

УДК 517.9:575.174

© А. Ю. Переварюха

## ЦИКЛИЧЕСКИЕ КОЛЕБАНИЯ И ЭТАПНОСТЬ РАЗВИТИЯ В НОВЫХ МОДЕЛЯХ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ<sup>1</sup>

В статье исследуется нелинейная модель репродуктивной активности популяции, реализованная в форме гибридного автомата в среде автоматизации моделирования на основе представлений о скачкообразных изменениях в развитии организмов. Разработана математическая модель, описывающая явление «сглаженного» максимума для графика по данным о воспроизводстве популяции *Acipenser guldenstaedtii*. Исследование модели предсказывает существование циклических изменений численности популяции в условиях неопределяющей роли промыслового воздействия.

*Ключевые слова:* моделирование динамики популяций, гибридные динамические системы.

### Введение

Физик Ричард Фейнман, занимавшийся некоторое время биологией, отметил, что в этой науке очень легко найти вопрос, который был бы очень интересным и на который никто не знал бы ответа, в физике приходится идти гораздо глубже, прежде чем можно найти интересный вопрос. Не будет преувеличением сказать, что математическая биология, и в особенности математическая теория динамики популяций, сама скорее относится к области вопросов. В ее основе нет какого-то четкого и фундаментального положения, подобного зависимости массы и энергии в современной физике. Но данная особенность и делает эту междисциплинарную науку интереснейшей областью исследований, где до сих пор можно предлагать новые теории и методы изучения.

В экологии принято мнение, что численность популяции лимитирована, и скорость роста уменьшается с увеличением плотности. Самая известная модель, формализующая такую зависимость, — логистическое уравнение Ферхюльста. Однако конкретная форма зависимости скорости роста от плотности для многих популяций явно различная и существует по крайней мере одна популяция, которая не укладывается в рамки этого представления — популяция человека. Трудность моделирования процессов в саморегулируемых и изменчивых природных системах очевидна. Часто интуитивно ожидаемые последствия от управляющего воздействия, например от увеличения доли искусственного воспроизводства, приводят к непредвиденным результатам для хозяйственной практики.

Настоящая работа посвящена разработке комплекса моделей процесса формирования пополнения популяций рыб и качественному анализу характеристик фазовых портретов нелинейных динамических систем, описывающих указанные процессы. Общей целью всех проводимых автором модельных исследований является системный анализ опыта хозяйственного использования биоресурсов Каспийского моря. С 1998 г. осетровые включены в список особо охраняемых рыб (Приложение II Конвенции о международной торговле видами дикой фауны и флоры, находящимися под угрозой исчезновения). В настоящее время промышленный лов в Российской Федерации запрещен, и осетровые Каспия потеряли промысловое значение.

В соответствии с принятым определением Дж. Джефферса под системным анализом в экологии понимается упорядоченная организация данных в виде формальных моделей, сопровождающаяся их анализом. К проблемам осетрового хозяйства методы исследования динамических моделей ранее не применялись.

<sup>1</sup>Работа выполнена при финансовой поддержке Правительства Санкт-Петербурга.



Рис. 1. Кривая модели У. Рикера.

### § 1. Теория о зависимости запаса и пополнения и методы ее математической формализации

Подход, основанный на роли компенсационной смертности как важнейшего регулирующего фактора, развивается в рамках теории формирования пополнения. Модели «запас–пополнение» формализуют процесс формирования численности поколения, начиная с ранних стадий развития. Актуальность разработки комплекса новых моделей запас–пополнение обусловлена значительными недостатками существующих моделей, имеющих ограничения на их использование в режиме имитационного моделирования, в особенности при изучении популяций, подвергшихся чрезмерной промысловой эксплуатации. Например, наибольший темп пополнения по модели Рикера наблюдается при деградации нерестового запаса, что не соответствует известному в экологии принципу Олли.

Автором был проведен анализ методами нелинейной динамики известной модели У. Рикера [1]. Предложенная им в 1954 г. биологическая теория и кривая пополнения (рис. 1) — пример того, какие проблемы могут возникать в математической биологии, ограничивающейся статистикой. В дальнейших работах Рикер развивал способы оценки коэффициентов по имеющимся данным наблюдений, не установив возможности возникновения топологически неэквивалентных фазовых портретов, в том числе странного аттрактора при изменении параметров этой модели. Для данной модели реализуется переход к хаосу через каскад бифуркаций удвоения периода.

В настоящей работе автор стремится не ограничиваться статистической обработкой данных и рассматривать с применением методов нелинейной динамики качественные изменения в поведении динамических моделей экологических процессов.

Для задач имитационного моделирования автором была разработана новая модель убыли первоначальной численности поколения на интервале уязвимости  $t \in [0, T]$  в виде системы дифференциальных уравнений, учитывающая влияние уровня развития особей на смертность [2]. Дополнительно введена функция  $\Theta(S)$ , отражающая снижение эффективности воспроизводства при деградации популяции, которая связана с уменьшением вероятности встречи особей в сезон размножения (эффект Олли):

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

где  $S$  — величина нерестового запаса;  $w(t)$  отражает уровень размерного развития, определяющий увеличение пищевых потребностей;  $g$  — параметр, учитывающий лимитированность доступной кормовой базы;  $\zeta$  — параметр, задающий ограничение темпов развития, не зависящее от численности;  $\alpha$  — коэффициент компенсационной смертности;  $\beta$  — коэффициент

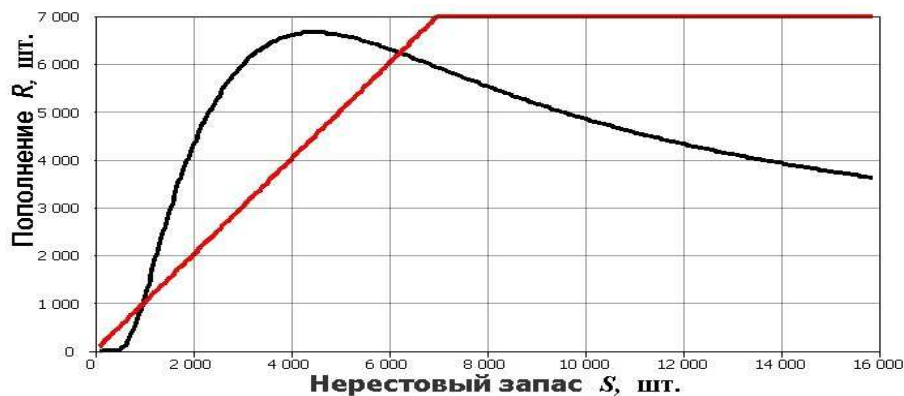


Рис. 2. Кривая разработанной модели (1)

декомпенсационной смертности;  $k < 1$ . Убывающая функция  $\Theta(S) \rightarrow 1$  при  $S \rightarrow \infty$  отражает явление снижения эффективности воспроизводства при уменьшении нерестового запаса.  $c$  — параметр, характеризующий степень выраженности данного эффекта, названного именем W.C. Allee. Начальные условия системы уравнений задаются следующим образом:  $N(0) = \lambda S$ ,  $w(0) = w_0$ , где  $\lambda$  — средняя плодовитость особей.

Графиком предложенной и исследованной с применением численного решения системы уравнений (1) как функции, вычисляющей численность выживших особей поколения к моменту времени  $T$  новой модели, является куполообразная кривая с уменьшающимся наклоном ниспадающей правой ветви (рис. 2). Кривая имеет ненулевую горизонтальную асимптоту и две нетривиальные точки пересечения с биссектрисой координатного угла  $R = S$  и соответственно, две области притяжения, что определяет качественное отличие поведения траектории динамической системы от модели У. Рикера или альтернативной, часто применяемой дробно-линейной модели запас–пополнение, предложенной Р. Бивертеном и С. Холтом (рис. 3). Модель, предложенная Дж. Шепардом, в зависимости от подбора коэффициентов может быть похожа либо на модель Рикера, либо на модель Бивертена–Холта и также не описывает важные для динамики популяции эффекты.

Последующее изучение деградирующих популяций позволило автору отметить некоторые интересные, но сложные и неожиданные эффекты в формировании пополнения, редко наблюдаемые у находящихся в стабильном состоянии популяций. Данные о воспроизводстве стабильной популяции будут группироваться на графике в окрестности точки равновесия. Появление куполообразной последовательности точек на графике должно служить индикатором неустойчивости популяционных процессов. Изучение популяции вне состояния равновесия, в котором смертность уравнивается рождаемостью, представляет интерес как теоретическое осмысление результатов длительного антропогенного воздействия на природную систему.

## § 2. Исследование особенностей воспроизводства волжских осетровых

Целью проводимых исследований является изучение последствий хозяйственного использования биоресурсов Каспия, приведшего к деградации промысловых запасов многих популяций. Необходимость в разработке моделей непосредственно возникла в результате изучения воспроизводства различных анадромных рыб. Задачей работы стало дальнейшее приближение кривой модели формирования пополнения и наблюдаемого в реальности описанного ниже эффекта.

Анализ имеющихся данных из [3], [4] и [5] (и ряда аналогичных публикаций ихтиологов) о воспроизводстве волжских популяций осетровых показал наличие очевидной, но существенно более сложной зависимости между количеством пропущенных производителей и численностью скатившейся молоди. Визуализация данных наблюдений с использованием метода скользящей средней по методу Рикера [6] привела к выводу, что на некотором промежутке значений  $S$

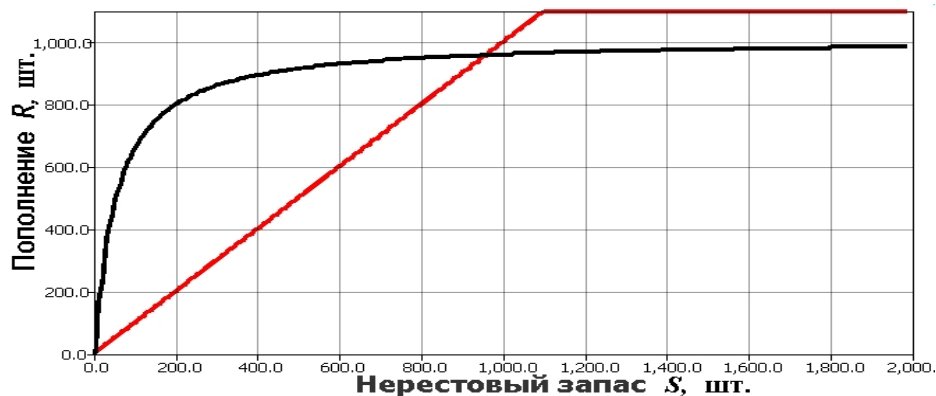


Рис. 3. Кривая модели Бивертон-Холта

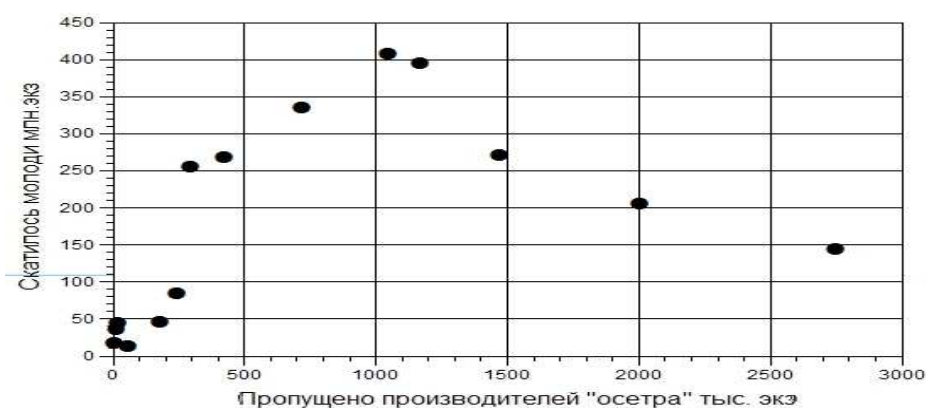


Рис. 4. Эмпирические данные о воспроизводстве осетра

наблюдаются явные принципиальные отклонения от полученной автором ранее теоретической формы кривой запас-пополнение, а для некоторых популяций у кривой наблюдается более одного максимума. Зависимость между нерестовым запасом и количеством скатившейся в море молоди для осетра характеризуется деформацией купола (рис. 4). Этот эффект свидетельствует о более сложном и распределенном во времени механизме действия компенсационной смертности. Общий характер графика является следствием длительного воздействия интенсивного промысла на многовозрастную популяцию.

Необходимо отметить, что под названием «осетр» промысловая статистика и отчеты КаспНИРХ суммировали без разделения сведения о двух обитающих в Каспийском море видах — русском и менее многочисленном персидском осетре, фигурировавшем в отчетах часто под характеристикой нерестящегося в летнее время.

Проблема существования волнообразных кривых воспроизводства выявлена не автором, так называется один из подразделов работы У. Рикера «Stock and recruitment», где приведена гипотетическая кривая воспроизводства горбуши реки Мак-Клинтон (Британская Колумбия), но тогда такая форма кривой не получила необходимой математической интерпретации. По-видимому, эффект характерен для анадромных рыб, для которых характерно наличие периода ската в пресной воде и солоноводного периода, в котором дополнительно действует компенсационный фактор.

Выявленный сложный характер зависимости заставил существенно переосмыслить лежащие в основе модели (1) предположения о механизмах, влияющих на скорость убыли первоначальной численности поколения и привел к идее дифференцированного описания изменений численности в зависимости от стадии развития. Изучение биологических особенностей вида

привело к выводам о существенном влиянии пороговых эффектов, имеющих теоретическое биологическое обоснование в трудах В. В. Васнецова и развитое в работах Е. Ф. Еремеевой и А. И. Смирнова [7]. С учетом этих представлений коэффициент  $\alpha$  нельзя считать ни постоянным, ни монотонно изменяющей значение функцией  $\alpha_w(t) = \alpha w(t)$ , и правая часть первого уравнения не может рассматриваться как гладкая.

### § 3. Гибридные динамические системы и способы их исследования

Для решения проблемы моделирования скачкообразных изменений в развитии особей, влияющих на величину коэффициентов смертности, автором было решено воспользоваться методологией разработки и программной реализации гибридных динамических систем, модифицировав ее под особенности решаемой проблемы.

Часто в моделируемых системах может происходить взаимодействие длительных и мгновенных процессов. В решении задач создания модели такой системы возникает необходимость приостанавливать длительные процессы и выполнять заданную последовательность дискретных действий. С проблемой необходимости исследования таких систем сталкивались достаточно давно [8]. В современных условиях развития вычислительных систем для решения изложенной выше проблемы целесообразно воспользоваться гибридным представлением времени:

$$\tau = \{ \{ \text{Gap\_pre}_1, [0, T_1], \text{Gap\_post}_1 \}_1, \dots, \{ \text{Gap\_pre}_n, [T_{n-1}, T_n], \text{Gap\_post}_n \}_n \},$$

где  $\text{Gap\_pre}$  — «временная щель» для вычисления согласованных начальных условий и проверки предиката на левом конце промежутка очередного длительного поведения;  $\text{Gap\_post}$  — «временная щель» для вычисления новых начальных условий на правом конце текущего промежутка  $\tau_i$ .  $T_i$  — время срабатывания перехода или точка, в которой становится истинным предикат события, приводящего к смене поведения. Гибридное время состоит из пронумерованной и упорядоченной последовательности «кадров», в которых непрерывная составляющая времени сменяется дискретными отсчетами. Скорость мгновенных процессов полагается бесконечной. Гибридное поведение может являться следствием совместного функционирования непрерывных объектов и дискретных регуляторов или наличием мгновенных качественных изменений в непрерывном объекте. Простой пример — колебания релейного маятника, подверженного воздействию периодической кусочно-постоянной силы.

При достижении особых состояний в пространстве переменных состояния (событий) могут изменяться значения параметров в правых частях, форма правой части или число уравнений. События описываются предикатами, выделяющими из всех состояний системы событие, приводящие к смене поведения. До появления современных вычислительных мощностей в случае описанных изменений в правой части применялся метод «припасовывания», когда нелинейные функции аппроксимировались кусочно-линейными. Иногда в моделируемой системе может происходить изменение количества составляющих ее элементов, следовательно, размерность совокупного вектора состояний всей системы будет зависимой от времени величиной.

Гибридные системы выделяют в отдельный класс динамических систем во многом по причине невозможности получить в явном виде и исследовать решение многих нелинейных дифференциальных уравнений [9].

### § 4. Разработка модели формирования пополнения на основе теории этапности развития организмов

Основным математическим аппаратом, используемым для моделирования гибридного поведения, являются дифференциальные уравнения с разрывными коэффициентами в правых частях и переменной структуры [10]. Модель записывается в среде автоматизации моделирования с набором правил для определения, какое дифференциальное уравнение с непрерывной правой частью следует интегрировать в данный момент времени и какие необходимо выбирать начальные условия.

Представим модель в виде системы с гибридным временем с учетом, что коэффициент компенсационной смертности в правой части ведет себя как кусочно-непрерывная функция. Возможность реализации гибридного автомата в визуальной среде моделирования играет особую роль: наглядно вводит дискретное время, позволяющее, в том числе, изменять значение параметра  $\alpha$ , что приводит к построению последовательности  $\alpha, \alpha_1, \alpha_2$ . Гибридный автомат, в сущности, есть расширение идеи дискретных карт состояний, где узлам графической формы сопоставлены процессы, описываемые дифференциальными уравнениями.

Первое уравнение из системы (1) для текущей численности поколения  $N$  заменяется уравнением с дважды изменяющейся правой частью:

$$\frac{dN}{dt} = \begin{cases} -(\alpha w(t)N(t) + \Theta(S)\beta)N(t), & 0 < t \leq \tau, \\ -(\alpha_1 N(\tau)/w(\tau) + \beta)N(t), & t > \tau, \quad w(t) < w_{k1}, \\ -(\alpha_2 w(t)N(t))N(t), & w_{k1} < w(t) < w_k, \end{cases} \quad (2)$$

где  $0 < t \leq \tau$  — длительность периода развития, определяемая биологическими особенностями вида, подробно исследованными в работе О. И. Шмальгаузен [11];  $w_k$  интерпретируется как уровень развития, при достижении которого изменяется характер действия факторов смертности: смена типа питания или выход из-под пресса хищничества.

Вторая разработанная модель определяется конечным множеством режимов изменения состояния, с каждым из которых связана правая часть системы дифференциальных уравнений первого порядка, и множеством переходов между такими макросостояниями. Каждому переходу поставлены в соответствие условие завершения активности и функция инициализации новых начальных условий. Под термином «состояние» в литературе о непрерывно-дискретных системах понимаются интервалы, соответствующие системе уравнений с неизменной структурой правой части. Дополнительное основание выбора гибридного представления в (2) связано с особенностью решаемых автором задач: при смешанном характере воспроизводства необходимо прерывать непрерывный расчет модельных уравнений для учета искусственного выпуска молоди в определенное время.

Примененная структура модели имеет биологическое обоснование с точки зрения теории этапности развития рыб, разработанной В. В. Васнецовым и его последователями, например, согласно работе [12]. Идея концепции этапного онтогенеза исходит из предположения, что на каждой стадии организм для дальнейшего развития требует иных условий. При наличии необходимых условий организм переходит на следующую стадию, причем переход происходит быстро, скачкообразно. Резкие изменения строения совершаются в очень короткий срок, в некоторых случаях меньше 3–4 часов; при этом изменяются все системы органов почти одновременно. Изменяется характер движения, изменяется способ захвата пищи в связи с изменением ее состава. Рыбы при этом меняют места своего обитания, переходя в новую по своему характеру стадию. Каждому состоянию в непрерывно-дискретной модели соответствует такой период развития молоди, в течение которого происходит только рост, но не совершается принципиальных изменений в поведении рыбы.

Важнейшие два скачкообразных изменения в раннем онтогенезе анадромных рыб происходят при переходе на активное питание и при прекращении тактильного контакта с дном, после которого молодь устремляется в потоке воды к морю.

Таким образом, в разработанной модели (2) объединены представления теории этапности развития организмов и теории формирования пополнения и показано, что процесс формирования пополнения может быть вполне удовлетворительно описан последовательностью из «склеенных» между собой решений дифференциального уравнения на отдельных промежутках.

Исследование разрабатываемых автором моделей рассчитано на применение современных инструментальных сред разработки имитационных моделей, в данном случае *AnyLogic*. Использование вычислительных средств позволило сделать ряд важнейших открытий в нелинейной динамике. Эдвард Лоренц исследовал на ЭВМ не имеющую аналитического решения систему уравнений, что привело его к обнаружению знаменитого странного аттрактора. Теория

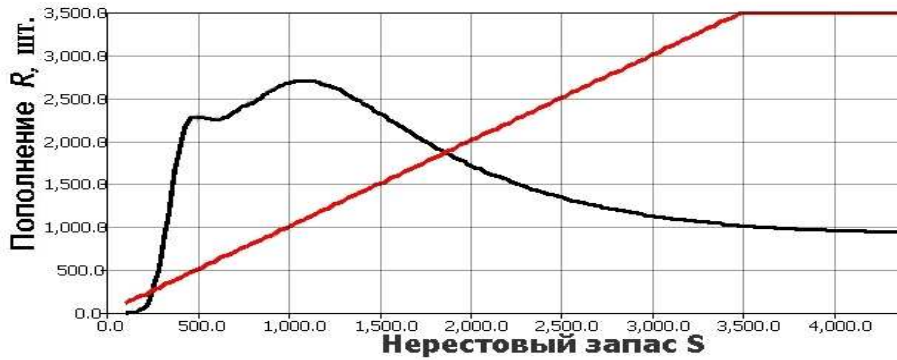


Рис. 5. Кривая разработанной гибридной модели (2)

универсальности поведения нелинейных систем сформулирована Митчеллом Фейгенбаумом в работе [13] после длительного исследования итерационного процесса с применением программируемого микрокалькулятора.

Продукт AnyLogic предлагает достаточный выбор численных методов с изменяющимся шагом интегрирования для работы с системами обыкновенных дифференциальных уравнений (но только в форме Коши) и дифференциальных уравнений с отклоняющимся аргументом. Это средство, позволяющее использовать популярный язык программирования Java, но имеющее и ряд недостатков, особенно в отношении визуализации результатов численных расчетов, может служить до некоторой степени малобюджетной альтернативой системе MatLab. Возможностями по построению гибридных моделей обладает и другой отечественный продукт — разработанный в Санкт-Петербурге MvStudium. Большой вклад в возможность численного моделирования гибридных систем внесли разработчики пакета MvStudium Ю.Б. Колесов и Ю.Б. Сениченков. Численное решение гибридных уравнений представляет самостоятельную задачу вычислительной математики.

Библиотеки большинства современных пакетов моделирования содержат практически одни и те же реализации численных методов, проверенные на тестовых наборах. Применяются как одношаговые методы Эйлера, Рунге–Кутты так и многошаговые: Адамса, Куртиса–Хиршфельдера. Профессиональные пакеты моделирования автоматически выбирают лучший метод и позволяют решать последовательные, сводящиеся к последовательно решаемым системам уравнений различного вида и сопрягать их решения в точках смены поведения.

## § 5. Анализ фазового портрета гибридной динамической системы

Итоговый вид «двойкоизогнутой» (как называл такой эффект Рикер) восходящей ветви кривой новой модели (рис. 5) зависит от степени влияния компенсационных и декомпенсационных факторов на предыдущих стадиях.

Фазовое пространство динамической системы в виде полугруппы итераций  $\{\psi^j\}_{j \geq 0}$  с использованием в качестве оператора эволюции определяющего функциональную итерацию  $R_{j+1} = \psi(R_j)$  модели (2) отличается наличием двух областей притяжения:  $\Omega_1, \Omega_2$ . Границей между ними служит репеллер — неустойчивая особая точка первого пересечения кривой с биссектрисой координатного угла. Соответственно для траектории существует возможность притяжения к двум аттракторам. Аттрактор области  $\Omega_1$  — точка с координатами  $(0,0)$  на плоскости  $R \times S, (R = N(T))$ . Если численность популяции попадает в подмножество фазового пространства  $\Omega_1$ , то произойдет необратимая деградация популяции.

Вычислительные эксперименты с динамической системой для модели, определяющей кривую на рис. 5, показали, что аттрактором для  $\Omega_2$  является цикл периода 2, отвечающий режиму периодических автоколебаний:  $\psi^n(R^*) = \psi^{n+2}(R^*)$ . На рис. 6 приведена полученная в

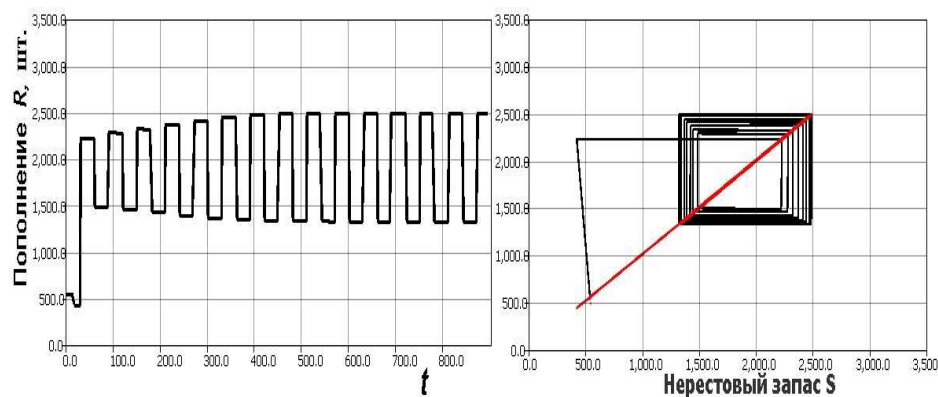


Рис. 6. Исследование модели (2), диаграмма Ламеря

среде AnyLogic5 диаграмма Ламеря (с характерным прямоугольником вокруг биссектрисы координатного угла) и временная диаграмма.

Интерпретация модели с волнообразной формой кривой пополнения с биологической точки зрения заключается в том, что высокий процент выживаемости икры в благоприятных условиях приводит к недостаточной обеспеченности кормовой базой молоди, к замедлению скорости роста, увеличению продолжительности периода уязвимости. Действие перечисленных факторов приводит к замедлению выхода поколения из-под пресса хищников. Массовый и проведенный в одном месте выпуск молоди рыбоводными заводами приводит к неестественной для среды ее концентрации, что увеличивает внутривидовую конкуренцию и плотно-зависимую смертность. Влияние скорости роста на формирование пополнения исследовалось М. Н. Карасевой по результатам данных, полученных в ходе ихтиопланктонных съемок нерестилиц североморской сельди. Анализ данных позволил сделать вывод: «низкие показатели смертности наблюдались одновременно с низкими показателями скорости роста, высокие показатели смертности одновременно с высокими показателями скорости роста» [14].

## § 6. Результаты и выводы

Исследование системы запас–пополнение, динамика которой определяется зависимостью в форме кривой на (рис. 6), позволило сделать интересное практическое заключение. Популяции осетра при условии незначительности промыслового давления свойственны естественные, с продолжительным периодом, определяемым средним возрастом полового созревания данного вида ( $\approx 12$ – $14$  лет), циклические колебания численности, обусловленные взаимозависимостью величин нерестового запаса и пополнения.

Циклические колебания свойственны достаточно большому числу популяций, и моделирование подобной динамики — одна из важнейших проблем математической биологии. Известно, что такие колебания не объясняются моделями, предложенными Вито Вольтерра в конце 1920-х годов, в значительной мере определившими развитие этой научной дисциплины. Численность популяции вида жертвы подвержена изменениям и в тех районах, в которых хищник не обитает (достаточно исследованный пример рыси и зайца в Канаде).

Разработанные модели позволяют объяснить следующее явление: достижение запланированных масштабов выпуска молоди осетровых восемью рыбоводными заводами в 80-е годы (в среднем 79 млн шт. в год) не привело к ожидаемому вслед за этим увеличению вылова. По мере увеличения выпуска молоди (в 1984 г. выпуск превысил 100 млн шт.), достигнув своего максимума в объеме 27,3 тысяч тонн (без учета вылова Исламской Республики Иран) в 1977 году, стали сокращаться уловы осетровых. Прогнозы В. В. Мильштейна, А. Д. Власенко, Р. П. Ходаревской и других экспертов о стабильном получении улова в размере 30 тыс. тонн за счет выпуска 90 млн шт. 3-граммовой молоди так и остались несбыточными.



На основании проведенного системного анализа автором сформулировано предложение по рационализации рыбоводного процесса с целью предотвращения создания экстремально высоких концентраций молоди, заключающееся в выпуске особей различных навесок. Тогда выпуск партий будет происходить в разное время. Существенное увеличение выпуска молоди в современных условиях не представляется возможным по причине того, что при сокращении нерестовой части популяции лимитируется количеством пригодных для рыбоводных нужд производителей.

Модель (2) предсказывает эффект замедления темпов созревания и роста при масштабном искусственном воспроизводстве. Соответственно увеличение плотности и внутривидовой конкуренции среди младших возрастных групп приводит к нарушению естественной возрастной структуры популяции в сторону непропорционального преобладания неполовозрелых особей. Коэффициенты промыслового возврата для искусственной молоди, изначально принятые как 3 %, впоследствии неоднократно пересчитывались и дискутировались. В 1989 г. определялись для осетра 1,2 %, севрюги 1 %, белуги 0,1 %, в 1998 г. для осетра 0,7 %, севрюги 0,83 %, белуги 0,07 %. Объяснить низкую эффективность выпуска белуги только в рамках представлений о сильном действии зависимых от плотности факторов смертности на ранних этапах развития невозможно.

Автор считает необходимым поставить в работе научную проблему, требующую специальных исследований в области физиологии и генетики, которые смогут определить точные причины нарушения репродуктивной функции. Крайне низкая эффективность искусственного воспроизводства белуги *Huso huso* не может быть объяснена усилением влияния компенсационной смертности. Трудно объяснить стремительное сокращение численности популяции и действием перелова, нерестовая миграция белуги начиналась до ледохода и начала промысла.

Возможность восстановления промысловых запасов севрюги и белуги за последующие 30 лет оценивается по результатам наших исследований как маловероятная. Нелегальный вылов, продолжающий «доиспользовать» остатки популяций осетровых, несмотря на все громкие заявления о борьбе с ним, остановится в ближайшие годы по естественным, экономическим причинам. Плотность популяции станет столь низкой, что ведение промысла рыбы станет нерентабельным.

Около десяти последних лет регулярно пишется о браконьерстве как об определяющем факторе оскудения запасов. Однако существует альтернативное, но зачастую игнорируемое мнение. На браконьерство списываются неудачи промысла, вместо серьезного анализа причин существующего положения. Действительно, после проведения несложного анализа можно считать, что у такого мнения есть обоснование. Синхронно с падением официальных уловов в 90-е г. все время росли оценки объемов браконьерского промысла. Остается невыясненным, каким браконьерам удавалось увеличивать объемы добычи, в то время когда «официальный» промысел не мог освоить выделенную квоту. За период 80-х годов, когда государство монополично контролировало добычу, объем улова упал в 2,5 раза.

Оценка абсолютной численности осетровых проводилась с 1969 г. по результатам траловых съемок, несмотря на наличие усовершенствованных когортных моделей оценки запаса ИСА и ISVPA, использующихся в рамках ИКЕС. Формула расчета численности включает всего 4 величины:

$$P = \frac{Zx}{zK_y},$$

где  $Z$  — площадь акватории,  $x$  — среднее количество рыб в улове,  $z$  — площадь зоны облова. Определение коэффициента уловистости  $K_y$  является отдельной спорной проблемой. Этот коэффициент является отношением количества всех рыб, которые *теоретически* находились в зоне облова, к тому количеству, которое попало в трал. Были выбраны наименьшие из возможных оценок параметра  $K_y$ . Подобные оценки привели к тому, что еще в 1986 г. прогнозировалось некоторое увеличение уловов севрюги.

Таким образом, можно констатировать, что обоснованная без применения математических методов концепция развития осетрового хозяйства оказалась неоправданной и потерпела крах.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ricker W. Stock and recruitment // Journal Fisheries research board of Canada. — 1954. — Vol. 11, № 11. — P. 559–623.
2. Переварюха А. Ю. Анализ воспроизводства популяций рыб на основе динамических систем // Экологические системы и приборы. — 2008. — № 1. — С. 40–44.
3. Власенко А. Д. Оценка пополнения запасов волжского осетра за счет естественного воспроизводства // Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР: Тезисы и рефераты II Всесоюзного совещания, 26 февраля–2 марта 1979 г. — Астрахань, 1979. — С. 38–40.
4. Лагунова В. С. Воспроизводство осетра на Нижней Волге // Осетровые на рубеже 21 века: Тезисы докладов Международной конференции, Астрахань, 11–15 сентября 2000 г. — Астрахань, 2000. — С. 68–69.
5. Вещев П. В., Гутенева Г. И. Современное состояние эффективности естественного воспроизводства осетровых рыб в различных нерестовых зонах Нижней Волги // Материалы Международной научно-практической конференции «Проблемы изучения, сохранения и восстановления биологических ресурсов в XXI веке». — Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2007. — С. 25–28.
6. Рикер У. Е. Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб. — М.: Пищевая промышленность, 1979. — 408 с.
7. Еремеева Е. Ф., Смирнов А. И. Теория этапности развития и ее значение в рыбоводстве // Теоретические основы рыбоводства. — М.: Наука, 1965 — С. 129–138.
8. Пуанкаре А. О кривых, определяемых дифференциальными уравнениями. — М.: Изд-во технико-теоритической литературы, 1947. — 392 с.
9. Сениченков Ю. Б. Численное моделирование гибридных систем. — СПб.: Изд-во Политехнического ун-та, 2004. — 206 с.
10. Колесов Ю. Б., Сениченков Ю. Б. Моделирование систем. Динамические и гибридные системы. — СПб.: БХВ, 2006. — 224 с.
11. Шмальгаузен О. И. Закономерности предличиночных и личиночных периодов развития осетровых // Биологические основы осетроводства. — М.: Наука, 1983. — 197 с.
12. Васнецов В. В. Этапы развития костистых рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. — М.: 1953. — С. 218–226.
13. Фейгенбаум М. Универсальность в поведении нелинейных систем // Успехи физических наук. — 1983. — Т. 141. — Вып. 2. — С. 343–374.
14. Карасева М. Н. Некоторые особенности формирования численности в раннем онтогенезе североморской сельди // Динамика численности промысловых рыб. — М.: Наука, 1986. — С. 80–83.

Поступила в редакцию 30.10.08

**A. U. Perevarukha**

**Cyclical fluctuations and step-wise changes in new models of population dynamic**

Author analyzed new nonlinear mathematical model of population reproductive performance based on differential equation with discontinuous right-hand member. Model is implemented in form of hybrid automaton. Also the mathematical interpretation of deformation recruitment curves for sturgeon population *Acipenser guldenstaedtii* was developed. Research of the model predicts existence of cyclical fluctuations of a population in conditions of not a fishing main role.

*Keywords:* simulation of population dynamic, hybrid dynamic systems.

Mathematical Subject Classifications: 34A30,92D25

Переварюха Андрей Юрьевич, аспирант, Санкт-Петербургский институт информатики и автоматизации РАН, 199178, Россия, г. Санкт-Петербург, 14-линия В.О., 39, E-mail: madelf@pisem.net