

## МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ СТРУКТУРИРОВАННЫХ СУБПОПУЛЯЦИЙ ОСЕТРОВЫХ РЫБ КАСПИЯ С УЧЕТОМ ОТКЛОНЕНИЙ В ТЕМПАХ РАЗВИТИЯ МОЛОДИ

В. А. ДУБРОВСКАЯ<sup>1)</sup>, А. Ю. ПЕРЕВАРЮХА<sup>2)</sup>, И. В. ТРОФИМОВА<sup>3)</sup>

<sup>1)</sup>Санкт-Петербургский государственный университет аэрокосмического приборостроения,  
ул. Большая Морская, 67, 190000, г. Санкт-Петербург, Россия

<sup>2)</sup>Санкт-Петербургский институт информатики и автоматизации РАН,  
14-я линия Васильевского острова, 39, 199178, г. Санкт-Петербург, Россия

<sup>3)</sup>Санкт-Петербургский государственный университет,  
Университетский пр., 35, 198504, г. Петергоф, Россия

Моделируется динамика биоресурсов для ситуации с разделяющейся на частично репродуктивно обособленные группировки исходной популяцией, которая при определении стратегии эксплуатации представляется единым промысловым запасом. В случае когда промысловая статистика не способна разграничивать данные по локальным группам, имеющим экологические отличия размножения, может возрасти роль второстепенных факторов при оценке эффективности пополнения запаса, что актуально для осетровых рыб Каспийского моря. Субпопуляционные группы неравномерно сохраняют ожидаемые показатели в прогнозах успешности воспроизводства при одинаковом изменении гидрологической обстановки. Предложено в качестве дополнительного показателя в модели формирования пополнения использовать темпы развития молоди, которые могут характеризоваться значимыми колебаниями из-за межгрупповой конкуренции. Представлена система дифференциальных уравнений, где на выживаемость поколения на трех эколого-физиологических этапах развития молоди существенно влияет отклонение в размерном развитии, которое рассчитывается на основе базовой феноменологической модели скорости роста, заданной известным уравнением роста Берталанфи. Развитие непрерывно-дискретной итерационной динамической системы, полученной из решения системы уравнений, характеризуется возможностью притяжения к двум альтернативным циклическим аттракторам, что соответствует переходящим флуктуациям с высокой или низкой численностью для сложноструктурированной популяции анадромных видов рыб.

**Ключевые слова:** модели биологических процессов; репродуктивная изоляция; темпы роста осетровых.

**Благодарность.** Работа выполнена в рамках проекта Российского фонда фундаментальных исследований № 16-37-00028 для молодых ученых «Разработка непрерывно-событийной вычислительной модели эффективности воспроизводства каспийской севрюги в условиях неопределенности репродуктивной изоляции субпопуляционных группировок».

### Образец цитирования:

Дубровская В. А., Переварюха А. Ю., Трофимова И. В. Модель динамики структурированных субпопуляций осетровых рыб Каспия с учетом отклонений в темпах развития молоди // Журн. Белорус. гос. ун-та. Биология. 2017. № 3. С. 76–86.

### For citation:

Dubrovskaya V. A., Perevaryukha A. Yu., Trofimova I. V. Model of dynamics of structured subpopulations of sturgeon fish in the Caspian Sea takes into account deviations in the rate of development of immature fish. *J. Belarus. State Univ. Biol.* 2017. No. 3. P. 76–86 (in Russ.).

### Авторы:

**Виктория Андреевна Дубровская** – ассистент кафедры информационных технологий в бизнесе Института технологий предпринимательства.

**Андрей Юрьевич Переварюха** – кандидат технических наук; старший научный сотрудник лаборатории прикладной информатики.

**Инна Владимировна Трофимова** – кандидат физико-математических наук; доцент кафедры моделирования экономических систем факультета прикладной математики и процессов управления.

### Authors:

**Victoria A. Dubrovskaya**, assistant at the department of information technology in business, Institute of entrepreneurship technologies.

*torry\_2902@mail.ru*

**Andrey Yu. Perevaryukha**, PhD (technical sciences); senior researcher at the applied informatics laboratory.

*madelf@pisem.net*

**Inna V. Trofimova**, PhD (physics and mathematics); associate professor at the department of modeling of economic systems, faculty of applied mathematics and management processes.

*isolovyeva@mail.ru*

## MODEL OF DYNAMICS OF STRUCTURED SUBPOPULATIONS OF STURGEON FISH IN THE CASPIAN SEA TAKES INTO ACCOUNT DEVIATIONS IN THE RATE OF DEVELOPMENT OF IMMATURE FISH

V. A. DUBROVSKAYA<sup>a</sup>, A. Yu. PEREVARYUKHA<sup>b</sup>, I. V. TROFIMOVA<sup>c</sup>

<sup>a</sup>*Saint Petersburg State University of Aerospace Instrumentation,  
67 Bolshaya Morskaya Street, Saint Petersburg 190000, Russia*

<sup>b</sup>*Saint Petersburg Institute of Informatics and Automation of RAS,  
39 Line 14 Vasil'evskii ostrov, Saint Petersburg 199178, Russia*

<sup>c</sup>*Saint Petersburg State University, 35 University Avenue, Peterhof 198504, Russia*

*Corresponding author: A. Yu. Perevaryukha (madelf@pisem.net)*

The article discusses modeling the dynamics of bioresources for the situation with a population that is divided into partially reproductively isolated groups of the initial population, which, when determining the exploitation strategy, is represented as a single commercial stock. In the case when fishing statistics are not able to delineate data on local groups that have ecological differences in reproduction, the role of secondary factors in assessing the efficiency of replenishment may increase, which is important for Caspian Sea sturgeons. Subpopulation groups unevenly retain the indicators expected from them by experts, according to forecasts of the success of reproduction with the same change in the hydrological situation. We propose to use as a supplementary indicator in the model of calculating the value of replenishment the development rate of juvenile, which may experience significant fluctuations due to intergroup competition. The system of differential equations is presented for analysis, where the developmental survival in the three ecology-physiological stages of juvenile development is significantly affected by the deviation in dimensional development, which is calculated from the basic phenomenological growth rate model given by the well-known von Bertalanffy equation. The dynamics for the trajectory obtained from the solution of the system of equations of a continuous-discrete iterative dynamic system is characterized by the possibility of attraction to two alternative cyclic attractors, which corresponds to fluctuating fluctuations with a high or low number for a complex-structured fish population.

**Key words:** dynamic models of biological processes; reproductive isolation; rates of sturgeon growth.

**Acknowledgements.** The work was carried out within the project of the Russian Foundation for Basic Research No. 16-37-00028 for young scientists «Development of a continuous-event computational model of the efficiency of reproduction of the Caspian Sea stellate sturgeon in the conditions of uncertainty in reproductive isolation of subpopulative groups».

Существует много моделей математической биологии, но уравнения абстрактной популяции не могут учитывать важные специфические аспекты конкретной ситуации. В случае осетровых рыб при эксплуатации общего запаса биоресурсов имеет место достаточно сложная внутривидовая структура. Применяемые методы обработки промысловой статистики по объективным причинам не обеспечивали (и не имели экономической мотивации) проведения диверсифицированного анализа популяционной динамики. Осетровые рыбы формируют в нерестовых реках репродуктивные расы (яровые и озимые), отличающиеся по оптимальным условиям нереста. Вклад групп в общий репродуктивный потенциал различен, и успешность размножения рас изменялась из-за антропогенного вмешательства в гидрологический режим рек. Более того, промысловая статистика не различала даже обособленные по современной классификации два вида: русского и персидского осетров. Управляемая система характеризовалась нарастающей внутренней гетерогенностью и частичной обособленностью своих составляющих, развитой в ходе длительной эволюционной адаптации видов.

Мониторинг воспроизводства двух видов осетровых рыб на Нижней Волге [1] позволил, в частности, выявить, что действующие зависимости в формировании поколений для двух близких видов осетровых рыб могут оказаться вдруг достоверно различными. Между представителями групп одного вида установлены достоверные иммунохимические отличия, но эти методы сложны для использования в промысловом учете [2], потому для построения моделей эффективности воспроизводства нужно использовать косвенные показатели влияния структурированности запаса при нересте. В настоящей работе нами последовательно совершенствуется метод моделирования с акцентом на неравномерности онтогенеза. Подход предназначен для критических режимов в динамике интересующих нас популяций.

### Структура гибридной системы для экологических задач

В работе [3] нами развита базовая модель формирования пополнения в виде системы уравнений взаимосвязанной убыли численности. Основная идея формализации процесса формирования пополнения заключается в описании убыли начальной численности поколения  $N(0)$  от момента выхода из икри-

нок дифференциальным уравнением с переопределяемой структурой на кадрированном промежутке времени  $[0, T]$ . Разные факторы смертности и ее изменение по мере развития особей можно учитывать в явном виде при помощи следующей системы:

$$\frac{dN}{dt} = \begin{cases} -(\alpha w(t)N(t) + U\beta)N(t), & t < \tau, \\ -\left(\frac{\alpha_1 N(\tau)}{w(\tau)} + \beta\right)N(t), & t > \tau, w(t) < w_{D2}, \\ -\alpha_2 w(t)N^2(t), & w(t) < w_{D3}, \end{cases} \quad (1)$$

где  $\alpha$  – коэффициент, зависящий от плотности компенсационной смертности;  $\beta$  – коэффициент нейтральной убыли. От абстрактного «репродуктивного потенциала» разумно перейти к естественному показателю средней плодовитости  $\lambda$ , оцениваемой по данным мониторинга. Начальные условия для уравнений  $N(0) = \lambda S$  следующие:  $\tau$  – длительность первой стадии с эндогенным питанием – для осетровых в среднем составляет 8–10 сут;  $w_D$  – условный уровень развития, при достижении которого меняется действие факторов смертности, что интерпретируется экологией обитания молоди при самостоятельной миграции рыб. Для случая бассейнового выращивания вместо величины  $w(\tau)$  в знаменателе второй формулы системы (1) мы предполагаем существенную роль запаздывания на третьей стадии развития  $N(t - \zeta)$ .

Модель рассчитана на применение инструментальной среды моделирования, обладающей библиотекой численных методов с изменяющимся шагом интегрирования для систем дифференциальных уравнений первого порядка. Событийность в изначально непрерывных вычислительных моделях может использоваться для дальнейшего совершенствования модели.

### Метод ограниченного функционального дополнения

В модели (1)  $U[x]$  – триггерный функционал с ограниченной областью значений. Смысл предложенного нами метода функционалов заключается в том, чтобы выразить влияние экстремальных условий на успех размножения. Для ситуации вспышки численности такой подход оказался даже более актуален, чем в сценарии деградации сложноструктурированной популяции севрюги. Триггерный функционал совсем не обязательно может включаться в уравнение первой стадии развития, где он учитывает количество неоплодотворенной икры и ухудшение условий из-за размножения вредных микроорганизмов после гибели нерестовых кладок. Исходная форма однопараметрического функционала  $U[S] = (1 - \exp(-cS))^{-1}$  не единственно возможная. В некоторых случаях можно предположить немонотонную зависимость. Точнее, действующая зависимость может изменяться с течением времени, если она описывает действие экологического эффекта Олли на группу особей. Механизмы эволюционной адаптации, выраженные в репродуктивной изоляции отдельных групп, позволят преодолевать негативное действие эффекта на уровне локальной субпопуляции и далее восстановить исходный ареал вида.

В перспективе дальнейшей модификации авторы изначально предполагали более сложную изменчивость динамики используемого показателя размерного развития  $w(\tau)$ . Данный показатель исходно рассматривался нами как вспомогательный и предназначенный для формирования предикатов при вычислении моментов смены режима поведения в гибридной системе. Все «настоящие» модели роста организмов исходят из формализации баланса анаболизма и катаболизма, но для математического рассмотрения распада и накопления биомассы предполагается наличие полностью сформированных жизненно важных систем организма. В момент истинности предиката происходит переопределение начальных условий для расчета убыли поколения на следующем кадре непрерывного модельного времени. Найден путь более обоснованного использования в первом уравнении  $\alpha \Xi N^2(t)$  с показателем отклонения в развитии ( $\Xi > 0$ ) от некоторого оптимального  $\bar{w}$ , которое и должно оказывать влияние:

$$\Xi = \sqrt{(w(t) - \bar{w})^2}.$$

В результате мы получаем структуру, где дискретная составляющая траектории гибридной непрерывно-дискретной модели исследуется в вычислительной среде как итерация отображения с несколькими экстремумами.

### Вариативность динамики популяционных моделей

В изолированном случае без внешнего управления динамическая система изменения состояния популяции представляется тройкой  $\langle M, T, \psi \rangle$ , состоящей из фазового пространства  $M$ , переменной, выполняющей роль времени  $T$ , оператора эволюции  $\psi$ . Для  $\forall x \in M$  и  $\forall t, s \in T$ , выполняется условие:

$\psi(\psi(x, t), s) = \psi(x, s + t)$ . Множество  $\{\psi^{(i)}(x)\}_{i \in T}$  – фазовая траектория точки  $x$ . Значения переменных в последующий момент рассчитываются из текущих значений по закону, называемому оператором эволюции. В нашем случае оператором будет обсуждаемая зависимость исходного запаса и полученного от него нового поколения, и нас интересуют разновидности асимптотики фазовой траектории. Биологическая часть теории и применения метода изложена в [4] и анализировалась нами в [3].

Эволюция диссипативной динамической системы во времени представляется движением точек в фазовом пространстве к аттрактору, подмножеству фазового пространства  $A \subseteq M$ , инвариантному 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  $\lim_{t \rightarrow \infty} \psi^{(t)}(y) = A$ . Для дискретных динамических систем классифицируют три топологические разновидности аттракторов [5]. Регулярным аттрактором для отображения интервала  $\psi: I \rightarrow I$  считаются состояние равновесия с неподвижной точкой  $x^*$ :  $\lim_{t \rightarrow \infty} \psi^{(t)}(y) = x^*$  и устойчивый цикл, соответствующий режиму периодических автоколебаний.

Для предложенной в [4] популяционной модели итераций  $x_{n+1} = ax_n e^{-bx_n}$  помимо хорошо известного каскада удвоений [6] наблюдаем серию касательных бифуркаций с появлением устойчивых циклов периодов  $p \neq 2^i$  при последовательном увеличении, начиная с  $a^1 = e^2$ . Как известно, если одномерное отображение  $R_{j+1} = \psi \leq (R_j)$  при значении параметра  $a = \hat{a}$  имеет цикл периода  $p = 3$ , то оно при  $\hat{a}$  имеет и бесконечное множество циклов всех других периодов. В [7] доказано, что если одномерное отображение  $\psi: I \rightarrow I$  имеет цикл  $p = n$ , то оно также имеет циклы со всевозможными периодами  $\tilde{n}_i$ , предшествующими числу  $n$ , среди целых чисел, выписанных в специальном порядке, который завершает число три [7], однако в теореме Шарковского ничего не говорится об устойчивости данных циклов.

Явление перемежаемости предшествует появлению окон. Перемежаемостью считается режим чередования во времени почти регулярных колебаний (ламинарная фаза) с интервалами хаотического поведения (турбулентная фаза). Перед появлением циклических точек график третьей итерации функции  $f^3(S) \equiv f(f(f(S)))$  образует каналы, по которым в строгой последовательности траектория движется довольно долго. Выход точки траектории из канала определяет короткую турбулентную фазу. Выявление такого поведения при настройке параметров может служить индикатором близости бифуркационных значений.

Появление хаоса интерпретировалось в биологическом контексте как последствие повышения репродуктивного потенциала популяции. В  $x_{n+1} = ax_n e^{-bx_n}$  этому термину соответствует параметр  $a$ , но для динамики подобных унимодальных отображений при  $[a_1, \hat{a}]$  мы увидим набор резких изменений поведения, для которых нам трудно найти рациональное толкование. При использовании более сложных нелинейных дискретных моделей с внешним воздействием практические выводы будут определяться свойствами критерия устойчивости аттрактора уже как функции нескольких переменных. Рассматривая различные воздействия на популяцию, подчиняющуюся  $x_{n+1} = ax_n e^{-bx_n} \pm kx_n$ , мы получим, например, что искусственное воспроизводство хаотизирует динамику, а промысловое изъятие, наоборот, уменьшает амплитуду колебаний. Однако выводы будут тождественны для целого семейства итераций функций, удовлетворяющих критериям теоремы Сингера, называемым SU-отображениями. Используемый нами ранее в [3] эффект граничного кризиса аттрактора выходит за эти рамки.

### Аспекты проявления скрытых механизмов регуляции

Анализ свойств  $\{\psi^{(i)}(x)\}_{i \in T}$  обоснован для анадромных видов, заходящих для нереста на речном грунте. Популяция осетра испытала не просто промысловое истощение на рубеже 1980-х гг., что случалось со многими видами, но стремительное сокращение по сценарию, определенному нами как «немонотонный коллапс» из псевдостабильного состояния (рис. 1).

При таком сценарии специалисты не могут предвидеть кризис. Непосредственно перед фазой коллапса предполагалось увеличение уловов из-за благоприятности гидрологического тренда. Можно констатировать безвозвратную деградацию волжского осетра и особенно более уязвимой севрюги, так как остановить нелегальную добычу не удастся, несмотря на включение всех каспийских видов осетровых рыб в Красную книгу в 2010 г. [8]. Нелегальная добыча снижается, но, как показывают наши модели, критическим может стать и самое незначительное превышение допустимой доли изъятия. Искусственное воспроизводство оказалось не столь эффективно, как планировалось в оптимистичных прогнозах рыбхозов с заявленным коэффициентом промыслового возврата в размере 3 %.

Изучение ретроспективных данных о популяциях анадромных рыб Каспия позволило выявить нелинейные особенности в формировании пополнения, которые оказались различными у двух видов. Ранее основным фактором считались параметры гидрологического режима. Количество пропущенных



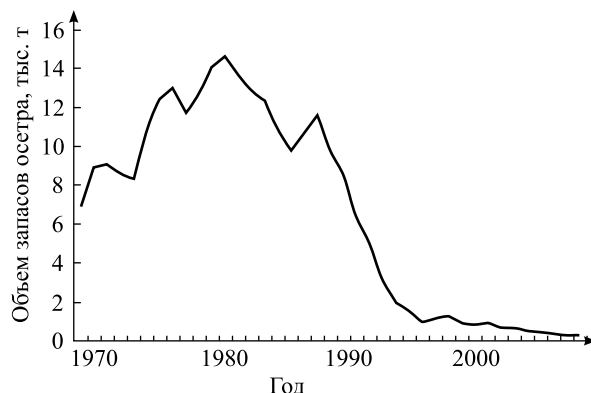


Рис. 1. Стремительное сокращение запасов осетра после серии пиков вылова, тыс. т

Fig. 1. Rapid reduction in sturgeon stocks after a series of catch peaks, thousand tonnes

на нерест в Волгу производителей за период наблюдений изменялись существенно: от 2500 тыс. экз. в 1979–1981 гг. до 25 тыс. экз. в 2000-х гг. [9]. В настоящее время мы не имеем достоверной информации о состоянии нерестовой части популяций, отдельные поимки рыб носят случайный характер. Имеются сведения с 1968 г. об общей численности осетровых Каспийского моря по данным тралового учета [10]. Некоторые специалисты сомневаются в правомерности применяемых методик подсчета, где данные по поимке рыб в небольших участках моря экстраполируются на всю акваторию. Другая проблема состоит в недостаточной сегментации данных учета, не опубликованы сведения о дифференцированном вылове озимых и яровых репродуктивных рас осетровых рыб. Данные о русском и персидском осетрах не разделялись, притом что у видов различен температурный оптимум нереста [11].

Главное, что позволило понять сравнение различных сведений, – это то, что наблюдается статистически достоверный пороговый эффект скачкообразного перехода эффективности воспроизводства на некий отличный от нуля минимальный показатель, он не отмечен специалистами при составлении промысловых прогнозов. Для волжской севрюги, размножающейся в тех же условиях, только в более поздние сроки, отмечен и максимум, и локальный минимум в эффективности воспроизводства, что зависит от условий среды.

Существуют примеры неожиданного для ихтиологов восстановления запасов даже долго созревающих рыб. В 1990-х гг. восстановила промысловое значение истощенная в 1960-х гг. популяция сига в оз. Онтарио (рис. 2).

Задолго до деградации ежегодные уловы сига *Coregonus clupeaformis* прошли очевидный пик перепада и выглядели стабильно. После падения вылова в Канаде ожидали скорого его восстановления

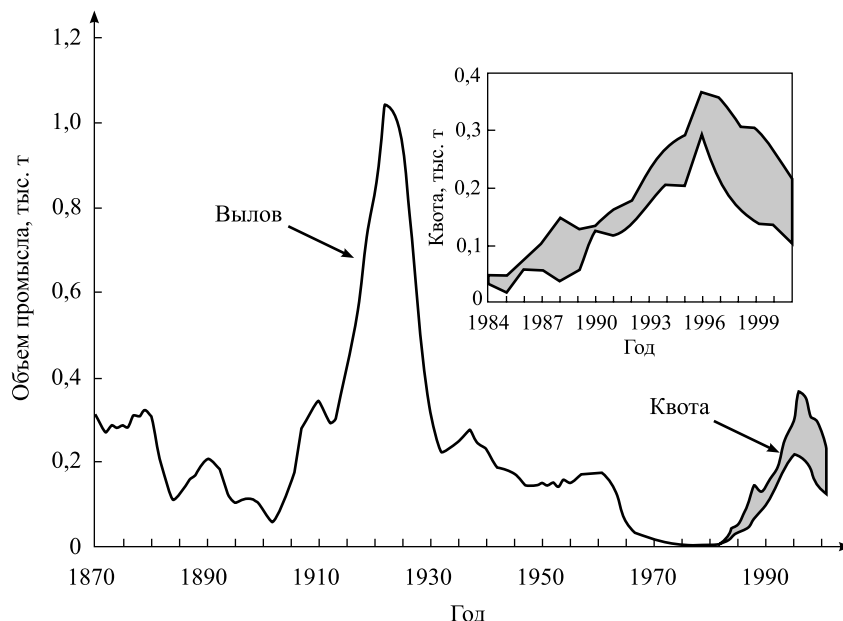


Рис. 2. Крах и восстановление промысла сига в оз. Онтарио, тыс. т [12]

Fig. 2. The collapse and restoration of the fishery in the lake Ontario, thousand tonnes [12]

за счет резерва не вступивших в промысел поколений, но период депрессии затянулся на четверть века. Запасы сига в оз. Онтарио восстановились после, казалось, полной потери промыслового значения, так как сохранились локальные группы, для которых эффективность воспроизводства сохраняется даже при небольшой численности. В Ладожском озере сиг *Coregonus lavaretus* аналогично присутствует в ряде известных рыбакам локальных форм. Способствующий выживаемости механизм адаптации малочисленного вида как стратегию локального убежища «рефугиум» модельно описать можно только обсуждаемым методом в виде специальной усложненной предикативной структуры.

### Базовая модель выживаемости с динамикой развития

Вернемся к базовой модели репродуктивного потенциала с сохранением непрерывного характера функциональной зависимости, которую можно модифицировать методом гибридных динамических систем. Учтем снижение эффективности нереста из-за уменьшения количества икры, реально вступившей в репродуктивный процесс, при  $S \ll R^*$ . Прямой учет такой зависимости становится необходимым при моделировании динамики популяций, подвергающихся интенсивному промыслу. В настоящее время нет оснований полагать, что севрюга смогла преодолеть такое снижение, как это произошло с сегом в оз. Онтарио.

Примем, что скорость роста находится в обратной зависимости от численности поколения, но не в обратно пропорциональной, а дробно-степенной и действует до перехода на активное питание из-за увеличения пищевых потребностей малоподвижной молодежи. Убыль численности поколения  $N(t)$  на интервале модельного времени  $[0, T]$  опишут объединенные в систему два дифференциальных уравнения ( $\alpha, \beta, c$  – константы):

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = -(\alpha w(t)N(t) + \Theta(S)\beta)N(t), \\ \frac{dw}{dt} = \frac{g}{\sqrt{N^k(t)} + \zeta}, \end{cases} \quad (2)$$

где  $S$  – величина нерестового запаса;  $w(t)$  – уровень размерного развития поколения, влияющий на увеличение пищевых потребностей;  $g$  – параметр, учитывающий ограниченность количества доступных для молодежи кормовых объектов;  $\zeta$  – параметр, ограничивающий темп развития вне зависимости от  $N(t)$ ;  $\lambda$  – средняя плодовитость особей, определяющая начальные условия для вычисления задачи Коши  $w(0) = w_0$ ,  $N(0) = \lambda S$ ;  $\alpha$  – коэффициент квадратично зависимой (компенсационной) смертности;  $\beta$  – коэффициент декомпенсационной смертности;  $k \in [1, 2]$ ; интервал уязвимости  $t \in [0, T]$  специфичен для видов рыб, в некоторых экстремальных случаях зависит от уровня половодья. При незначительном количестве повторно нерестующих рыб численно из (2) вычисляем  $S = N(T)$ . Учет повторного нереста приведет к формированию вектор-столбца  $\bar{S}$  нерестующих поколений и расчету начальных условий:  $N(0) = \lambda_1 S_1 + \dots + \lambda_i S_i$ .

Выберем другой триггерный функционал:  $\Theta(S) = 1 + \exp(-cS^2)$ , причем  $\lim_{S \rightarrow \infty} \Theta(S) \rightarrow 1$  – быстро убывающая функция, отражающая действие известного эффекта агрегированной группы [13]. Не вступившие в репродуктивный процесс кладки икры после гибели ухудшают токсикологическую обстановку на нерестилище;  $c$  – степень действия эффекта, который триггерно выключается, если численность нерестующих особей осетровых исторически оптимальна.

Когда численность нерестового стада низкая, то большая протяженность русловых нерестилищ и растянутость сроков миграции становятся уже негативными факторами.

Графиком исследованной с применением численного решения в инструментальной среде последовательности задач Коши (2) для вычисления численности выживших особей поколения к моменту времени  $T$  новой модели является унимодальная кривая с уменьшающимся наклоном ниспадающей правой ветви. Кривая (рис. 3, кривая относительно биссектрисы координатного угла) имеет ненулевую горизонтальную асимптоту, две нетривиальные точки пересечения с биссектрисой координатного угла  $R = S$  и двумя точками перегиба.

От дифференциальных уравнений на интервале  $t \in [0, T]$  вернемся к дискретной задаче. Будем исследовать дискретно-непрерывную гибридную систему, где нас интересует дискретная составляющая траектории, дающая положение нового нерестующего поколения. Качественная динамика модели зависит от математических свойств выбранной функции эффективности воспроизводства, особенно вне диапазона оптимальной численности нерестового стада. Важны как относительные положения минимума и максимума зависимости и даже количество точек перегиба. Фазовое пространство динамической

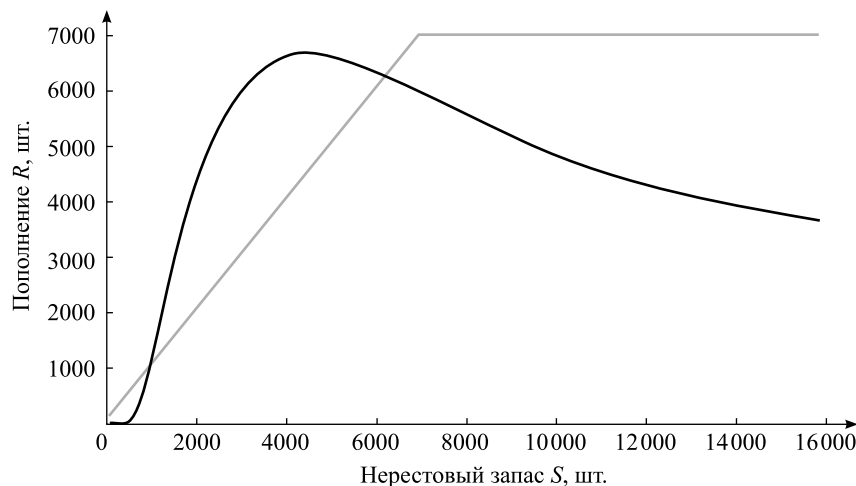


Рис. 3. Модельная зависимость  $R = f(S) = N(T)$

Fig. 3. Model dependence  $R = f(S) = N(T)$

системы  $\psi^n(R_0)$  с оператором эволюции в виде системы (2) разделено на две области притяжения:  $\Omega_1$  и  $\Omega_2$ . Границей между областями является неустойчивая стационарная точка  $R_1^*$  первого пересечения кривой с биссектрисой  $R = S$ . Анализ устойчивости неподвижных точек дискретно-непрерывной системы в инструментальной среде можно проводить с использованием свойства второй итерации  $\psi(\psi(x))$ . Необходимым и достаточным условием устойчивости неподвижной точки одномерного отображения  $x^*$  является неравенство:  $\psi^2(x) > x$  при  $x < x^*$ ,  $\psi^2(x) < x$  при  $x > x^*$ .

Второе равновесие  $R_2^*$  устойчиво (обходится без бифуркаций удвоения периода).

### Структура изменений скорости роста в онтогенезе

Многokратное увеличение кормовой базы не приводит к пропорциональному скачку скорости роста рыб, так как они потребляют не более необходимого суточного рациона. В связи с этим очевидный на первый взгляд вариант совершенствования модели с отдельным описанием динамики кормовых организмов  $g(t)$ , например известным уравнением Ферхюльста

$$\frac{dg}{dt} = rg \left( 1 - \frac{g}{K} \right) - \gamma N w,$$

где  $\gamma$  отражает эффект хищничества, не принесет желаемого результата. Помимо того, что имеется предел насыщения, рыба способна искать корм на ограниченной площади, потому оказываются безрезультатными попытки разрежения взрослого стада для увеличения рыбопродуктивности водоема.

Развитие методов моделирования процессов, связанных с особенностями раннего онтогенеза, сталкивается с проблемой происходящих изменений в динамике развития, которые не ограничиваются только увеличением массы и линейных размеров. Большинство организмов до вступления в репродуктивный процесс проходят ряд последовательных этапов, различных по физиологическому строению и пищевому поведению. Появляющиеся на свет уже полностью сформированными млекопитающие являются продуктом совсем недавнего эволюционного развития. У вылупляющихся из икринок личинок рыб происходит ряд метаморфозов с появлением органов дыхания, пищеварения и передвижения. Переходов между стадиями у молоди осетровых рыб, происходящими быстро, физиологи выделяют гораздо больше [14], но для задач разработки вычислительных моделей нужно выделить не более трех эколого-физиологических этапов развития.

Современные средства компьютерного моделирования позволяют исследовать событийно-управляемые динамические системы, где течение заданного системой уравнений неизменного процесса прерывается в моменты событий и происходят определенные перестроения в уравнениях. Промежутки относительной стабильности в развитии рыб между двумя скачкообразными изменениями можно обособлять отрезками непрерывного времени. На концах отрезков в специально отделенных выделенных временных лакунах допустимо проводить предикативное переопределение вычислительной структуры. Возникает необходимость введения в модель условий реализации событий и иерархии модельного гибридного времени, заключенного в пронумерованную последовательность кадров для переопределения начальных условий и вычисления задачи Коши на следующем непрерывном кадре.

Помимо дифференцированного описания смертности изменяющимися уравнениями в (1) биологически обоснованной представляется другая, нетривиальная реализация идеи этапности. В базовую модель включен фактор скорости роста, которая при рассмотрении этапов развития не может быть неизменной. Если смертность полагаем зависимой от прироста, следовательно, будет логичным формализовать влияние резких перемен в темпах приращения биомассы, происходящих при успешном достижении организмом следующего этапа.

Известно несколько различных моделей роста организмов, они дают представление о регуляции предельных размеров особи вида и подходят к накоплению биомассы как непрерывному явлению, не учитывая переходные процессы при формировании систем жизнедеятельности на ранних этапах развития. У осетровых и лососевых рыб относительно продолжительное время по сравнению с другими видами занимает смешанное питание. На самой первой стадии икринки питание происходит эндогенно за счет запаса питательных веществ [15] и скорость роста не может считаться положительной, но этот небольшой промежуток времени следует включить в этап, завершающийся резорбцией желточного мешка и переходом на активное питание. Скорость роста – линейная, с незначительным коэффициентом наклона к оси абсцисс, сохраняется до тех пор, пока личинкам не станут доступны подвижные кормовые объекты. Условием для перехода пусть служит накопление достаточного показателя  $\bar{w}$ .

На втором этапе скорость роста уже зависит от плотности конкурирующих за пищевые ресурсы и еще недостаточно подвижных личинок. Характер зависимости прироста от плотности – малоисследованный вопрос, имеющиеся результаты экспериментов в искусственных условиях несколько противоречивы из-за разных условий содержания и кормления молоди. Сюда входит вопрос не только питания, но и достаточного обеспечения всех биохимических процессов кислородом [16]. Наиболее правдоподобно, что зависимость обратная, дробно-степенная, пропорциональна  $N^{-z}$ , и показатель  $z < 1$  – дробь от  $\frac{1}{3}$  до  $\frac{2}{3}$ . После начала миграции в потоке воды к эстуарию Каспийского моря зависимость от плотности должна снижаться, а в прудовых условиях даже фиксировалось повышение упитанности при более плотном зарыблении уже подросшей молодью. Второе уравнение в системе (2) переопределим в виде структуры с дважды изменяющейся правой частью. Каждому виду правой части сопоставлено условие завершения активности для данной фазы скорости весового прироста:

$$\frac{dw(t)}{dt} = \begin{cases} \rho, & t < \tau, \\ \zeta \frac{w(t)}{\sqrt{N}}, & t > \tau, w(t) < w_1, \\ \eta \sqrt{w(t)^2} - \vartheta w(t), & w(t) > w_1, t < T, \end{cases} \quad (3)$$

где  $\tau$  – длительность периода развития до полного израсходования питательных запасов желточного мешка, определяемая биологическими особенностями вида с линейным коэффициентом прироста  $\rho < 1$ , который в среднем для поколения должен быть положительным;  $w_1$  – уровень развития, при достижении которого изменяется характер метаболизма из-за смены характера питания. На втором этапе может наблюдаться депрессия роста при повышенной плотности. При переходе модели к описанию третьего этапа предполагается, что скорость роста свободно мигрирующей молоди не определяется более численностью поколения. Третий вид правой части представляет собой балансовое уравнение разности между синтезируемой биомассой с параметром анаболизма  $\eta$  и убылью вещества при метаболическом распаде, которое было предложено в [17]. Успешный рост в дальнейшем делает недоступным молодь для большего числа мелких окуневых хищников. Половозрелые осетровые не имеют естественных врагов, что позволяет убрать из уравнений убыли численности взрослых зависимый от плотности фактор смертности.

### Интересные свойства новой модели

Модель (3) показала наибольшую параметрическую вариабельность динамических режимов поведения по сравнению с итерациями SU-отображения  $x_{n+1} = ax_n e^{-bx_n}$  и даже нашей модели кризиса аттрактора в [3]. Вычислительное исследование дискретной составляющей новой, непрерывно-событийной, динамической системы показало разнообразие качественной динамики, управляемое более чем одним бифуркационным параметром с появлением всех типов бифуркаций, возможных для функциональных итераций. С применением переопределяемого уравнения темпа развития, калибруя соотношения модельных параметров, можно получить сложные формы зависимости, имеющие более одного экстремума: на рис. 4 представлен вариант, соответствующий зависимости в эффективности воспроизводства



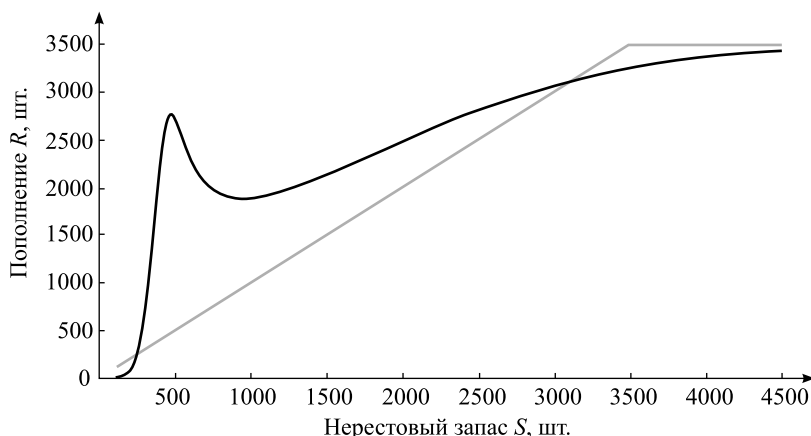


Рис. 4. Вариант новой модельной зависимости для севрюги

Fig. 4. The variant of the new model dependence for stellate sturgeon

для волжской севрюги. Положение экстремумов относительно стационарных точек – важная характеристика для динамики, так как влияет на характер границ областей притяжения аттракторов. Для найденных сценариев перехода к апериодической динамике и обратно к регулярной еще не разработано обобщенного строго математического описания, подобного теории ренормализации в объяснении свойств универсальности перехода к хаосу через каскад Фейгенбаума, отдельные частные результаты получены экспериментальными компьютерными методами.

В динамической системе, как оказалось, при плавном изменении одного параметра бифуркации меняются с прямых на обратные. Сначала при увеличении параметра происходит каскад удвоений периода  $p = 2^{i+1}$ ,  $i \rightarrow \infty$ , сменяющийся обратным процессом – последовательного, кратного двум уменьшения периода цикла  $p = 2^{i-1}$ , т. е. прямая и обратная бифуркации бывают при увеличении одного и того же бифуркационного параметра. Подобные «парные каскады» обнаруживались ранее в двумерных отображениях типа аттрактора Эно, и пока не ясно, может ли получить данный сценарий поведения биологическое объяснение.

В числе других нелинейных эффектов можно наблюдать появление в диапазоне значений параметра одновременно существующих в  $\Omega_2$  двух устойчивых циклов периода  $p = 2$ .

Представленные на рис. 5 четыре новые стационарные точки (показаны на рис. 5 стрелками), появившиеся у второй итерации модельной зависимости  $\psi(\psi(S))$ , образуют два цикла периода  $p = 2$  у итераций  $x_{n+1} = \psi(x_n)$ , что невозможно для функций, удовлетворяющих критериям теоремы Сингера.

Появление альтернативных циклов может иметь популяционную интерпретацию для структурированной популяции, когда одна из составляющих – частично изолированная группа – начинает изменять свою численность по циклу с меньшей амплитудой.

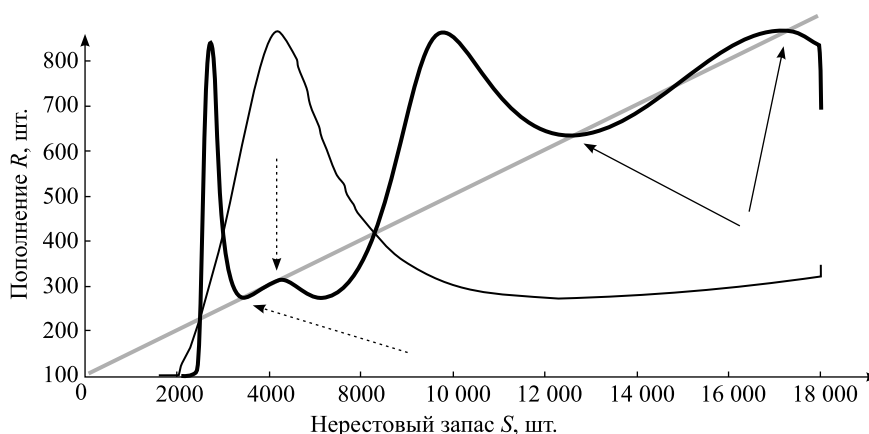


Рис. 5. Появление двух циклов периода  $p = 2$  для  $\psi(\psi(S))$

Fig. 5. The appearance of two cycles of the period  $p = 2$  for  $\psi(\psi(S))$

## Заключение

В предложенной методике трактовка эффективности воспроизводства осетровых рыб в модели не задается параметром репродуктивного потенциала, но определяется через убыль численности поколения на ранних этапах развития. Скорость убыли изменяется по мере успешности развития поколения. Базовая модель отражает наличие критической, минимально допустимой численности для благополучного существования вида. Присутствует 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  $R \times S$ . Если численность популяции будет соответствовать области притяжения этого аттрактора, произойдет вымирание. Эффективность воспроизводства популяции, находящейся в надкритическом диапазоне состояния нерестового запаса, весьма велика, что часто служит поводом для ошибочных оптимистичных промысловых прогнозов. Это выражается в форме небольших пиков на графиках вылова сига и осетра. Популяция долго может поддерживать высокий процент изъятия, но потом произойдет резкое снижение уловов. Коллапс происходит так, будто это короткоцикловый вид, а не популяция, состоящая минимум из семи возрастных групп. Коллапс сложно предвидеть экспертам, ориентирующимся на влияние гидрологических факторов. На Нижней Волге в 1980-х гг. они были благоприятны.

В ходе совершенствования метода предложена модель с учетом скачкообразно меняющейся скорости роста в виде гибридной системы на основе предикативного изменения правой части дифференциального уравнения. Обнаружена возможность притяжения соседствующих в некоторой области  $\delta \in \Omega_2$  начальных точек к двум альтернативным циклическим траекториям. Эффект сосуществования циклов не наблюдается на бифуркационных диаграммах. Интервал значений параметра, в котором существует один из циклов, весьма узок, потому для популяции вероятность динамики с переходом на другой устойчивый цикл кажется незначительной. Обоснование такого поведения можно представить для случая нарастающей в процессе адаптации популяционной дивергенции – начальной стадии симпатрического видообразования. Две группы размножаются в сходных условиях, но при этом факторы репродуктивной изоляции уже становятся действующим механизмом. Вместе с растущей дифференциацией для каждой группы обособляется собственная зависимость эффективности воспроизводства, а обобщенная видовая зависимость становится более размытой с обособлением подвидов. Тогда выбор альтернативного цикла актуально трактовать в контексте разнообразия эволюционной стратегии размножения. Гипотеза может служить объяснением возникновения значимых отличий для зависимости запаса и пополнения всех каспийских осетровых. В локальной обособившейся группе перестает действовать отрицательный эффект Олли, который здесь описан функционалом со свойством  $\lim_{S \rightarrow \infty} \Theta(S) \rightarrow 1$ . Для некоторых видов рыб всегда было свойственно обособление локальных «туводных» сообществ, но мигрирующие формы обеспечивали связность – генетическую панмиксию. В современных условиях длительные миграции на порядок увеличивают риск промысловой гибели рыб, соответственно, возрастает отбор аллельных вариантов генов, способствующих оседлой жизни.

Неустойчивое равновесие представляется точкой-репеллером, но в реальности эта размытая область, где положение функции над биссектрисой или под ней имеет вероятностный характер. Вероятность превышения плавно убывает, но оставляет шансы на восстановление запасов при отсутствии промысла за счет сохранности локальных форм, менее подверженных промысловой смертности на миграционных путях. Осетровым рыбам свойственна значительная внутривидовая дифференциация, например в форме образования сезонных репродуктивных рас [2], что способно привести к будущему восстановлению популяций по экологической стратегии «рефугиум» – расселению малой выжившей группы из локального ареала, но это сугубо вероятностный сценарий.

## Библиографические ссылки

1. Veshchev P. V., Guteneva G. I. Efficiency of natural reproduction of sturgeons in the Lower Volga under current conditions // Russ. J. Ecol. 2012. Vol. 43, № 2. P. 142–147.
2. 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 // J. Ichthyol. 2011. Vol. 51, № 5. P. 392–397.
3. Переварюха А. Ю. Исследование модели эксплуатируемой популяции со сложными видами аperiodической переходной динамики // Вестн. БГУ. Сер. 1, Физика. Математика. Информатика. 2015. № 3. С. 96–103.
4. Ricker W. Stock and recruitment // J. Fisheries research board of Canada. 1954. № 11. С. 559–623.
5. Guckenheimer J. Sensitive dependence on initial conditions for unimodal maps // Comm. Mathem. Phys. 1979. Vol. 70. P. 133–160.

6. Feigenbaum M. Universal behavior in nonlinear systems // *Phys. D*. 1983. Vol. 7. P. 16–39.
7. Sharkovskii A. N. Coexistence cycles of continuous map of the line into itself // *Int. J. Bifurcat. & Chaos*. 1995. Vol. 5. P. 1263–1273.
8. Khodorevskaya R. P., Kalmykov V. A. Formation of populations of Acipenseridae sturgeons in the Volga-Caspian basin // *J. Ichthyol.* 2014. Vol. 54, issue 8. P. 576–583.
9. Панин Г. Н., Мамедов Р. М., Митрофанов И. В. Современное состояние Каспийского моря. М. : Наука, 2005.
10. Лезега М. И., Маилин Р. А. К методике исследования численности осетровых в Каспийском море // Тезисы отчетной сессии ЦНИОРХ. Астрахань, 1974. С. 82–83.
11. Perevaryukha Y. N. Present status of Caspian sturgeons, biodiversity and some problems of their specific identification by molecular genetic, including caviar // The 4<sup>th</sup> International Symposium on Sturgeon (Oshkosh, 8–13 July, 2001). Oshkosh, 2001.
12. Hoyle J. Status of Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*) in Lake Ontario and the Response to the Disappearance of *Diporeia* spp. // Proceedings of a workshop on the dynamics of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) in the Great Lakes. 2005. P. 47–61.
13. Courchamp F., Ludek B., Gascoigne J. Allee Effects in Ecology and Conservation. New York : Oxford University Press, 2008.
14. Artyukhin E. N. On biogeography and relationships within the Acipenser // *The Sturgeon quarterly*. 1995. Vol. 3, № 2. P. 6–8.
15. Анисимова И. М., Лавровский В. В. Ихтиология. М. : Высшая школа, 1983.
16. Ryabova G. D. Variation in morphometric and genetic characteristics of stellate sturgeon juveniles raised at different densities // *Russ. J. Genet.* 2006. Vol. 42, № 2. C. 182–191.
17. Von Bertalanffy L. Quantitative laws in metabolism and growth // *Quart. Rev. Biol.* 1957. Vol. 32. P. 217–231.

## References

1. Veshchev P. V., Guteneva G. I. Efficiency of natural reproduction of sturgeons in the Lower Volga under current conditions. *Russ. J. Ecol.* 2012. Vol. 43, No. 2. P. 142–147.
2. 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. *J. Ichthyol.* 2011. Vol. 51, No. 5. P. 392–397.
3. Perevaryukha A. Y. Investigation of the model of the exploited population with complex types of aperiodic transient dynamics. *Vestnik BSU. Ser. 1, Phys. Math. Inform.* 2015. No. 3. P. 96–103 (in Russ.).
4. Ricker W. Stock and recruitment. *J. Fisheries research board of Canada*. 1954. No. 11. C. 559–623.
5. Guckenheimer J. Sensitive dependence on initial conditions for unimodal maps. *Comm. Math. Phys.* 1979. Vol. 70. P. 133–160.
6. Feigenbaum M. Universal behavior in nonlinear systems. *Phys. D*. 1983. Vol. 7. P. 16–39.
7. Sharkovskii A. N. Coexistence cycles of continuous map of the line into itself. *Int. J. Bifurcat. & Chaos*. 1995. Vol. 5. P. 1263–1273.
8. Khodorevskaya R. P., Kalmykov V. A. Formation of populations of Acipenseridae sturgeons in the Volga-Caspian basin. *J. Ichthyol.* 2014. Vol. 54, issue 8. P. 576–583.
9. Panin G. N., Mamedov R. M., Mitrofanov I. V. The current state of the Caspian Sea. Moscow : Nauka, 2005 (in Russ.).
10. Legeza M. I., Mailian R. A. Towards a methodology for studying the number of sturgeon in the Caspian Sea. *Abstracts of the Reporting Session of the Central Scientific Research Institute. Astrakhan'*, 1974. P. 82–83 (in Russ.).
11. Perevaryukha Y. N. Present status of Caspian sturgeons, biodiversity and some problems of their specific identification by molecular genetic, including caviar. *The 4<sup>th</sup> International Symposium on Sturgeon* (Oshkosh, 8–13 July, 2001). Oshkosh, 2001.
12. Hoyle J. Status of Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*) in Lake Ontario and the Response to the Disappearance of *Diporeia* spp. *Proceedings of a workshop on the dynamics of lake whitefish (Coregonus clupeaformis) in the Great Lakes*. 2005. P. 47–61.
13. Courchamp F., Ludek B., Gascoigne J. Allee Effects in Ecology and Conservation. New York : Oxford University Press, 2008.
14. Artyukhin E. N. On biogeography and relationships within the Acipenser. *The Sturgeon quarterly*. 1995. Vol. 3, No. 2. P. 6–8.
15. Anisimova I. M., Lavrovsky V. V. Ichthyology. Moscow : Higher School, 1983 (in Russ.).
16. Ryabova G. D. Variation in morphometric and genetic characteristics of stellate sturgeon juveniles raised at different densities. *Russ. J. Genet.* 2006. Vol. 42, No. 2. C. 182–191.
17. Von Bertalanffy L. Quantitative laws in metabolism and growth. *Quart. Rev. Biol.* 1957. Vol. 32. P. 217–231.

Статья поступила в редколлегию 20.05.2017.  
Received by editorial board 20.05.2017.