

МОДЕЛЬ СЦЕНАРИЯ ДЕГРАДАЦИИ КАСПИЙСКОЙ СЕВРЮГИ С ОСЦИЛЛИРУЮЩЕЙ СОСТАВЛЯЮЩЕЙ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ

Т. Н. Соловьева^а, канд. техн. наук, доцент

А. Ю. Переварюха^б, канд. техн. наук, старший научный сотрудник

^аСанкт-Петербургский государственный университет аэрокосмического приборостроения, Санкт-Петербург, РФ

^бСанкт-Петербургский институт информатики и автоматизации РАН, Санкт-Петербург, РФ

Введение: деградации запасов ценных промысловых рыб способны развиваться стремительно, но с различными динамическими аспектами. Действие пороговых эффектов может совмещаться с естественными для популяций режимами переходных аperiодических флуктуаций либо устойчивых циклических колебаний. Сочетание нелинейных механизмов регуляции биосистем становится частью общей проблемы организации управления промыслом и при недостатках методов учета осложняет своевременный прогноз деградации. Анализ группы подобных ситуаций требует специфических сценарных моделей. **Цель исследования:** создание сценарных моделей для оперативного прогноза деградации запасов ценных промысловых рыб. **Результаты:** разработана модель формирования численности поколений с использованием уровня отклонения для показателя скорости размерного развития на ранних этапах онтогенеза, что важно для неоднородно распределенной в ареале Каспия и генетически дифференцированной популяции севрюги. Получена зависимость воспроизводства, предполагающая существование устойчивого циклического аттрактора в области, ограниченной репеллерной точкой, но не отвечающая критериям стандартного каскада бифуркаций удвоения периода. Показано, что чрезмерный промысел изменяет параметры колебательного режима, значительное время сохраняющего устойчивость при превышении критического уровня изъятия. **Практическая значимость:** разработанная модель позволила описать особенность сценария быстрого истощения промысловых запасов из состояния естественных флуктуаций при ситуации длительного поддержания высокой эффективности воспроизводства в отдельных локальных группах рыб.

Ключевые слова — гибридные динамические системы, нелинейные модели популяций, сценарии коллапса биоресурсов, циклы неунимодальных итераций.

Введение

Наблюдаемые с начала 1980-х гг. случаи стремительного сокращения рыбных запасов представляют существенную проблему для экономики приморских регионов. Негативное развитие происходит из состояния популяции, которое оценивается как вполне благополучное, а расчетные сроки восстановления популяции оказываются ошибочными. В связи с разнообразием сопровождающих переход к деградации нелинейных аспектов возникает задача значительной корректировки принципов теории рационального управления биоресурсами, так как такие случаи происходят даже при ведении регулируемого промысла, нацеленного на оптимизацию прибыли.

На основании доступных для изучения графиков промысловой статистики объектов добычи можно сделать вывод, что непосредственно перед моментом «краха» рыболовства фаза процесса, который в современной литературе называют «коллапс», может выглядеть качественно различно. Расхождения могут наблюдаться для таксономически родственных видов рыб, что еще более затрудняет прогнозирование. Механизмы регуляции воспроизводства вариативны как результат длительной адаптации видов и экологи-

чески пластичны, потому говорить об обобщенной модели ситуаций коллапса затруднительно. В связи с этим авторами применяется классифицирующий характерные признаки сценарный подход к моделированию варианта процесса деградации.

При математической формализации деградации представляется перспективным учитывать внутренние закономерности балансирования численности популяций, которые при внешнем воздействии ведут к нарастанию исходной неустойчивости. Одним из важных скрытых механизмов балансирования численности являются популяционные циклы, свойственные многим биологическим видам и целым сообществам. Примером популяционных циклов являются колебания численности канадских зайцев, которые, как известно, могут происходить без участия хищников (рысей) и определяются способностью к восстановлению повреждаемой зайцами растительности. В рыбном промысле наиболее известны, но полностью не изучены сельдяные циклы — периодическое возрастание или полное отсутствие уловов тихоокеанской сельди. Роль индукторов и принципов демпфирования последующих пиков часто оказывается нераскрытой у подобных явлений. Для долгоживущих видов циклы прослеживаются в меньшей степени, но

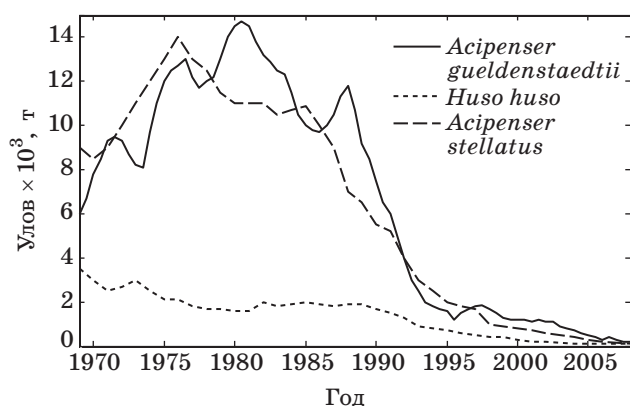
оказывают значительную роль при прогнозировании возможностей промысла.

В статье предлагается оригинальная модель эффективности воспроизводства для промысловой популяции с адаптивным механизмом возникновения цикличности.

Динамические аспекты деградации севрюги и белуги

В работе [1] описана модель деградации, возникающей в связи с серией сезонов повышения уловов и пороговыми изменениями в эффективности воспроизводства. Идея предполагала существование для запасов осетра нетривиально достижимого стабильного равновесия при высокой численности, а также присутствие трех неустойчивых промежуточных точек равновесия, выполняющих роль двигающихся порогов. В такой модели бифуркация, редуцирующая точку стабильного равновесия, запускает фазу растянутой деградации. Динамику продолжительной деградации экологически можно объяснить существенной внутривидовой дифференциацией запаса в форме сезонных репродуктивных рас: изменялся режим эксплуатации и в том числе сроки, что варьировало выживаемость и успех размножения отдельных репродуктивных групп. При интенсивном нерациональном промысле для каждой локальной группы мог быть отмечен пик уловов.

Сценарий с временной хаотизацией представляется не единственным вариантом развития деградации. Для трех популяций осетровых рыб Каспийского моря динамика деградации оказалась различной [2] (рис. 1). Наиболее тривиально сценарий выглядит для белуги *Huso huso*. Деградация этого вида происходит в фор-



■ **Рис. 1.** Отличие коллапса от перелома: динамика уловов севрюги и белуги Каспия

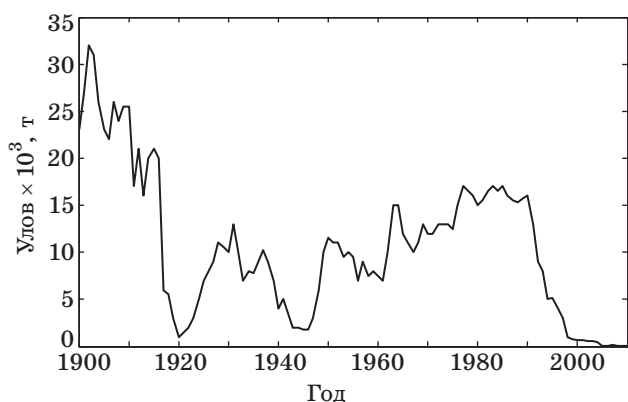
■ **Fig. 1.** The difference between collapse and overfishing: dynamics of catches of stellate sturgeon and beluga of the Caspian Sea

ме монотонного сокращения на всем интервале времени наблюдений без нелинейных эффектов. Эффективность воспроизводства волжской севрюги *Acipenser stellatus* и русского осетра *Acipenser gueldenstaedtii* менялась более отчетливо. С биологической точки зрения наблюдаемые существенные отличия динамики улова у родственных видов объясняются повышением внутривидового разнообразия, что является общим эволюционным трендом для особей, находящихся в замкнутом ареале и с ограниченными ресурсами речных нерестилищ. Показано, что внутривидовые иммунохимические различия у субпопуляций теплолюбивой севрюги выражены отчетливо в реках размножения [3].

Динамику деградации каспийской белуги (см. рис. 1) можно трактовать как характерную для явления «перелома», тогда как для севрюги и осетра наблюдаются основные признаки коллапса. Уловы волжской севрюги колебались значительно: на 60 % за годы относительного благополучия ее запасов [2]. Столь же существенно изменялись показатели эффективности воспроизводства по наблюдениям скатывающейся молодежи до 2007 г., когда численность нерестового запаса сократилась до критической отметки для выживаемости популяции. Перед быстрой фазой 1989–90 г. перехода к необратимой деградации прогнозировалось дальнейшее незначительное увеличение допустимого вылова. Гидрологическая обстановка за всю декаду 1980-х гг. считалась благоприятной для размножения осетровых рыб, и происходил подъем уровня Каспия [4]. Крайне запоздалый запрет коммерческого промысла при том, что сопутствующие перелому эффекты измельчания и ускоренного созревания отмечались специалистами и раньше, пока никак не сказался на восстановлении запасов.

Динамика данных промысловой статистики для севрюги существенно отличается от сценария самого известного коллапса атлантической трески 1992 г., крупной рыбы, обладающей сравнительно большой продолжительностью жизни (20–25 лет). В Канаде после выраженного максимума в 1972 г. уловы трески столь же быстро сократились для среднесезонного минимума, к 1983 г. прошли депрессию, а затем через фазу декады неустойчивых колебаний внезапно полностью закончились. Сценарий такого израсходования вполне был объясним для промысла короткоцикловых рыб, но не укладывался в существовавшие представления об эксплуатации многовозрастного запаса.

Интересно, что показатели суммарного объема вылова всех трех видов осетровых на территории современной России можно отнести к сценарию коллапса через фазу неустойчивых аperiodических колебаний, реализовавшемуся для атлан-



■ **Рис. 2.** Суммарная динамика вылова осетровых рыб в водах России в XX в.
 ■ **Fig. 2.** The overall dynamics of sturgeon fish in Russian waters in the XX century

тической трески, но если рассматривать данные по общим уловам с начала XX в. (рис. 2).

Минимумы вылова связаны с военным временем. Ослабление промысла непреднамеренно пролонгировало процесс истощения общих запасов осетровых, который, тем не менее, обнаружился также внезапно, как и для трески у побережья Лабрадора.

Рассмотрим модель, модифицированную для описания сценариев изменения численности каспийской севрюги, где естественным состоянием популяции служит колебательная динамика.

Формулировка новой модели воспроизводства

Базовая модель [1] описания убыли численности от $N(0)$ до $R = N(T)$ представляет собой систему из двух уравнений на отрезке времени $t \in [0, T]$, составляющем интервал уязвимости для популяции с нерестовым запасом S :

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

где $w(t)$ — вспомогательный параметр индивидуального развития поколения, отражающий изменения пищевых потребностей по мере развития особей; α и β — коэффициенты смертности; $k \in [1/2, 2/3]$.

Начальные условия для уравнения (1) имеют вид $N(0) = \lambda S$, $w(0) = w_0$, где λ — показатель средней плодовитости.

Модель (1) как оператор эволюции функциональной итерации $R_{n+1} = \psi(R_n)$ для величины пополнения R была предназначена преодолеть недостатки применявшихся ранее нелинейных

моделей воспроизводства Рикера и Шепарда, связанных в том числе со свойствами перехода к хаотическому аттрактору через каскад бифуркаций удвоений Фейгенбаума, которые очень сложно биологически интерпретировать. У полярных грызунов известны циклы периода $p = 4$, но составляющие их значения монотонно возрастающие, тогда как новые точки циклов в бифуркациях удвоения появляются по обе стороны от точки, потерявшей устойчивость. Редукция периода $2^i \rightarrow 2k + 1$ невозможна, хотя для грызунов отмечены переходы к нечетным циклам.

Применяя решение задачи Коши (1) в качестве оператора эволюции ψ^n , удалось нарушить один из критериев возникновения бесконечных удвоений периода цикла $p = 2^i$, $i \rightarrow \infty$, сохранив единственный экстремум зависимости $R_m = \max \psi(S)$, и получить необходимое для биосистем свойство бистабильности гибридной траектории:

$$\begin{aligned} \forall x \in \Omega_1 \subset \mathbb{R}^+ : \lim_{n \rightarrow \infty} \psi^n(x) &= 0, \\ \forall y \in \Omega_2 \subset \mathbb{R}^+ : \lim_{n \rightarrow \infty} \psi^n(y) &= R^*, \\ \partial_{\mathbb{R}} \Omega_1 \equiv \partial_{\mathbb{R}} \Omega_2 &= R_1 < R^*. \end{aligned}$$

Система уравнений, численное решение которой привело к динамической системе с двумя аттракторами, предполагалась для целенаправленных модификаций. В предыдущем варианте [1] для динамики промысла и воспроизводства осетра использовался показатель $w(t)$ для определения момента перехода между выделенными эколого-физиологическими стадиями развития. На основе гибридного автомата были реализованы таймированный и два условных перехода, где показатель развития был включен в предикат точки переопределения правой части w_d , которые описывали темпы убыли численности поколения уравнениями

$$\frac{dN}{dt} = \begin{cases} -(\alpha w(t)N(t) + U(S)\beta)N(t), & t < \tau; \\ -(\alpha_1 N(\tau) + \beta)N(t), & w(t) < w_d, (\tau_1); \\ -\left(\alpha_2 \frac{N(\tau_1)}{w(\tau_1)}\right)N(t), & \tau_1 < t < T. \end{cases} \quad (2)$$

Метод позволял быстро вычислять смену режима поведения гибридной системы согласно карте переходов с соответствующим перерасчетом новых начальных условий для выбранной следующей формы правой части. В (2) α_i — последовательно сокращающиеся коэффициенты зависящей от плотности «компенсационной» смертности; β — коэффициент нейтральной убыли. От агрегированного репродуктивного «маль-

тузианского» потенциала в известных подобных моделях было решено перейти к естественному показателю средней плодовитости λ . Изменена была по сравнению с (1) и форма триггерной функции $U(S)$ для описания отрицательного эффекта агрегированной группы, что позволило получить два дополнительных промежуточных состояния равновесия.

Показатель развития был описан для динамически переопределяемой вычислительной структуры условным образом, исходя из расчета конкуренции потребителей ресурсов. Важнейший этап формирования промыслового пополнения, где изменение убыли на 1,5 % уже является существенным, определяется как градуированный интервал уязвимости. Система последовательно исключает из расчетов для старших стадий развития триггерную функцию U и составляющую декомпенсационного фактора смертности β . Отметим, что и в реальности темпы развития не остаются постоянными на интервале времени в раннем онтогенезе.

Для выражения скорости развития существуют известные балансовые модели. Однако непосредственно в модели убыли численности их применить не представляется целесообразным, так как это кривые асимптотического роста, и они не учитывают факторы конкуренции. В рассматриваемом случае нельзя исключать фактор взаимодействия внутри группы, так как существуют факты, которые трудно объяснить иначе. Например, ихтиологами отмечалось [5], что процент промыслового возврата при небольших объемах выпуска заводской молоди в 1970-е гг. был значительно выше, чем при массовой интродукции. В итоге эффективность искусственной интродукции оказалась значительно меньше ожидаемой по оптимистичным планам.

Модель с фактором отклоняющегося развития

В естественной среде есть оптимальная скорость развития. Отклонения от этой скорости в основном не способствуют выживаемости особи. Для анадромных рыб, размножение и первые этапы онтогенеза которых проходят в пресной воде, важно своевременное прохождение смолтификации, когда все системы органов молоди адаптируются к переходу к долгой миграции в условиях более высокой солености Южного Каспия. Оптимальную скорость зададим, взяв за основу известное уравнение Берталанфи, где указан общий баланс для соотношения эффективности анаболизма η и катаболизма ϑ :

$$\frac{dW}{dt} = \eta \sqrt[3]{W^\zeta(t)} - \vartheta W^\sigma(t). \quad (3)$$

Для вычислительных исследований (3) предоставляет достаточную вариативность. Оно используется обычно в частном решении, случае $\sigma = 1$, причем для рыб считают $\zeta = 2$:

$$W_t = \left(\frac{\eta}{\vartheta} - \left(\frac{\eta}{\vartheta} - \sqrt[3]{W_0} \right) e^{-\frac{\vartheta t}{3}} \right)^3.$$

Описание прироста одной зависимостью накопления и распада биомассы на протяжении всего жизненного цикла не представляется биологически обоснованным, потому для ранних стадий онтогенеза молоди показатели могут варьироваться, и σ может отличаться от единицы.

Целесообразно рассмотреть влияние конкуренции внутри группы на динамику индивидуального развития. Внесем влияние, оказываемое плотностью скопления на показатели эффективности анаболизма:

$$\frac{dw}{dt} = \frac{\eta}{\xi v(N(t))} \sqrt[3]{w^\zeta(t)} - \vartheta w^\sigma(t), \quad (4)$$

где давление конкуренции за пищевые ресурсы в группе задается функцией с двумя экстремумами:

$$v(N) = \frac{N}{ze^{-bN}(Pe^{-bN} + 1)}.$$

Значения, соответствующие минимуму $v(N)$, будем считать оптимальными, а локальный максимум функции в данном случае можно объяснить, если обратиться к обработке результатов наблюдений [6], опровергающих однозначное мнение об ускорении темпов развития и увеличении сопутствующих морфометрических характеристик при малой плотности молоди волжской севрюги в выростных водоемах.

Включим показатель отклонения от идеального развития в форме, заведомо не меняющей знак слагаемого в правой части: $\Delta_{W_t} = \sqrt{(W(t) - w(t))^2}$, модифицировав первое уравнение убыли гибридной системы:

$$\frac{dN}{dt} = -(\alpha \Delta_{W_t} N(t) + \beta \Psi(S)) N(t).$$

Триггерную функцию, отражающую действие эффекта Олли на эффективность нереста с необходимым свойством $\lim_{S \rightarrow \infty} \Psi(S) = 1$, определим следующим образом:

$$\Psi(S) = 1 + e^{-\kappa S^2}.$$

Предположим, что происходит изъятие некоторой доли запаса h . В этом случае началь-

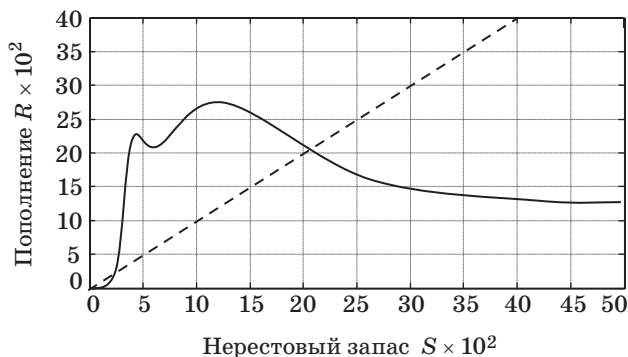
ные условия для уравнения убьют примут вид $N(0) = \lambda(1 - h)S$. Рассмотрим реакцию модели на данное воздействие.

Вычислительное исследование сценария деградации

Ранее все практические применения теории формирования пополнения исходили из наличия максимума эффективности воспроизводства. Фактически разнообразие типов функций $R = f(S)$ можно представить в обобщенной форме $R = aS/(1 + S/K)^\gamma$. С помощью описанного подхода удалось получить при численном решении уравнений агрегированной гибридной системы ненулимодалную зависимость с локальным минимумом, но сохраняющую традиционный с точки зрения общей теории формирования пополнения вид «куполообразной» формы кривой воспроизводства. При этом на графике (рис. 3) сохраняются при ненулевой горизонтальной асимптоте два нетривиальных пересечения зависимости с биссектрисой координатного угла (на рис. 3 отмечена пунктиром) — геометрическим местом стационарных точек.

По наклону касательной очевидно, что значение производной в стационарной точке не удовлетворяет критерию устойчивости $|\dot{\psi}(R^*)| < 1$. Данный критерий устойчивости положений равновесия для дискретных динамических систем выводится из теоремы Зигеля о линеаризации [7]. В критическом случае при $|\dot{\psi}(R^*)| = 1$ возможно сохранение устойчивости, например, в итерациях модели воспроизводства Рикера $x_{n+1} = ax_n e^{-bx_n}$ при значении $a = e^2$ стационарная точка $x^* = \ln(a/b)$ сохраняет устойчивость.

Аттрактором для области Ω_1 по-прежнему является устойчивая точка начала координат. Для области Ω_2 траектория зависимости в параметрической форме (см. рис. 3) образует простой коле-



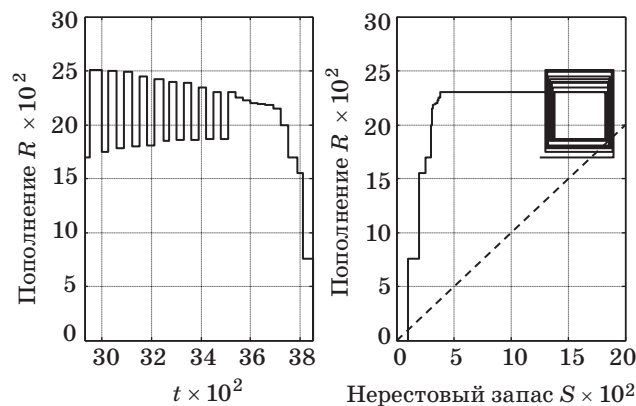
■ **Рис. 3.** Неунимодальная «куполообразная» зависимость эффективности воспроизводства
 ■ **Fig. 3.** Nonunimodal “domed” dependence of reproductive efficiency

бательный режим, формирующий на диаграмме Ламмерея характерный прямоугольник (рис. 4). Полученная зависимость очень благоприятна для рационально ведущегося промысла, даже более выгодна, чем функция пополнения Рикера. Несмотря на богатые возможности изъятия излишнего прироста, модель получает неоднозначные особенности с точки зрения практики управления режимом эксплуатации биоресурсов.

В непрерывно-дискретной системе с величиной доли изъятия h начальные условия на концах непрерывных временных интервалов будут сопрягаться: $N_{n+1}|_{t=0} = (1 - h)\lambda N_n|_{t=T}$.

В условиях наличия промыслового воздействия центр цикла будет смещаться по диагонали влево (см. рис. 4). В сценарии, когда уровень промыслового воздействия уже незначительно превышает оптимальный для эксплуатации, популяция продолжает длительное время поддерживать высокие среднесезонные уловы $Y_n = hR_n$. Популяционная динамика с затухающими колебаниями создает иллюзию благополучия, что служит обоснованием для дальнейшего увеличения квоты вылова, которое становится уже критическим.

В модельном сценарии происходящее понижение уловов трактуется как обычный ход колебаний запаса. В следующем промежутке времени ожидается повышение уловов вслед за естественными флуктуациями, но в этот момент никакого устойчивого цикла для возмущенной динамической системы уже не существует. В вычислительном эксперименте оказывается, что при $\bar{h} = 71\%$ изъятия популяция выдерживает при сохранении слабовыраженных осцилляций, но при $72,7\%$ происходит деградация (см. рис. 4).



■ **Рис. 4.** Сценарий деградации популяции из колебательного режима: временная диаграмма пополнения (слева); диаграмма Ламмерея (справа)
 ■ **Fig. 4.** Scenario of population degradation from the oscillatory regime: time chart of the replenishment (left), Lammerey diagram (right)

В случае осетровых рыб промысел, как оказалось, не мог поддерживать заранее определенный уровень изъятия, потому из-за технологии неводного лова в маловодные годы изъятие оказывалось существенно больше [8].

Сценарий демонстрирует вариант деградации, начинающейся в момент, когда ожидается выход на промежуточный пик в естественных популяционных флуктуациях. Реальность практики управления эксплуатацией биоресурсов и методов оценки промыслового запаса такова, что динамика уловов с регулярными флуктуациями (не превышающими $1/3$ величины среднегодовой уловов) оказывается весьма опасным состоянием, так как в некоторый момент возникает естественное стремление получить улов еще больше. Перспективно и заманчиво оптимизировать затраты и максимизировать прибыль от эксплуатации объекта, и этой задаче посвящено много теоретических работ, обычно с использованием некоторого фиксированного репродуктивного потенциала. Если запасы недоиспользуются и у промысла есть все возможности интенсифицировать эксплуатацию, повысив изъятие $h + \Delta h$, в момент, когда уровень изъятия лишь немного превысит допустимое значение $1,01\bar{h}$, промысел получит регулярные высокие уловы длительное время (рис. 5). Последующее снижение уловов трактуется экспертами следствием естественных причин, потому даже возвращение к исходному уровню уже не останавливает необратимую деградацию.

С течением времени траектория преодолевает неустойчивое положение равновесия. Точка на кривой, безусловно, является математической абстракцией, а в реальности она представляет собой размытый интервал, поэтому положение траектории над или под биссектрисой вероятно. Таким образом, с каждым шагом итерации в этой

области все более уязвимым становится естественное воспроизводство, эффективность которого теперь определяется случайными встречами незначительного количества нерестовых пар. Прекращение естественных осцилляций, как ни странно это отметить, в данном сценарии служит тревожным сигналом для промысла. В рассмотренном нами предыдущем модельном сценарии для осетра [1] реакции на чрезмерный уровень эксплуатации предшественниками деградации становились именно появляющиеся аperiodические колебания значительной амплитуды.

Заключение

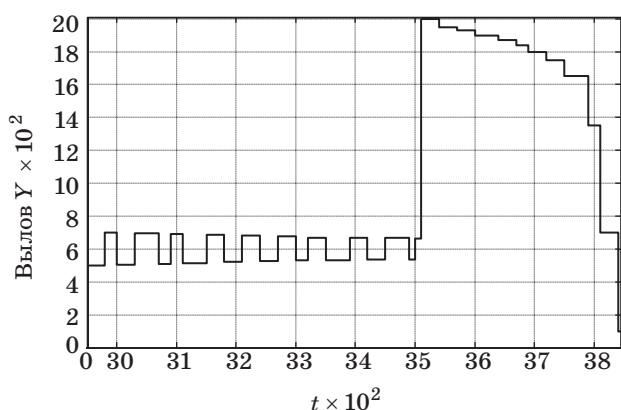
Построенная новая математическая модель деградации позволяет получить зависимость эффективности воспроизводства, занимающую промежуточное положение между выраженной бимодальной кривой и классической куполообразной формой кривой в теории пополнения, обоснованной в работе [9]. Отличием предложенной модели является учет влияния темпов развития на изменение убыли численности на стадиях онтогенеза.

Наличие локальных экстремумов в полученной кривой эффективности воспроизводства — важная характеристика. Локальные экстремумы позволяют выйти за рамки теоремы Сингера [10], которая говорит о единственно возможном притягивающем множестве для итерации унимодального отображения с отрицательным дифференциальным инвариантом Шварца.

В качестве итерационной системы $\psi^n(R_0)$ предложенная модель обладает широкими параметрическими возможностями для метаморфозов с появлением всех возможных видов бифуркаций, как прямых, так и обратных. Реализуется не бесконечный каскад удвоений с образованием канторовского аттрактора при увеличении параметра, но после нарастания периода 2^i происходят обратные бифуркации $p = 2^{i-1}$ при увеличении данного параметра. Данный вид изменения поведения траектории определяется как «paired cascade» [11].

Далеко не все параметрические диапазоны модели имеют адекватную биологическую интерпретацию, но в данном случае в вычислительных исследованиях выходящие за рамки интерпретации значения можно без особого труда разграничить. Модель демонстрирует колебательный режим в биологически обоснованном диапазоне параметров, факторов формирования пополнения, но в величине уловов регулярные колебания будут отражаться только при незначительном уровне изъятия.

В вычислительном сценарии при введении нового уровня изъятия, превышающего крити-



■ Рис. 5. Динамика уловов в сценарии интенсификации промысла

■ Fig. 5. Dynamics of catches in the intensification scenario of the fishery

ческий, достаточно долгое время не наблюдается отчетливых признаков перелома, что соответствует реальности. Публикуемая общая промысловая статистика не может дать адекватного представления о состоянии популяции. В сложной динамике необходимо анализировать показатели улова в расчете на промысловое усилие, количество поимок за единицу времени работы орудия лова. Промысел будет компенсировать разреженность уже малочисленного запаса за счет интенсификации. В момент времени, когда уловы вернулись к прежнему уровню при сохраняющемся промысловом усилии (количестве проводимых тралений), необходимо немедленно вводить мораторий на промысел. В работе [8] отмечается, что в отдельные годы изъятие из нерестового запаса севаго доходит до $h = 0,89$. Подобные оценки, как оказывается в реальности, можно получить

только после израсходования промыслом поколений. Потому регулирование рыболовства путем установления квот вылова представляется методом, не спасающим от моделируемого нами развития деградации обильных запасов.

Перспективы восстановления популяции связаны с большей сохранностью частично изолированных субпопуляций, менее подверженных промыслу и не генерирующих автоколебания. Гипотетически указанные различия в свойствах функций эффективности воспроизводства у трех видов осетровых рыб Каспия возникли в ходе вынужденного увеличения эволюционного разнообразия при ограниченных ресурсах замкнутого ареала, выразившегося в диверсификации нерестового поведения.

Работа выполнена в рамках проекта РФФИ для молодых ученых № 16-37-00028.

Литература

1. Соловьева Т. Н., Переварюха А. Ю. Динамическая модель деградации запасов осетровых рыб со сложной внутривидовой структурой // Информационно-управляющие системы. 2016. № 4. С. 60–67. doi:10.15217/issn1684-8853.2016.4.60
2. Рубан Г. И., Ходоревская Р. П., Кошелев В. Н. О состоянии осетровых в России // Астраханский вестник экологического образования. 2015. № 1. С. 42–50.
3. Переварюха Ю. Н., Гераскин П. П., Переварюха Т. Ю. Сравнительный иммунохимический анализ внутривидовых особенностей сывороточных белков севаго *Acipenser stellatus* (Acipenseriformes, Acipenseridae) Каспийского бассейна // Вопросы ихтиологии. 2011. № 3. С. 405–410.
4. Гутенева Г. И., Фомин С. С., Дедикова Т. Н. Влияние волжского стока на естественное воспроизводство осетровых рыб // Рыбное хозяйство. 2015. № 3. С. 103–105. doi:10.15217/issn1684-8853.2016.4.60
5. Ходоревская Р. П. Значение естественного нереста и искусственного осетроводства в формировании запасов осетровых Каспийского моря // Астраханский вестник экологического образования. 2015. № 2. С. 74–89.
6. Рябова Г. Д., Климонов В. О., Афанасьев К. И. и др. Изменчивость морфометрических и генетических характеристик молоди севаго при выращивании в прудах с различной плотностью посадки // Генетика. 2006. № 2. С. 244–255.
7. Арнольд В. И. Геометрические методы в теории обыкновенных дифференциальных уравнений. — М.: МЦНМО, 2012. — 384 с.
8. Лепилина И. Н., Довгопол Г. Ф., Коноплева И. В. Оценка влияния водности на миграцию осетровых рыб в Каспийском бассейне // Инженерно-строительный вестник Прикаспия. 2013. № 2. С. 32–39.
9. Ricker W. E. Computation and Interpretation of Biological Statistics of Fish Populations // Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada. 1975. N 119. P. 1–382.
10. Singer D. Stable Orbits and Bifurcations of the Maps on the Interval // SIAM Journal on Applied Mathematics. 1978. N 35. P. 260–268.
11. Sander E., Yorke J. Connecting Period-Doubling Cascades to Chaos // International Journal of Bifurcation and Chaos. 2012. N 2(22). P. 22–38.

UDC 639.215.2

doi:10.15217/issn1684-8853.2017.6.58

Model of Caspian Stellate Sturgeon Stock Depletion with Cyclic Component of Population Dynamics

Solov'eva T. N.^a, PhD, Tech., Associate Professor, al2tn@yandex.ru

Perevaryukha A. Yu.^b, PhD, Tech., Senior Researcher, madelf@pisem.net

^aSaint-Petersburg State University of Aerospace Instrumentation, 67, B. Morskaia St., 190000, Saint-Petersburg, Russian Federation

^bSaint-Petersburg Institute for Informatics and Automation of the RAS, 39, 14 Line, V. O., 199178, Saint-Petersburg, Russian Federation

Introduction: The depletion of commercial fish stocks can develop rapidly but with various dynamic aspects. Threshold effects can combine with natural population regimes: transient aperiodic fluctuations or stable cyclic oscillations. The combination of non-linear

mechanisms for biosystem regulation becomes a part of the systemic problem of organizing fishery management. This complicates the timely prediction of the depletion with all the shortcomings of the accounting methods. Analysis of a group of similar situations requires specific scenario models. **Purpose:** Creating scenario models for operational forecasting of valuable fish stock depletion. **Results:** A model is developed which determines the number of generations, using the deviation degree for the speed indicator of dimensional development at the early ontogeny stages. This is important for the Caspian stellate sturgeon population which is unevenly spread and genetically differentiated. A reproductive dependence is obtained, which presupposes the existence of a stable cyclic attractor in a region bounded by a repeller point. However, this dependence does not meet the criteria of a standard cascade of period-doubling bifurcations. Excessive fishing changes the parameters of the oscillatory regime which can stay stable for a considerable time when the critical level of seizure is exceeded. **Practical relevance:** The developed model made it possible to describe the peculiarity of the situation when a commercial fish stock gets rapidly depleted from the state of natural fluctuations with the effect of long preservation of high reproductive efficiency in separate local groups of sturgeons.

Keywords — Hybrid Dynamical Systems, Nonlinear Models of Populations, Bioresource Collapse Scenarios, Nonunimodal Iteration Cycles.

References

1. Solov'eva T. N., Perevaryukha A. Y. Dynamic Model of Depletion of Sturgeon Stocks with Complex Intrapopulation Structure. *Informatsionno-upravliaiushchie sistemy* [Information and Control Systems], 2016, no. 4, pp. 60–67 (In Russian). doi:10.15217/issn1684-8853.2016.4.60
2. Ruban G. I., Hodorevskaja R. P., Koshelev V. N. On the Status of Sturgeon in Russia. *Astrakhanskii vestnik ekologicheskogo obrazovaniia*, 2015, no. 1, pp. 42–50 (In Russian).
3. Perevaryukha Y. N., Geraskin P. P., Perevaryukha T. Y. Comparative Immunochemical Analysis of Intraspecific Features of Serum Proteins of Sturgeon *Acipenser stellatus* (Acipenseriformes, Acipenseridae) Caspian. *Voprosy ikhtiologii*, 2011, no. 3, pp. 405–410 (In Russian).
4. Guteneva G. I., Fomin S. S., Dedikova T. N. The Influence of the Volga Flow on Natural Reproduction of Sturgeon. *Rybnoe khoziaistvo*, 2015, no. 3, pp. 103–105 (In Russian).
5. Khodorevskaya R. P. The Value of the Natural Spawning and Artificial Breeding of Sturgeon in the Formation of Reserves of the Sturgeon of the Caspian Sea. *Astrakhanskii vestnik ekologicheskogo obrazovaniia*, 2015, no. 2, pp. 74–89 (In Russian).
6. Ryabova G. D., Afanasev K. I., Moskaleichik F. F., et al. Variation in Morphometric and Genetic Characteristics of Stellate Sturgeon Juveniles Raised at different Densities. *Russian Journal of Genetics*, 2006, no. 2, pp. 182–191.
7. Arnold V. I. *Geometrical Methods in the Theory of Ordinary Differential Equations*. New York, Springer, 1988. 341 p. doi: 10.1007/978-1-4612-1037-5
8. Lepilina I. N., Dovgopol G. F., Konopleva I. V. Assessment of the Impact of Water Availability on Sturgeon Migration in the Caspian Basin. *Inzhenerno-stroitel'nyi vestnik Pri-kaspiia*, 2013, no. 2, pp. 32–39 (In Russian).
9. Ricker W. E. Computation and Interpretation of Biological Statistics of Fish Populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*, 1975, no. 119, pp. 1–382.
10. Singer D. Stable Orbits and Bifurcations of the Maps on the Interval. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 1978, no. 35, pp. 260–268.
11. Sander E., Yorke J. Connecting Period-Doubling Cascades to Chaos. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 2012, no. 2(22), pp. 22–38.