаемой обобщенной модели воспроизводства получаем:

$$\frac{d\psi(x^*)}{dx} = r e^{-b \frac{\ln r}{b}} - b \frac{\ln r}{b} r e^{-b \frac{\ln r}{b}} = \frac{r(1 - \ln r)}{e^{\ln r}} = 1 - \ln r.$$

Отсюда находим, что равновесное состояние популяции становится критическим при $\bar{r} = e^2$. Обобщенная модель воспроизводства относится к итерациям с единственным бифуркационным параметром. Легко показать, что количество бифуркационных параметров увеличится при любом расширении базового оператора эволюции. Например, при рассмотрении влияния искусственного воспроизводства критерий устойчивости $|f'(x^*)|$ модифицированной итерационной системы становится сложной функцией нескольких переменных.

После $\bar{r} > e^2$ наблюдается бифуркация удвоения периода, вытекающая из свойств композиции $\psi(\psi(x))$ унимодальной функции. При $r = \bar{r}$ соотношение производных дважды вычисленной функции $\psi^2(x)$:

$$\frac{d\psi^2(x^*)}{dx} = 1, \quad \frac{d^2\psi^2(x^*)}{dx^2} = 0.$$

Так производная $d\psi^2(x)/dx$ при $x = x^*$ имеет локальный экстремум, и для возникновения стационарных точек $x_1^* < x^* < x_2^*$ у функции $\psi^2(x)$ необходимо наличие максимума, т. е. $d^3\psi^2(x)/dx^3 < 0$. Будет ли всегда выполняться это условие — позволяет оценить дифференциальный инвариант, который сохраняет свой знак для всех композиций одной функции:

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

(соответственно $H_{\psi^2(x^*)} = \frac{d^3\psi^2(x)}{dx^3}$). Для исследуемой функции H_ψ имеем:

$$H_\psi = b^2 \frac{-b^2 x^2 + 4bx - 6}{2(1 - bx)^2},$$

и очевидно, что $H_\psi < 0$, $x \in \mathbb{R}$. К образовавшемуся циклу $p = 2$ притягиваются почти все точки, кроме неустойчивой x^* и множества ее прообразов. Появление режима автоколебаний может быть оценено как положительное свойство для популяционной модели, но возникает проблема *биологической интерпретации* увеличения параметра r в связи с дальнейшим усложнением поведения траектории и ростом амплитуды циклических флуктуаций.

Теорема Д. Синжера [6] говорит, что итерации унимодальных функций с всюду отрицательным дифференциальным инвариантом $H_\psi < 0$ обладают важными свойствами: имеют не более одной устойчивой периодической траектории; данная траектория является ω -предельным множеством для точки c : $\psi'(c) = 0$.

З а м е ч а н и е 1. В рассмотренном частном случае функции $f(x) = rxe^{-bx}$ в момент критического состояния $r = e^2$ неподвижная точка $x^* = 2/b$ совпадает с положением нуля второй производной, но свойство $f''(x^*) = 0$ не является значимым для реализации аналогичного возникновения последовательности бифуркаций в итерациях других унимодальных функций. Значимым является критерий отрицательности $H_{f(x)} < 0$ шварциана для $x \in \mathbb{R}^+$.

Описанные свойства оператора эволюции $\psi(x)$ при $r > \bar{r}$ позволяют бифуркациям удвоения цикла $p = 2^i$, $i = 1 \dots \infty$, происходить неограниченное число раз. Соответственно, при конечном значении бифуркационного параметра \hat{r} возникает состояние $p \rightarrow \infty$. Образующиеся при каждой следующей бифуркации неустойчивые циклические точки всевозможных периодов 2^i делят прямую на все уменьшающиеся непересекающиеся отрезки $|I_i| \rightarrow 0$. Порядок обхода точек цикла изменится при попадании x_0 в соседний отрезок. Именно пропорциональным сокращением интервала параметра между соседними бифуркациями характеризуется сценарий Фейгенбаума [7]. После неограниченного числа бифуркаций образуется множество, являющееся объединением ω -предельных точек для всех точек, не являющихся прообразами периодических траекторий. В любой его окрестности имеются точки, принадлежащие неустойчивым периодическим траекториям. Образовавшийся аттрактор имеет структуру канторовского множества, замкнутого множества, не содержащего как внутренних, так и изолированных точек, а поведение $\psi(x; r)$, $r > \hat{r}$ характеризуется экспоненциальным разбеганием близких траекторий.

За пределами каскада циклов 2^i , $i = 0 \dots \infty$, возникает несколько нетривиальных нелинейных эффектов, заслуживающих специальных исследований, и связанных с резкими переходами хаос \rightarrow цикл, в том числе с появлением большого периодического окна с циклами $p = 3 \times 2^i$ и другими циклами нечетных периодов.

В завершении обзорной части отметим, что математические свойства достаточно простой одномерной итерации привели к обсуждению таких понятий, как фрактальная структура совершенного канторовского множества. Нелинейные эффекты могут оказать решающее влияние при осмыслении результатов моделирования. Ихтиология оперирует конечными множествами, в крайнем случае, не более чем счетными. Качественные изменения в поведении траектории при изменении параметра никак не связаны с биологически обоснованными критериями и реализуются для целого класса итераций функций, удовлетворяющих условиям теоремы Синжера. С одной стороны, присутствует набор качественных изменений в поведении траектории, но вопрос: «как подобные динамические системы могут описать реально важный популяционный нелинейные эффекты?» не решается моделями. Для некоторых популяций действительно наблюдается цикличность: в том числе с периодом 4 года у мышевидных грызунов субарктических регионов. Однако эти циклы имеют ступенчатый тип с резким пиком в конце периода и принципиальным образом по расположению составляющих точек отличаются от циклов при бифуркациях удвоения.

Набор вариантов поведения траектории итерационной системы весьма ограничен, потому в задачах моделирования можно рассмотреть любые промежуточные режимы. Между циклическими окнами и хаосом присутствует перемежаемость, когда почти ламинарное движение прерывается непериодическими временными отрезками. В вычислительных экспериментах хорошо видно, что в режиме перемежаемости размах флуктуаций при переходе к краткой нестационарной фазе уменьшается. В литературе можно встретить аналогичные слова о популяционной динамике насекомых, но только амплитуда нерегулярной их фазы существенно больше, чем ламинарной. Подобные явления имеют вид перехода от почти стационарных состояний к пилообразным всплескам численности. Описанные в литературе всплески процента поражения деревьев осины кольчатым шелкопрядом *Malacosoma disstria* в районах Канады или массовое поражение посевов луговым мотыльком *Loxostege sticticalis l.* в Краснодарском крае перемежаются с длительными периодами депрессий этих вредителей [9]. Для рыб всплески численности имеют место реже и часто заканчиваются эпизоотиями: так, летом 2015 года нами наблюда-

лась массовая гибель размножившегося ранее амурского подвида серебряного карася в районе острова Болдинский.

§ 2. Новая двухфакторная модель выживаемости

Форма с нулевой асимптотой «кривая Рикера» может быть получена как частный случай трехпараметрической $R = rS / (1 + (S/K)^\beta)$, где K — условная емкость экологической ниши. В универсальной зависимости может быть три варианта изменения величины восполнения по отношению к плотности S запаса, различающихся положением горизонтальной асимптоты при одинаковом наклоне кривой в начале координат и с единственной нетривиальной точкой пересечения с биссектрисой.

Из всех возможных форм не объясняется резкий обрыв промысла, сменяющийся деградацией. Мы можем обосновать характеристики зависимости «кривой воспроизводства», ассоциируемой с темпами восполнения волжского осетра, из полученных представлений обсуждавшейся графовой схемы связей. Зависимость должна иметь куполообразную форму с диапазоном максимальной эффективности воспроизводства, но этот диапазон должен достаточно резко обрываться справа и слева. Стационарное состояние должно находиться значительно левее максимума, но при этом необязательно быть устойчивым. Тогда промысел сможет длительное время интенсивно эксплуатировать популяцию, изымая «излишки», и достигнуть явно выраженного пика уловов, как это отмечалось в 1977 г. Новая итерированная функция $\psi(S)$ не должна характеризоваться всюду отрицательным шварцианом ($H_\psi < 0$). Плодовитость крупных рыб семейства *Acipenseridae* высока (от 240 тыс. до 1 млн. икринок), но ничего схожего с хаотическим режимом не наблюдалось. Плодовитость не полностью определяет успех репродуктивной стратегии, что косвенно демонстрируется сужением ареала обитания. Большое отношение массы икры к общей массе может сопровождаться специфичными требованиями к условиям нереста и замедлением эволюции [8]. В середине XX века считалось, что 0.9 от всех запасов осетровых сосредоточено в изолированном бассейне Каспия. Ротан *Perccottus glenii* расселяется при несравнимо меньшей «икроемкости». Перспективно моделировать аспекты реализации потенциала большой плодовитости можно при некоторых дополнительных условиях.

Помимо кривых воспроизводства в ихтиологии известны кривые Алена «Allen curves» [10]. Они используются для оценки величины биологической продуктивности запасов и похожи на убывающие дуги равнобочной гиперболы. Продуктивность сообщества (P/B — отношение прироста к биомассе) сокращается с повышением среднего возраста, но в раннем развитии рыб немонотонна в связи с продолжающимся формированием органов. Представляется интересным связать кривые Алена с выживаемостью в раннем онтогенезе: чем больше отношение прироста к исходной массе, тем быстрее молодь выйдет из-под действия ювенальных факторов смертности. Взаимосвязь скорости развития организма и убыли численности на фиксированном отрезке времени можно отразить системой уравнений, где формализованы некоторые особенности развития, связанные с метаморфозами в раннем онтогенезе рыб. У семейства осетровых значителен период эндогенного питания за счет желточного мешка, поэтому динамику скорости развития молодки трудно описать известным балансовым соотношением анаболизма и катаболизма; потому введем описание индекса размерного развития $w(t)$. Считается, что оптимальная навеска выпускаемой молодки является параметром, которым можно оптимизировать технологию искусственного воспроизводства для достижения приемлемого промыслового возврата.

В значительной степени продуктивность генерации определяется непропорциональным плотности скопления уровнем конкуренции за ограниченные ресурсы. Из опытов известно, что при низкой плотности посадки с некоторой стадии развития² при высоком уровне выживаемости молодки осетровых имеет минимальные коэффициенты вариации массы и абсолютной длины [11]. До зарегулирования русла Волги молодка озимой группы рыб скатывалась к морю более крупной. Долгий энергозатратный маршрут миграции в верховья реки был оправдан лучшей жизнестойкостью потомства [12]. Развитие осетровых на ранних стадиях имеет выраженный этапный характер. Уменьшение скорости прохождения этапов развития молодки может стать

² Физиологи стадии нумеруют и выделяют более 50; столько невозможно учесть в стадийной модели.

отрицательным фактором для дальнейшей выживаемости, но опережение весового прироста не способствует своевременной адаптации к морской среде. Потому логично ввести в уравнение некоторое оптимальное значение размерного развития \hat{w} , а влиять на убыль численности будет отклонение. Будем исходить из того факта, что скорость роста находится в обратной зависимости от численности поколения, но не в обратно пропорциональной.

Убыль численности поколения $N(t)$ от исходной $N(0)$ будут описывать на интервале модельного времени $t \in [0, T]$ следующие объединенные в систему дифференциальные уравнения:

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = - \left(\alpha \sqrt{(\hat{w} - w(t))^2 N(t) + \Psi[S]\beta} \right) N(t), \\ \frac{dw}{dt} = \frac{m}{\sqrt[3]{N^2 + \zeta}}; \end{cases} \quad (2.1)$$

$w(t)$ — отражает уровень размерного развития поколения, влияющий на увеличение пищевых потребностей; m — параметр, учитывающий ограниченность количества доступных для молодежи кормовых объектов; ζ — параметр, учитывающий ограничение темпов развития, не зависящее от численности; показатель трофической конкуренции варьируем в пределах $2 < k < 3$; α — коэффициент компенсационной смертности от скученности; β — коэффициент декомпенсационной смертности. Начальные условия: $N(0) = \lambda S$, $w(0) = w_0$, λ — средняя плодовитость особей нерестового запаса S ; $t \in [0, T]$, $R = N(T)$ интервал уязвимости с действием $\alpha N^2(t)$ типа убыли.

Систему (2.1) предполагается использовать как оператор эволюции дискретно-непрерывной итерации $\psi^n(R_0)$, где на концах множества временных кадров $\{[T_n, T_{n+1}]\}_n$ должны переопределяться начальные условия $N_{n+1}(0) = N_n(T_n)\lambda$ для расчета задачи Коши на смежном отрезке времени. Для описания отмеченного [13] резкого снижения численности скатывающейся молодежи волжской севрюги *Acipenser stellatus* и двух видов осетра необходимо расширение модели пополнения. Роль сомножителя $\Psi[S]\beta$ и биологический смысл рассмотрим подробнее.

§ 3. Моделирование критического сокращения воспроизводства

После проведенного описания монотонной скорости убыли поколения необходимо решить проблему учета резкого схлопывания эффективности воспроизводства. Эффект часто следует для популяций крупных рыб вслед за систематическим их переловом и не поддается заблаговременному прогнозированию. Можно было бы переопределить зависимость как кусочно-гладкую функцию на отдельных двух (или трех) интервалах, предикативно указав критические значения устранимого разрыва. Однако такой искусственный подход ступенчатого репродуктивного потенциала вряд ли получит экологическую интерпретацию, более того, не соответствует нашей концепции развития модели из анализа экологических взаимосвязей. Наше объяснение эффекта лежит в тактике сплоченной группы особей, когда для успешного размножения поддерживается значительная плотность рыб, хоть это и усиливает пищевую конкуренцию. При недостаточной плотности снижается вероятность образования нерестовых пар и происходит «декомпенсационная» убыль неоплодотворенной икры.

В рамках разрабатываемого подхода воспользуемся техникой реализации триггерного функционала в вычислительной модели, который в нашем случае будет регулировать действие неквадратичной составляющей в скорости убыли поколения от исходной массы накопленной икры. Правую часть первого уравнения (2.1) дополним функцией $\Psi(S)$, непосредственно зависящей от состояния запаса. В итерационной форме она становится функционалом зависимости текущих расчетов $N(T_{n+1})$ от предшествующего состояния $\Psi[N(T_n)]$. Ограниченная функция Ψ с областью значений $E(\Psi(S)) = [2, 1]$ должна быстро стремиться к единице:

$$\Psi(S) = 1 + \exp(-\kappa S^2), \quad \lim_{S \rightarrow \infty} \Psi(S) = 1, \quad (3.1)$$

где параметр κ определяет выраженность эффекта сплоченной группы. Чем больше κ , тем уже диапазон проявления эффекта (используется $\kappa < 1$). Если действие эффекта протяженное, то имеет смысл использовать вогнутую форму замедленного убывания эффекта агрегированной

группы: $\Psi(S) = 1 + \exp(-\kappa\sqrt{S})$, $\kappa \leq 0.5$. Возможен неограниченный сверху вариант функционала: $\Theta(S) = 1/(1 - \exp(-\kappa S))$, но для других экологических ситуаций. В рассматриваемой ситуации описываемый функционалом эффект не должен проявляться при исторически оптимальной для промысловой популяции численности запаса.

В вычислительной среде получим итоговую зависимость пополнения R запаса S в форме кривой со сглаженным куполом и уменьшающимся наклоном ниспадающей правой ветви (рис. 1).

Кривая имеет ненулевую горизонтальную асимптоту. Две нетривиальные точки пересечения с биссектрисой координатного угла $R^* = f(R^*)$ удалены от максимума. Визуально очевидно, что наклон касательной в обеих точках R_1^* , R_2^* больше $\pi/4$.

Фазовое пространство дискретно-непрерывной итерации разделяется на две области притяжения: Ξ_1 — меньшая и Ξ_2 — большая. Границей между ними является неустойчивая «репеллерная» точка R_1^* первого пересечения кривой с биссектрисой координатного угла. Эта особая точка отражает предельную допустимую для выживания популяции L численность нерестового стада. В экологическом смысле у области Ξ_1 аттрактора не существует, в начале координат модельная зависимость неопределенная, и при $R_0, \dots, R_n < R_1^*$ расчет прекращается.

Анализ устойчивости неподвижных точек динамической системы в вычислительной среде можно проводить при определении свойств графика функциональной композиции $\psi(\psi(x))$. Условием устойчивости неподвижной точки x^* отображения прямой в себя является выполнение неравенств: $\psi(\psi(x)) > x$ при $x < x^*$ и $\psi(\psi(x)) < x$ при $x > x^*$. Вычислительный эксперимент показывает, что в области притяжения Ξ_2 у итераций кривой с целевыми характеристиками притягивающее множество состоит из двух циклических точек. Траектория $R_0 \approx R_1^*$ может длительное время находиться в окрестности неустойчивого равновесия, покидая его с нарастанием возмущений.

В итерациях с использованием реализации (2.1) не будет происходить сценарий хаотизации Фейгенбаума из-за невыполнения критериев теоремы Синжера. Шварцман $H_{\psi(S)}$ определенно должен менять знак из-за наличия более двух точек перегиба, потому $p \neq \infty$. Аналогично, хаотизации траектории при рассмотрении искусственного воспроизводства в модели не происходит. Импульсное изменение, соответствующее выпуску партии молоди, при расширении базовой модели будет заключено в непрерывной составляющей системы в некоторый фиксированный момент событийного времени t_{art} внутри интервала уязвимости $0 < t_{art} < T$.

§ 4. Заключение

После структуризации сведений в виде знакового орграфа $G(V, X)$ с набором вершин v_{ij} , соответствующих перечню факторов влияющих на продуктивность Каспийского моря, на следующем этапе нам удалось расширить методы моделирования воспроизводства анадромных рыб.

Отметим, что модель (2.1) при рассмотрении промыслового воздействия качественно соответствует динамике общих уловов по трем осетровым, но существенно отличается при рассмотрении отдельных видов; в наибольшей степени соответствует доминировавшему в уловах осетру. В теории Рикера–Нива функциональная зависимость отражает переплетение регулирующих факторов в цикле размножения рыб. Интересный вывод может быть в том, что морфологически близкие анадромные виды *Acipenser stellatus*, *Huso huso*, *Acipenser gueldenstaedtii* имеют специфичную для вида форму кривой воспроизводства. Различия могут обосновываться в концепции симпатрического видообразования, когда ходе в эволюции в одном ареале обитания возникает репродуктивная изоляция групп особей и последующая генетическая дивергенция. Все три вида заходят в одни русла, но отличаются температурный оптимум нереста. В современных условиях направление отбора изменится, так как длительный маршрут миграции снижает шансы на выживание, потому эволюционное преимущество получают туводные и менее плодовитые формы. Подтверждается предположение, что существует конечный предел процентного приращения численности запаса S , который можно получить, предполагая неограниченность возрастания объемов выпуска N_{art} , и данный предел лежит в границах не превышающих $0.15 \times S$.

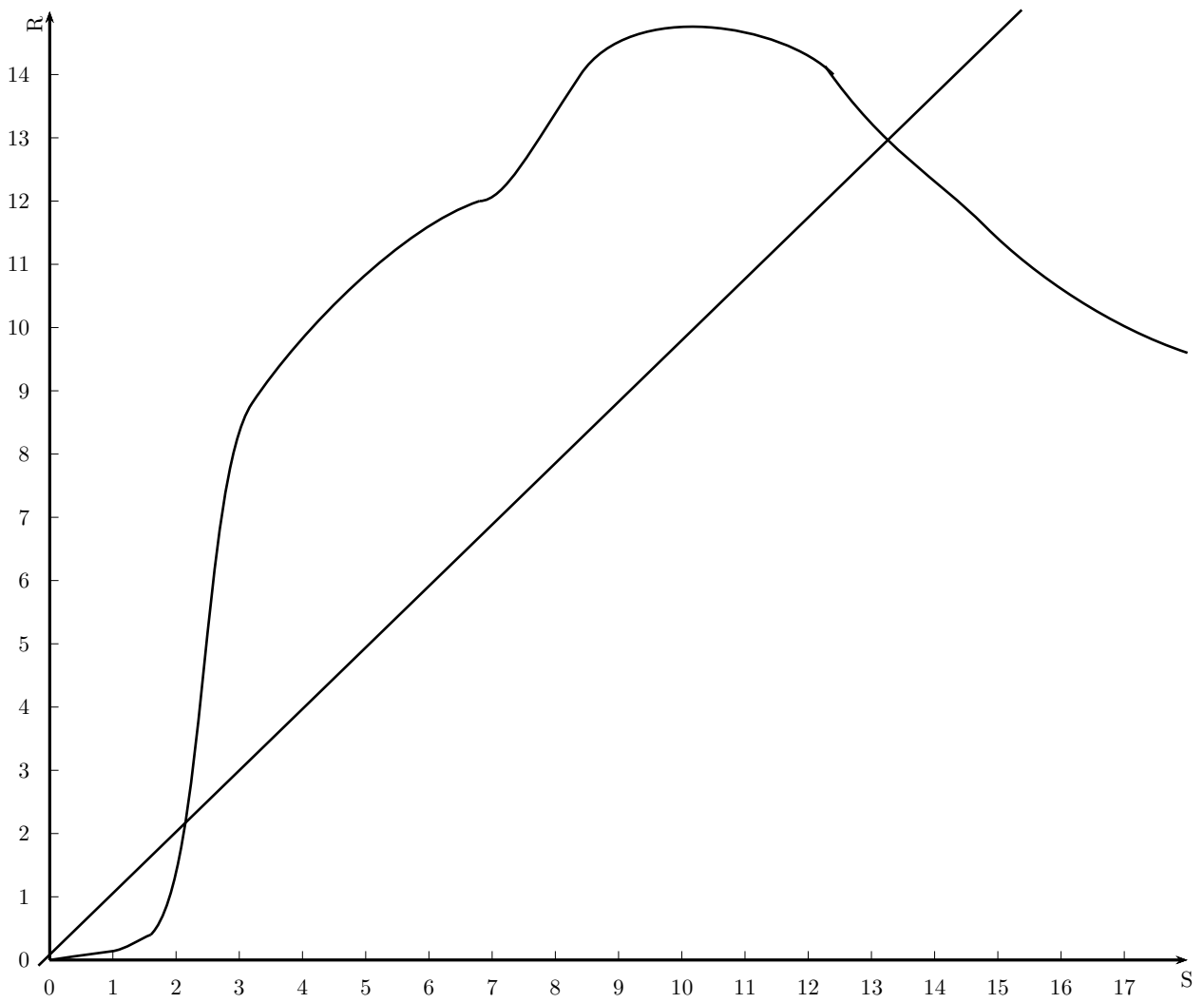


Рис. 1. Модельная зависимость с пороговым эффектом.

Ситуацию, подобную деградации осетровых рыб, нужно выделять из обычного следствия нерациональной эксплуатации перелова в отдельный сценарий — «коллапс» как включающий деструкцию репродуктивного цикла. Наиболее значимое отличие реализации сценария коллапса состоит в невозможности незамедлительного начала восстановления популяции просто после снятия промыслового давления. Подобное неожиданное для специалистов развитие процесса подтверждает 25-летняя остановка огромного ранее промысла трески *Gadus morhua* с 1992 г. у побережья Ньюфаундленда и Новой Шотландии.

Список литературы

1. Переварюха А.Ю. Структурно-динамическая модель взаимодействия компонентов экосистемы при антропогенном воздействии // Известия Института математики и информатики УдГУ. 2015. № 2 (46). С. 132–139.
2. Kooi B.W., van der Meer J. Bifurcation theory, adaptive dynamics and dynamic energy budget-structured populations of iteroparous species // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. 2010. Vol. 365. P. 3579–3590.
3. Shepherd J.G. A versatile new stock-recruitment relationship for fisheries and construction of sustainable yield curves // ICES Journal of Marine Science. 1982. Vol. 40. № 1. P. 67–75.
4. Ricker W.E. Stock and Recruitment // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. 1954. Vol. 11. № 5. P. 559–623.
5. Арнольд В.И. Геометрические методы в теории обыкновенных дифференциальных уравнений. Ижевск, 2000. 400 с.
6. Singer D. Stable orbits and bifurcations of the maps on the interval // SIAM Journal of Applied Math. 1978. Vol. 35. P. 260–268.
7. Feigenbaum M.J. Universal behavior in nonlinear systems // Physica D. 1983. Vol. 7. № 3. P. 16–39.
8. Krieger J., Fuerst P.A. Evidence for a slowed rate of molecular evolution in the order *Acipenseriformes* // Molecular Biology and Evolution. 2002. Vol. 19. P. 891–897.
9. Frolov A.N. The beet webworm *Loxostege sticticalis* l. (Lepidoptera, Crambidae) in the focus of agricultural entomology objectives: The periodicity of pest outbreaks // Entomological Review. 2015. № 2. P. 147–156.
10. Allen K.R. Relation between production and biomass // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. 1971. Vol. 28. P. 1573–1581.
11. Некрасова С.О., Яковлева А.П., Львов Л.Ф. Повышение рыбоводно-биологических показателей выращивания молоди севрюги // Вестник Астраханского государственного технического университета. 2006. № 6. С. 245–253.
12. 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.
13. 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.

Поступила в редакцию 18.02.2016

Переварюха Андрей Юрьевич, к. т. н., с. н. с., лаборатория прикладной информатики, Санкт-Петербургский институт информатики и автоматизации Российской академии наук, 199178, Россия, г. Санкт-Петербург, ул. 14-я линия, 39.
E-mail: temp_elf@mail.ru

A. Yu. Perevaryukha

Development of the dynamic model of reproduction of sturgeon fish from the structural analysis of ecosystem processes

Keywords: simulations of populations, sturgeon of the Caspian Sea, overfishing, structuring feedback of ecosystems, threshold effects, unstable equilibrium.

MSC: 68R10, 92C05, 37N25

The article presents the formation of a species-specific dynamic model of the reproductive cycle of the population developed from the analysis of the conceptual graph model. Structural “Cognitive digraph” proposed previously interpreted the cumulative impact of a set of factors on the trouble of fishing of sturgeon stocks of the Caspian Sea fish. All known functions for calculation of the efficiency of reproduction do not contain preconditions for the implementation of such safety critical situations under slight excess of δh allowable exemptions. We assumed the crucial role of overestimation of reproductive potential by fishing forecasts and implemented a new model. The proposed ODE

system includes interconnected velocity of decrease in the number of generations of fish and the rates of individual development, which corresponds to the reduction of the productivity Allen curve. On the basis of numerical solution of differential equations we have obtained functional dependence, for which discrete iterations lead to the emergence of a stable cycle $p = 2$ with the existence of an unstable state of equilibrium. The threshold point is attainable only under the external influence and realizes the situation of disproportionately significant reduction in reproductive efficiency. In the case of the Volga sturgeon *Acipenser stellatus*, this phenomenon has not been compensated by the artificial release of juvenile fish. All the characteristics of the operating system we obtained allow us to describe the character of the rapid degradation of the population, which was previously withstanding a huge catch for a long time. Delayed decision to stop fishing leads to long-term degradation of biological resources. Restoring the abundance of fish is possible in the distant future at the expense of the least depleted in the new environment and partially isolated subpopulation groups. Accounting for the introduction of juvenile sturgeon technology by using a pulse action on the variables of the model shows a purely limited effectiveness. We have posed previously unknown scientific problem about the reasons for differences in reproduction curves closely related species of sturgeon.

REFERENCES

1. Perevaryukha A.Yu. Structural and dynamic simulation of the interaction between the components of aquatic ecosystems under anthropogenic impact, *Izv. Inst. Mat. Inform. Udmurt. Gos. Univ.*, 2015, no. 2, pp. 132–139 (in Russian).
2. Kooi B.W., van der Meer J. Bifurcation theory, adaptive dynamics and dynamic energy budget-structured populations of iteroparous species, *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2010, vol. 365, pp. 3579–3590.
3. Shepherd J.G. A versatile new stock-recruitment relationship for fisheries and construction of sustainable yield curves, *ICES Journal of Marine Science*, 1982, vol. 40, no. 1, pp. 67–75.
4. Ricker W.E. Stock and recruitment, *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 1954, vol. 11, no. 5, pp. 559–623.
5. Arnold V.I. *Geometricheskie metody v teorii obyknovennykh differentsial'nykh uravnenii* (Geometric methods in the theory of ordinary differential equations), Izhevsk, 2000, 400 p.
6. Singer D. Stable orbits and bifurcations of the maps on the interval, *SIAM Journal of Applied Math.*, 1978, vol. 35, pp. 260–268.
7. Feigenbaum M.J. Universal behavior in nonlinear systems, *Physica D*, 1983, vol. 7, no. 3, pp. 16–39.
8. Krieger J., Fuerst P.A. Evidence for a slowed rate of molecular evolution in the order *Acipenseriformes*, *Molecular Biology and Evolution*, 2002, vol. 19, pp. 891–897.
9. Frolov A.N. The beet webworm *Loxostege sticticalis* L. (Lepidoptera, Crambidae) in the focus of agricultural entomology objectives: The periodicity of pest outbreaks, *Entomological Review*, 2015, no. 2, pp. 147–156.
10. Allen K.R. Relation between production and biomass, *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 1971, vol. 28, pp. 1573–1581.
11. Nekrasova S.O., Yakovleva A.P., L'vov L.F. Increasing fish breeding and biological indicators of growing stellate sturgeon juveniles, *Vestn. Astrakhan. Gos. Tekhn. Univ.*, 2006, no. 6, pp. 245–253 (in Russian).
12. 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, no. 5, pp. 392–397.
13. 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, no. 2, pp. 142–147.

Received 18.02.2016

Perevaryukha Andrei Yur'evich, Candidate of Engineering, Senior Researcher, St. Petersburg Institute for Informatics and Automation of the Russian Academy of Sciences, ul. 14-ya liniya, 39, St. Petersburg, 199178, Russia.

E-mail: temp_elf@mail.ru