

УДК 629.075

А.Ю. Переварюха, канд. техн. наук

Санкт-Петербургский институт информатики и автоматизации РАН, г. Санкт-Петербург, Россия

НЕЛИНЕЙНЫЕ ЭФФЕКТЫ И ПРОБЛЕМЫ ИНТЕРПРЕТАЦИИ В МОДЕЛИРОВАНИИ УПРАВЛЯЕМЫХ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ

На примере разработанной автором непрерывно-дискретной модели воспроизводства промысловых популяций рыб рассматриваются проблемы оценки влияния нелинейных эффектов, которые возникают в динамике моделей биологических процессов, на адекватность сущностной интерпретации результатов математического моделирования. Предложен метод формализации действия быстрых изменений в соответствии с наблюдаемыми физиологическими особенностями при смене этапов развития организмов. Описан сценарий воздействия неоптимально организованной эксплуатации биоресурсов на популяцию, имеющую неустойчивое стационарное состояние при низкой численности нерестового запаса.

Ключевые слова: моделирование биологических процессов, нелинейные эффекты.

На прикладі розробленої автором неперервно-дискретної моделі відтворення промислових популяцій риб розглядаються проблеми оцінки впливу нелінійних ефектів, які виникають у динаміці моделей біологічних процесів, на адекватність сутнісної інтерпретації результатів математичного моделювання. Запропоновано метод формалізації дії швидких змін відповідно до спостережуваних фізіологічних особливостей при зміні етапів розвитку організмів. Описано сценарій впливу неоптимально організованої експлуатації біоресурсів на популяцію, яка має нестійкий стаціонарний стан при низькій чисельності нерестового запасу.

Ключові слова: моделювання біологічних процесів, нелінійні ефекти.

Article considers the problem of estimating the nonlinear effects that arise in dynamic models of biological processes and affect on the adequacy of the interpretation of the results of mathematical modeling based on analysis of the continuous-discrete model of the reproduction of commercial fish populations. A method of formalization activities of rapid changes that corresponds to the observed changes in the physiological characteristics for stages of development of organisms was proposed. We have described the scenario of the impact of not optimally exploitation of biological resources on a population that has an unstable stationary state with low abundance spawning stock.

Key words: modeling of biological processes, the nonlinear effects.

Постановка общей проблемы. Методы математического моделирования популяционных процессов развиваются с 20-х годов прошлого века и при существенном интересе исследователей к данной области накоплен определенный набор общедоступных подходов. Выделим большие группы «вольтеровских» моделей, формализующих взаимодействие конкурирующих популяций на основе системы ОДУ, направление трофодинамического подхода предназначено для описания переноса энергии по пищевым цепям. В ихтиологии и энтомологии развивались модели, ориентированные на определении механизмов саморегуляции численности при ограничивающем влиянии выделенных факторов среды. Автор статьи при подготовке критического обзора описал 11 известных моделей формирования пополнения популяций рыб и вспомнил героя пьесы Чехова, якобы знавшего много способов раздобыть деньги, но в последнем акте продавшего вишневый сад. При наличии арсенала моделей, носящих имена известных ученых (популяционным моделям уделили внимание выдающиеся советские математики А.Н. Колмогоров и В.И. Арнольд), практическая организация рационально использования биоресурсов на основе прогностического математического аппарата оценивается как труднореализуемая. В Украине и России бесконтрольное истребление биоресурсов, поставившее на грань вымирания осетровых и лососевых рыб, можно объяснить социальными катаклизмами, но коллапс рыбных запасов отмечался в странах со стабильной экономической ситуацией, развитым экологическим сознанием общества и действующей научно обоснованной системой регулирования промысла [1].

К причинам отсутствия универсально отработанной методики можно отнести то, что построение математического аппарата моделей вольтеровского типа изначально было слабо связано с данными наблюдений. Заимствованные из классической механики методы описания процессов в отсутствие строго формализованных законов оказались не столь эффективны в новой области применения. Вито Вольтерра искал популяционное применение предложенного им аппарата интегро-дифференциальных уравне-

ний для описания упругих деформаций. В отличие от технической физики экология формулируется на уровне качественных принципов, а не строгих законов.

В настоящей статье мы рассмотрим противоречивость свойств нелинейных дискретных динамических систем и теоретических представлений, лежащих в основе математической формализации в качестве одной из причин ограниченности возможности применения динамических моделей в экологии. Опишем сложно интерпретируемые свойства математического аппарата в рамках важного направления промысловой ихтиологии на примере простых дискретных отображений с явлением детерминированного хаоса, выводящего динамику траектории моделей за горизонт предсказуемости. Покажем, какие качественные результаты приносит новый стадийно-событийный метод описания изменений в характере смертности одного поколения.

Анализ последних исследований. Учетчиками промысла неоднократно отмечался нестабильный характер воспроизводства отлавливаемых популяций рыб, прежде всего мигрирующих для размножения в реки, и отсутствие строгой пропорциональной зависимости между нерестовым запасом и пополнением за год. Данные явления вызвали интерес, и возникла теория о различных факторах смертности в зависимости от плотности рыб на нерестилищах [2]. Канадский ихтиолог У. Е. Рикер, рассматривая вопрос о причинах уменьшения пополнения при возрастании нерестового стада, предложил теоретическую концепцию о существовании зависимости запаса и пополнения и её роли для долговременной эксплуатации популяции [3]. Рикер предложил формулу для вычисления численности пополнения $R=f(S)$:

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

где S – от английского «stock» величина нерестового запаса, b – коэффициент, отражающий величину, обратную количеству выметанной икры, при котором число выжившей молоди максимально, соответственно, имеет смысл только $b \ll 1$; a – параметр. График зависимости пополнения от численности производителей называется кривой пополнения и представляет собой для (1) куполообразную кривую с единственным нетривиальным пересечением с биссектрисой координатного угла $R = S$.

Очевидно, что при применении модели (1) возникает ряд сложностей, например, при увеличении количества отложенной икры выживаемость молоди будет стремиться к нулю, что противоречит наблюдениям над аквариумными популяциями. Пополнение уменьшается до некоторого $Q > 0 = const$. Модель Рикера при моделировании сообщества гидробионтов часто использовалась только до некоторого критического количества S_c , при превышении которого количество молоди однозначно устанавливалось Q .

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

$$\frac{dR}{dS} = a \exp(-bS)(1 - bS), \quad \lim_{S \rightarrow 0} a \exp(-bS)(1 - bS) = a.$$

Подобное свойство не соответствует фундаментальным представлениям экологии о существовании нижней критической численности у популяций животных: принципу Олли (W. Allee), согласно которому существует оптимальный для воспроизводства диапазон численности репродуктивной части популяции. При уменьшении численности эффективность воспроизводства должна снижаться, так как уменьшается вероятность встречи особей разного пола в местах, пригодных для размножения.

Модель (1) обладает интересными свойствами, о которых не имел представления ее разработчик и потому не предложил для них адекватной биологической интерпретации.

Представим процесс изменения состояния популяции, определяемый зависимостью запас-пополнение в виде динамической системы, математического объекта, для которо-

го можно указать набор величин: динамических переменных, характеризующих состояние системы. Значения таких переменных в последующий момент времени рассчитываются из текущих значений по определенному правилу (называемому оператором эволюции). Динамическая система представляется тройкой $\langle M, T, \psi \rangle$, состоящей из фазового пространства M , времени T , оператора эволюции ψ . Причем для всех $x \in M$ и $t, s \in T$ выполняется условие: $\psi(\psi(x, t), s) = \psi(x, s + t)$.

Множество $\{\psi^{(t)}(x)\}_{t \in T}$ называют фазовой траекторией точки x . Графически эволюция динамической системы во времени представляется движением точек в фазовом пространстве. Важным понятием теории диссипативных динамических систем является аттрактор: подмножество фазового пространства $A \subseteq M$ инвариантно относительно эволюции в системе: $\psi^{(t)}(A) = A$ для всех $t \in T$ и такое, что существует окрестность U множества A , в которой для всех $y \in U$ выполняется:

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

Простые аттракторы – устойчивое состояние равновесия с неподвижной точкой x^* :

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \psi^{(t)}(y) = x^*,$$

и устойчивый цикл, отвечающий режиму периодических автоколебаний. Множество точек, приводящих к некоторому аттрактору, называется его областью или бассейном притяжения – basin of attraction. Рассмотрим динамическую систему как полугруппу итераций $\{\psi^{(j)}\}_{j \geq 0}$, и пусть R_0, R_1, R_2, \dots – последовательность точек, описывающих эволюцию системы, определённых условием $R_{j+1} = \psi(R_j)$ при всех $j \geq 0$. Качественное поведение динамической системы с оператором эволюции в виде (1) зависит от параметра a , он является управляющим. До определённого значения a , не превышающего бифуркационное, система стремится к точечному аттрактору $R^* = \ln(a)/b$. Первый метаморфоз поведения системы происходит, когда производная, вычисленная в неподвижной точке, перестаёт удовлетворять критерию устойчивости. Для (1) это происходит при выполнении условия $a > e^2$:

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

$$1 - \ln a = -1, a = e^2.$$

Теперь очевидно, что параметр b не влияет на топологические характеристики фазового портрета. Динамическая система стремится в устойчивое циклическое состояние с периодом 2: глобальный аттрактор, состоящий из двух периодических точек – последовательности $(R_{T1}, R_{T2}, R_{T1}, R_{T2}, \dots)$, область притяжения которого является всё фазовое пространство. Тот факт, что отображение Рикера имеет в этом диапазоне параметра цикл с периодом 2, говорит о том, что не стоит от построенного по эмпирическим данным графика ожидать характерной куполообразной кривой. Если далее увеличивать параметр a , будет происходить увеличение амплитуды колебаний, и по достижению следующего порогового значения $a > 12,51$, произойдёт бифуркация удвоения периода и установится цикл периода 4. При дальнейшем увеличении параметра a будет происходить каскад бифуркаций удвоения периода. При значении коэффициента $a > 14,8$ невозможно выделение устойчивых точек или замкнутого цикла – происходит детерминированный хаос, напоминающий стохастический процесс (на рис. 1 временная диаграмма), очень чувствительный к начальным условиям. Траектория притягивается к подмножеству фазового пространства, получившему из-за своих геометрических свойств название «странный аттрактор». Сценарием перехода к хаосу через бесконечный каскад удвоений, описанным на примере квадратичного отображения $x_{n+1} = \lambda x_n(1 - x_n)$ Фейгенбаумом

[4], спектр нелинейных эффектов не ограничивается. В ограниченных диапазонах при $a > 14,8$ наблюдаются «окна периодичности», которые могут быть даже вложенными.

Для динамической системы на основе функции (1) характерна последовательность касательных бифуркаций с появлением устойчивых циклов нечетных периодов. Ли и Йорк в 1975 г. опубликовали знаменитую статью «Period three implies chaos», в которой показали, что если одномерное отображение $R_{j+1} = \psi(R_j)$ при некотором значении одного из параметров имеет цикл периода $p = 3$, то оно имеет и бесконечное множество циклов других периодов. Почти аналогичный результат получил ранее математик из Киева А. Шарковский в [5]: если одномерное отображение $f : I \rightarrow I$ имеет цикл периода n , то оно также имеет циклы со всевозможными периодами \tilde{n}_i , предшествующими числу n , среди целых чисел, выписанных в порядке Шарковского, который завершает число 3.

Появлению цикла 3 предшествует явление «перемежаемости» (рис. 2 временная диаграмма). Перемежаемостью называют режим чередования во времени почти регулярных колебаний (ламинарная фаза) с интервалами хаотического поведения (турбулентная фаза). Перед появлением циклических точек ветви графика третьей итерации функции $f^3(x)$ (рис. 3) образуют так называемые каналы, в строгой последовательности по которым траектория движется довольно долго, что соответствует ламинарной фазе перемежаемости. Выход точки траектории из канала определяет короткую турбулентную фазу – отчетливо видимый на графике «всплеск».

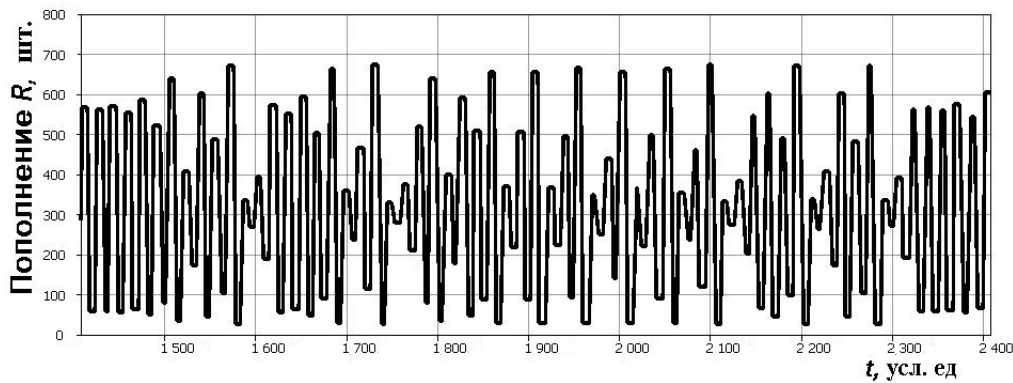


Рис. 1. Хаотизация в модели Рикера

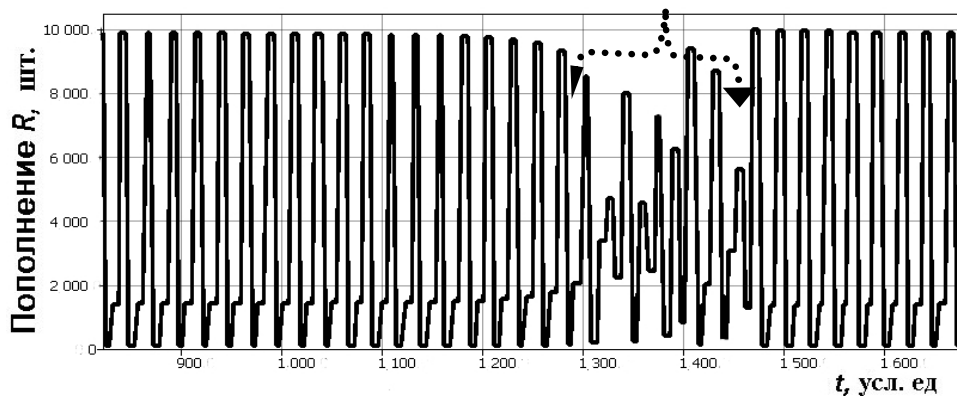


Рис. 2. Всплеск при перемежаемости с циклом $p=3$ в модели (1)

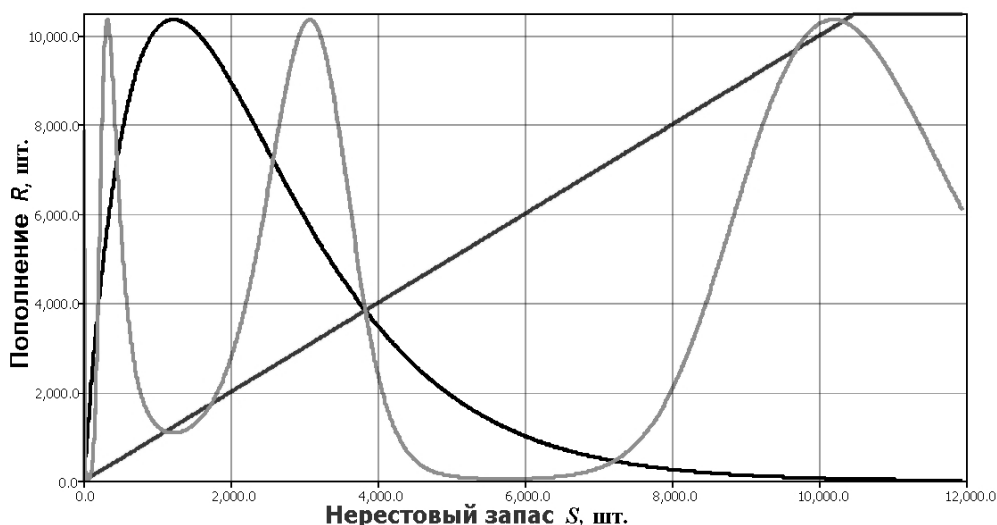


Рис. 3. $f^3(S)$ функции (1) в момент цикла $p = 3$

Часть решаемой проблемы. Появление хаоса интерпретировалось в биологическом контексте как следствие повышения репродуктивного потенциала популяции, для (1) это a , но для динамики подобных унимодальных отображений при росте a характерен целый коктейль резких изменений поведения, для которых нами не находится рационального толкования.

Для построения куполообразных кривых запас-пополнение были предложены довольно сложные преобразования исходных данных наблюдений. Исследователи проявили настойчивость, пытаясь отыскать то, чего нельзя обнаружить. Возникает естественный вопрос: имеют ли смысл методы построения кривой, если эмпирические данные о воспроизводстве не находящиеся в стадии деградации популяций и для которых справедлива зависимость Рикера, будут представлены в виде сгущений точек на графике, а не ожидаемой кривой, как на рисунке 3. Изучение данных о деградирующих популяциях Нижней Волги позволило нам выявить особенности процесса формирования пополнения осетровых и приступить к их математическому описанию.

Цель работы. Общей целью всех проводимых автором с 2004 г. исследований является модельный анализ процессов в депрессивной экосистеме Каспия. Среди разнообразной информации, часто весьма недостоверной, привлекли внимание сведения о количестве молоди севрюги *Acipenser stellatus*. Численность пропущенных на нерест в Волгу производителей за период наблюдений изменялась существенно: от 230 тыс. экз. в 1979-81 гг. до 15 тыс. экз. в 2000 г. [6] при существовании искусственного воспроизводства.

Изложение основ разработки моделей. Наличие ограниченных пищевых ресурсов в неявном виде учитывалось известными моделями, но общим недостатком существующих моделей является не учет декомпенсационного фактора смертности. Не учитывался фактор изменения пищевых потребностей по мере развития молоди, которое происходит синхронно с началом сезонного уменьшения кормовой базы. Декомпенсационные факторы – увеличивающие смертность при уменьшении плотности особей снижают эффективность нереста, уменьшая количество икры реально вступившей в репродуктивный процесс при $S \ll R^*$. Прямой учет такой зависимости становится очевидной необходимостью при моделировании динамики популяций, подвергающихся перелову. Целью разработки новой модели запас-пополнение стало создание гибкого математического аппарата для задачи согласования характера поведения имитационной модели динамики популяции со статистическими данными о популяциях (рис. 4, a – данные о молоди волжского осетра). Очевидно, что поведение модели зависит от математических особенностей выбранной функции воспроизводства. Как показано нами в [7], не-

унимодальная зависимость в воспроизводстве приводит к резким изменениям вне диапазона оптимальной численности нерестового стада.

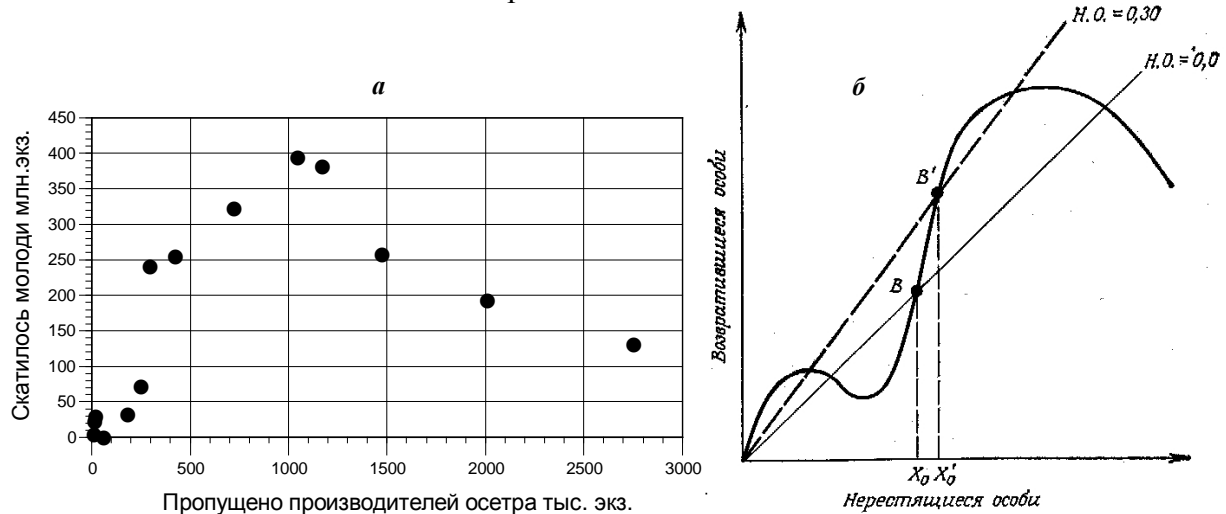


Рис. 4. Данные о молоди осетра и кривая нерки при действии промысла

Формализуем увеличение пищевых потребностей молоди. Будем исходить из того факта, что скорость роста находится в обратной зависимости от численности поколения, но не в обратно пропорциональной. Это согласуется с данными наблюдений биологов в частности, с результатами экспериментов над ростом камбал при различной их плотности. Согласно наблюдениям, при увеличении плотности возникает асимметричное распределение размерной структуры популяции в сторону преобладания особей с меньшими размерами. Описывать убыль численности поколения N на определённом интервале модельного времени $[0, T]$ будут следующие объединённые в систему дифференциальные уравнения (α, β, c – константы):

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = -(\alpha w(t)N(t) + \theta(S)\beta)N(t) \\ \frac{dw}{dt} = \frac{g}{N^k(t) + \zeta}, \quad k < 1, \quad \theta(S) = \frac{1}{1 - \exp(-cS)} \\ S = N(T), w(0) = w_0, N(0) = \lambda S, \end{cases} \quad (2)$$

где S – величина нерестового запаса; $w(t)$ – отражает уровень размерного развития поколения, влияющий на увеличение пищевых потребностей; g – параметр, учитывающий ограниченность количества доступных для молоди кормовых объектов. Убывающая функция $\theta(S) \rightarrow 1$ отражает действие эффекта Олли (W. Allee), выражающегося в том, что при существенном снижении величины запаса S резко сокращается эффективность воспроизводства, что было установлено для популяций волжской севрюги и русского осетра; ζ – параметр, учитывающий ограничение темпов развития, не зависящее от численности; λ – средняя плодовитость особей; α – коэффициент компенсационной смертности; β – коэффициент декомпенсационной смертности; $t \in [0, T]$ интервал уязвимости; c – параметр, характеризующий степень действия эффекта Олли, который не проявляется, если численность взрослой популяции достаточно велика, однако существенный для современного состояния осетровых.

Графиком исследованной с применением численного решения в инструментальной среде моделирования системы уравнений (2) для вычисления численности выживших особей поколения к моменту времени T новой модели является унимодальная кривая с уменьшающимся наклоном ниспадающей правой ветви. Кривая имеет ненулевую гори-

зонтальную асимптоту, две нетривиальные точки пересечения с биссектрисой координатного угла $R = S$ и характеризуется знакопостоянным дифференциальным инвариантом Шварца (рис. 5). Фазовое пространство в случае динамической системы на основе системы (2) разделяется на две области притяжения: Ω_1 и Ω_2 . Границей между ними является неустойчивая особая точка первого пересечения кривой с биссектрисой координатного угла. Анализ устойчивости неподвижных точек динамической системы, реализованной в инструментальной среде моделирования, можно проводить с использованием свойства второй итерации $\psi^2(S)$. Необходимым и достаточным условием устойчивости неподвижной точки x^* одномерного отображения является неравенство второй итерации $\psi^2(x) > x$ при $x < x^*$ и $\psi^2(x) < x$ при $x > x^*$.

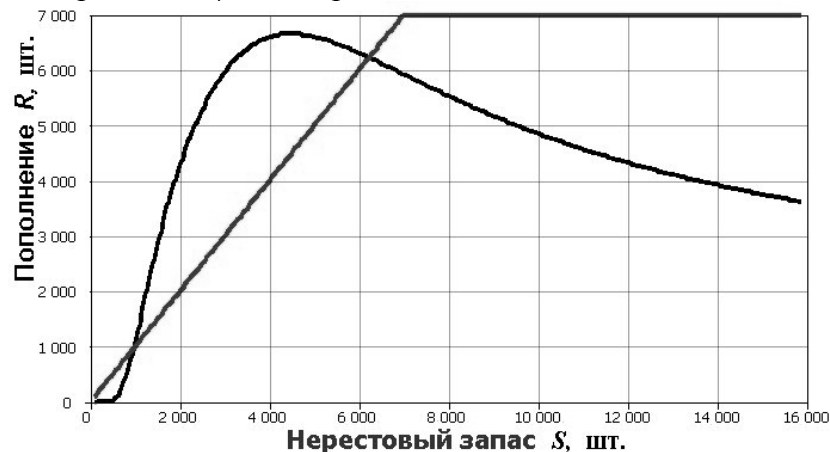


Рис. 5. Зависимость запас-пополнение, полученная из системы (2)

Модель (2) исследовалась с применением разработанной в Санкт-Петербурге инструментальной среды моделирования *AnyLogic 5*, предоставляющей выбор численных методов с изменяющимся шагом интегрирования для работы с системами ОДУ только первого порядка, записанными в форме Коши, и в том числе с дифференциальными уравнениями с отклоняющимся аргументом.

Поведение траектории динамической системы, с использованием в качестве оператора эволюции модели (2), качественно отличается от системы на основе формулы Рикера возможностью притяжения к двум аттракторам и, соответственно, наличием двух областей притяжения, границей между которыми служит репеллер – неустойчивая особая точка первого пересечения кривой с биссектрисой координатного угла. Траектории с начальными условиями, разделёнными репеллером, покидают его окрестность и приближаются к разным аттракторам. Один из аттракторов – точка с координатами (0,0) на плоскости $R \times S$. Если начальная численность популяции соответствует области притяжения этого аттрактора, произойдёт вымирание популяции. Данное свойство отражает наличие минимально допустимой численности.

Описание методов событийно-стадийного моделирования. Действие резких изменений в развитии на факторы смертности приводит к тому, что зависимость запаса и пополнения анадромных рыб перестаёт адекватно описываться унимодальной кривой. Наблюдается появления дополнительного второго максимума, как для канадской нерки на рисунке 4, б, где пунктиром отмечено изменение стационарного состояния при доли изъятия $H = 0,3$.

Два важнейших скачкообразных изменения в раннем онтогенезе анадромных рыб происходят при переходе на активное питание и при прекращении тактильного контакта с дном, после которого молодь мигрирует в потоке по направлению к морю. С учетом представлений о важных качественных изменениях, коэффициент α нельзя считать

ни постоянным, ни монотонно изменяющей значение функцией $\alpha_w(t) = \alpha w(t)$, и правая часть первого уравнения (2) уже не может рассматриваться как гладкая. Таким образом, гибридная модель должна содержать набор булевских функций $pred(t, s(t)) : \mathcal{X}^1 \times \mathcal{X}^n \rightarrow \{false, true\}$, определенных на решениях дифференциальных уравнений, выделяющие особые состояния, приводящие к смене поведения и набор правых частей (составляющих вектора $s(t)$), со свойствами, обеспечивающими существование и единственность решения ОДУ.

На основе формализма гибридного представления модельного времени уравнения системы (2) для описания убыли численности поколения N заменим уравнением с переменной структурой (изменяющейся правой частью) и отклоняющимся аргументом при переходе к третьей стадии развития:

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = \begin{cases} -(\alpha w(t)N(t) + \theta(S)\beta)N(t), & 0 < t \leq \tau \\ -(\alpha_1 N(\tau) / w(\tau) + \beta)N(t), & t > \tau, \quad w(t) < w_{k1} \\ -(\alpha_2 w(t)N(t))N(t - \zeta), & w_{k1} < w(t) < w_k \end{cases}, \\ \frac{dw}{dt} = \frac{g}{N^k(t) + \zeta} \end{cases}, \quad (3)$$

где τ – длительность самого раннего этапа развития, характеризующегося тем, что питание происходит за счет желточного мешка. Продолжительность периода зависит от биологических особенностей конкретного вида; w_k – интерпретируется как уровень развития, достижение которого изменяет характер действия факторов смертности; ζ – небольшое по сравнению с интервалом уязвимости $t \in [0, T]$ запаздывание.

Переход между стадиями – это событие, и модель вида (3) можно реализовать алгоритмически в виде набора правил, согласно которым алгоритм будет определять, какую систему ОДУ с непрерывными правыми частями следует интегрировать в данный момент времени, и как необходимо провести расчет начальных условий. В основе метода соединение составляющих дискретного и непрерывного времени.

Анализ разработанных моделей на основе (2). Рассмотрим сценарий того, как может произойти неожиданный коллапс промысловых запасов. Цели разумного промысла всегда состоят в достижении максимально возможного уровня эксплуатации (MSY по канадской терминологии) наибольшего среднего улова, который можно на протяжении длительного времени изымать из популяции. Определение MSY непросто задача с несколькими неизвестными, решаемая обычно по экспертным оценкам. Большинство экспертов мыслят в терминах линейной причинности, но сложные системы подчас обладают свойствами, вводящими в заблуждение наблюдателя. Часто оказывается, что долгосрочная реакция системы на воздействие оказывается прямо противоположной краткосрочной. Для такого характера реакции Дж. Форрестер предложил термин «антиинтуитивный», противоречащий «здравому смыслу» тип реакции на внешнее воздействие. Подобное непредвиденное поведение не раз приводило к провалу выбранной стратегии управления экосистемой. Проблема прогнозирования реакции природных систем на антропогенное вмешательство ещё очень долго будет оставаться трудноразрешимой. В 1975 был опубликован прогноз, согласно которому выпуск 90 млн. шт. молоди осетровых позволит довести уловы до 30 тысяч тонн. Как итог рыбохозяйственной деятельности, с середины 1990-х гг. констатируется деградация популяций осетровых, приведшая с опозданием к необходимости запрета промысла. Требуемых масштабов выпуска молоди рыбоводным заводам в середине 1980-х гг. достичь удалось, а стабильного улова нет [8]. Массовый одноместный выпуск молоди рыбоводными заводами приводит к неестественной для среды ее концентрации, увеличивает внут-

ривидовую конкуренцію и зависимую от плотности смертность. Такой эффект, собственно, и прогнозируют нелинейные модели запас-пополнение.

Рассмотрим популяцию как непрерывно-дискретную динамическую систему с учётом постоянного промыслового изъятия взрослых особей. Пусть некоторая доля H нерестового запаса изымается промыслом, тогда начальные условия первого уравнения динамической системы с оператором эволюции в виде численного решения задачи Коши для (2) будут определяться следующим образом:

$$N_{i+1}|_{t=0} = \lambda(1-H)N_i|_{t=T}, \quad 0 \leq H \leq 1.$$

Тогда популяция может существовать неограниченно долгое время, не вымирая при условии, что не попадёт в область притяжения аттрактора $R^{(0)}$. В случае соблюдения условия стабилизация популяции, в которой происходит изъятие некоторого процентной доли особей, произойдёт в новой неподвижной точке $R^{**} = \psi((1-H)R^{**})$.

Особый интерес представляет случай, когда величина H совсем незначительно превосходит максимально допустимое промысловое изъятие. Величина вылова при изменении режима промысла увеличивается (определяющие допустимый улов эксперты могут преисполниться оптимизмом, а промысловики впасть в эйфорию), затем медленно падает (рис. 6), потом у наблюдателя создаётся иллюзия стабилизации запаса. В модельном эксперименте величина вылова через 9 лет вернулась к уровню, получаемому до увеличения доли промыслового изъятия, а от момента усиления промыслового давления до полного вымирания популяции прошло 57 лет.

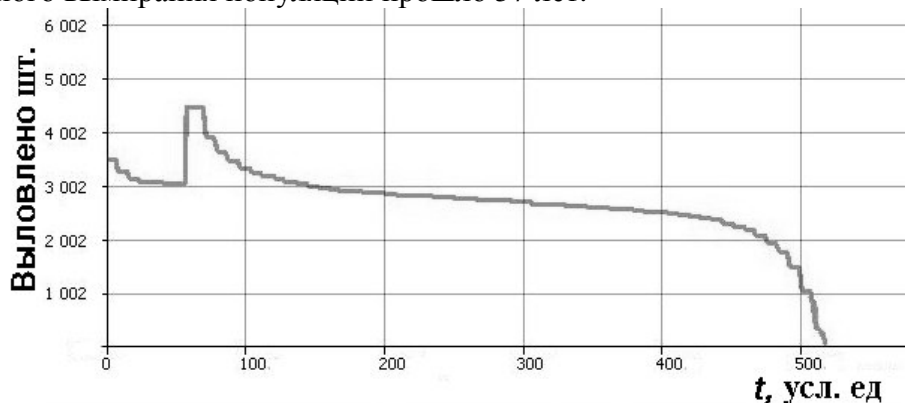


Рис. 6. Модельный эксперимент по исследованию сценария деградации

Подобная динамика наблюдалась после увеличения уловов каспийских осетровых в конце 1977 году. В 1986 г. специалистами института КаспНИРХ оптимистично прогнозировалось незначительное увеличение уловов севрюги и белуги [9]. Независимые экологи начали писать о деградации запасов в середине 90-х.

Максимальный устойчивый улов MSY можно получать неограниченно долгое время, когда популяция находится в состоянии, продуцирующем максимально эффективное воспроизводство: $(R_{n+1}-R_n) \rightarrow \max$. В таком случае промысел будет забирать весь излишний прирост численности. Количество выловленных особей составит $Y = \psi(R_{\text{опт}}) - R_{\text{опт}}$. Задача оптимизации состоит в выборе такого коэффициента изъятия, который бы стабилизировал популяцию в состоянии $R_{\text{опт}}$.

$$\forall n R_n > R_{\text{опт}}, \quad \lim_{n \rightarrow \infty} (1-H)\psi^n(R_0) = R_{\text{опт}}.$$

В случае, если текущая численность популяции $R_n < R_{\text{опт}}$, то промысел должен быть запрещен до тех пор, пока популяция не достигнет оптимального для промысла состояния. Но такой уровень запаса можно определить только экспериментально по эмпирическим данным, а подобные эксперименты связаны с риском деградации популяции. Подобное «оптимизированное» состояние популяции будет неустойчиво, случайные измене-

ния численности или перелов могут подвести к границе, после которой устойчивым останется только тривиальное состояние равновесия. Специалисты по оптимизации должны помнить, что применение принципов оптимальности к управлению некоторой частью большой экосистемы осложняется трудностями фундаментального порядка, обусловленными существованием незамкнутых контуров действия обратных связей в гетерогенной структуре.

Причиной деградации запасов севрюги, сохранившей большую часть нерестилищ после зарегулирования Волги, стало превышение допустимого изъятия из нерестовой части популяции в конце 1970-х и первой половине 1980-х гг. и своевременное не прекращение промысла [10]. Подобная картина наблюдалась ранее с популяциями реки Кура, и с другим когда-то промысловым видом – осетром *Acipenser sturio*, промысел которого велся в реках атлантического побережья Европы, где сегодня он больше не встречается. Хорошо документирован коллапс без последующего восстановления промысловых запасов форели и сельди Великих Озёр в 1950-е гг.

Поучителен опыт регулирования промысла лососевых рыб в реках тихоокеанского побережья Британской Колумбии, так как там развивался аналогичный эксперименту рисунка 6 сценарий перелова и началась стадия резкого сокращения уловов нерки. На рисунке 7 график из статьи [11], где представлены уловы и промысловое усилие «effort», измеряемое в количестве траулеров. За счет гибкой системы регулирования число судов резко сократилось из-за потери экономической эффективности промысла.

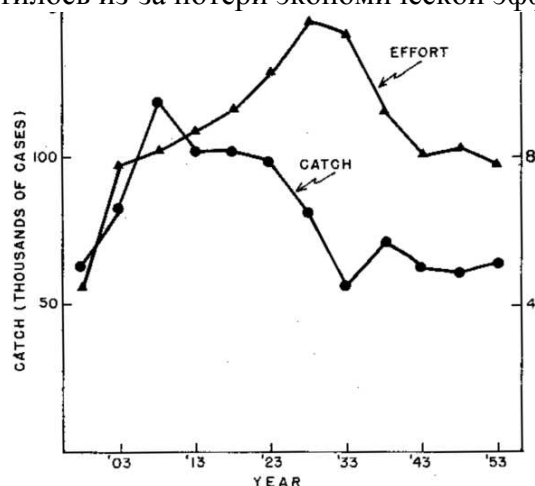


Рис. 7. Предотвращение деградации популяций лососевых в Канаде

Практические выводы. Наиболее безопасный способ регулирования промысла заключается не в том, что бы поддерживать постоянный процент изъятия, а в том, чтобы оставлять постоянное количество невыловленных особей. Но такой метод управления не согласуется с целями рыбной промышленности, так как не гарантирует ежегодных высоких уловов. Еще одна рекомендация может состоять в том, что для многовозрастных популяций с существенной дифференциацией численности поколений не использовать единую квоту изъятия H , а распределить изъятие по возрастным группам $H=H_1+H_2+\dots+H_n$.

Общие выводы. Краткий экскурс показывает, как нелинейные эффекты, возникающие в моделях биологических процессов, могут влиять на интерпретацию результатов моделирования при формировании управленческих решений. Критерии возникновения бесконечного каскада бифуркаций, как и причины существования сходимости отношения интервалов параметра между соседними бифуркациями к константе Фейгенбаума не имеют объяснения с точки зрения биологии, являясь универсальными характеристиками для класса отображений. Знаменитая статья Р. Мэя [12], положившая моду на применение хаоса в дискретных моделях биологии, появилась ранее, чем была дока-

зана теорема Д. Сингера о роли знака дифференциального инварианта Шварца. Изначально явление хаотизации связано с исследованием проблем турбулентности в гидродинамике. Для того, что бы перенести данную математическую методологию в биологическую предметную область, необходимо сделать допущение о бесконечной делимости единиц биомассы. Странный аттрактор, подобный бесконечно слоистой бабочке Лоренца, не может существовать на счетном множестве. Нереалистично для популяционной динамики выглядит значительная амплитуда хаотических колебаний, флуктуациям численности свойственны изменениям в ограниченном диапазоне.

Дополнительная сложность возникает из-за противоречивой трактовки бифуркационных параметров в различных моделях. В модели формирования пополнения Дж. Шепрада на критерий устойчивости стационарной точки влияют уже два параметра. Из свойств этой модели следует, что усиление действия лимитирующих факторов среды приводит к появлению циклических колебаний. В ряде работ с моделированием на основе (1) делался вывод, что промысел способствует демпфированию хаотических флуктуаций. Таким образом, очевидная простота моделей вида (1) несет в себе континуум противоречий и ограничений, в то время как явно сложная и громоздкая (2) обладает простым и объяснимым поведением.

В действительности модель (2) оказалась так проста, что потребовалось разработка моделей на основе непрерывно-дискретной структуры вида (3) для описания некоторых нелинейных явлений, действительно наблюдавшихся в динамике популяций рыб.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (Проект **12-01-31073** мол_а).

Список использованных источников

1. Clark C. W. *Mathematical Bioeconomics: The Optimal Management of Renewable Resources*. – New York: Wiley-Interscience, 1990. – P. 6.
2. Neave F. Principles affecting the size of pink and chum salmon population in British Columbia // *Journal of the fisheries research board of Canada*. – 1953. Vol. 9. – № 9. – P. 450-491.
3. Ricker W. Stock and recruitment // *Journal Fisheries research board of Canada*. – 1954. – №.11. – С. 559-623.
4. Feigenbaum M. J. Universal behavior in nonlinear systems // *Physica D*. – 1983. Vol. 7. – № 1-3. – P. 16-39.
5. Шарковский А. Н. Сосуществование циклов у непрерывного преобразования прямой в себя / А. Н. Шарковский // *Украинский математический журнал*. – 1964. Т. 26. – № 1. – С. 61-71.
6. Довгопол Г. Ф. Оценка численности поколений северяги *Acipenser stellatus* и основных факторов влияющих на структуру её популяции / Г. Ф. Довгопол, П. В. Вещев // *Вопросы ихтиологии*. – 1993. Т.33. – С. 93-99.
7. Переварюха А. Ю. Анализ опыта моделирования биоресурсов с точки зрения современной теории динамических систем / А. Ю. Переварюха // *Экологические системы и приборы*. – 2011. – № 11. – С. 17-21.
8. Вещев П. В. Эффективность естественного воспроизводства осетровых в низовьях Волги в современных условиях / П. В. Вещев, Г. И. Гутенева, Р. С. Муханова // *Экология*. – 2012. – № 2. – С. 123-128.
9. Динамика численности промысловых рыб. – М.: Наука, 1986. – С.189-199.
10. Гераскин П. П. Физиологические и популяционно-генетические исследования каспийских рыб / П. П. Гераскин, Г. Ф. Металлов, Ю. Н. Переварюха // *Рыбное хозяйство*. – 2007. – № 3. – С. 66-68.
11. Shepard M. P., Withler F. C. Spawning stock size and resultant production for Skeena sockeye // *Journal Fisheries research board of Canada*. – 1958. Vol. 15. – № 5. – P. 1007-1025.
12. May R. Biological population with nonoverlapping generation: stable points, stable cycles, and chaos // *Science*. – 1974. Vol. 186. – № 4164. – P. 62-67.