

ОПРАВДАЛСЯ ЛИ ДОЛГОСРОЧНЫЙ ПРОГНОЗ РИСКА ВЫМИРАНИЯ АЗОВСКОГО СУДАКА?

© 2020 г. Ю.В. Тютюнов*, **, И.Н. Сенина***, Л.И. Титова**, Л.В. Дашкевич*

*Федеральный исследовательский центр «Южный научный центр Российской академии наук»,
344006, Ростов-на-Дону, просп. Чехова, 41

**Южный федеральный университет, 344090, Ростов-на-Дону, просп. Стачки, 200/1

***Collecte Localisation Satellites, rue Hermes 8-10, Ramonville Saint-Agne, 31520 France

E-mail: yuri.tyutyunov@yandex.ru

Поступила в редакцию 08.08.2019 г.

После доработки 19.11.2019 г.

Принята к публикации 24.12.2019 г.

В конце 1990-х годов на основе стохастических экспериментов, проведенных с моделью долгосрочного прогноза популяционной динамики азовского судака, идентифицированной по данным наблюдений 1950–1981 гг. за запасом, выловами, температурой и соленостью Азовского моря, был сделан вывод о высокой вероятности квазивымирания популяции азовского судака в течение 35 лет, с 1982 по 2016 гг., обусловленного повышением солености моря. Данный вероятностный прогноз подтвердился — событие риска произошло в 2000-х годах: с 2005 г. численность взрослых особей судака не превышала 4 млн штук, а с 2017 г. введен полный запрет на вылов этого вида. Валидация результатов работы модели, проведенная в настоящее время, выявила достаточно хорошее (качественное и количественное) соответствие модельной траектории данным наблюдений за 1982–2018 гг. При этом обнаружено, что в современный период негативное воздействие, оказываемое на динамику численности стада повышением среднегодовых значений температуры моря, является не менее значительным, чем влияние роста солености. В соответствии с краткосрочным модельным прогнозом на 2019–2020 гг., в сложившихся условиях значительных положительных аномалий температуры и солености, введенный в 2017 г. запрет промысла не позволяет остановить снижение запаса азовского судака в ближайшие годы.

Ключевые слова: Азовское море, популяционная динамика, *Sander lucioperca* L., стохастическая модель, метод Монте-Карло, риск квазивымирания.

DOI: 10.31857/S0006302920020234

В конце 1990-х годов нами была построена имитационная модель динамики эксплуатируемой рыбной популяции, использованная для проведения стохастических экспериментов в целях долгосрочного прогноза изменений численности и оценки риска квазивымирания популяции азовского судака (*Sander lucioperca* L.) [1, 2]. Выбор судака в качестве модельного объекта обуславливался тем, что это один из ценных видов, запасы и уловы которого значительно снизились после зарегулирования в 1950-х годах Дона, крупнейшей реки бассейна Азовского моря. Наблюдающееся с 1960-х годов падение численности популяции судака является типичным последствием широкомасштабного антропогенного преобразования экосистемы Азовского моря — сходные проблемы имеют место и для других аборигенных полупроходных видов. Дальнейшее ухудшение условий воспроизводства полупроходных рыб произошло после зарегулирования

Кубани в 1972 г. Уменьшение пресного стока, увеличение затока (объема) черноморских вод и рост солености Азовского моря привели к существенному сокращению нерестовых и нагульных ареалов судака, леща, тарани, рыбца, чехони [3, 4].

Модель имела достаточно простую структуру и работала с годовым шагом по времени, описывая влияние на воспроизводство стада таких факторов среды, как температура и соленость Азовского моря. Основной задачей данного исследования являлось обоснование возможных ограничений промыслового изъятия, потенциально способных предотвратить чрезмерное падение запасов азовского судака, обусловленное продолжающимся осолонением моря. Кроме того, ихтиологов интересовал вопрос, насколько опасным для популяции является непреднамеренный прилов годовиков, обусловленный недостаточной селективностью сетей. Параметры модели были

идентифицированы с использованием представленных Азовским НИИ рыбного хозяйства данных, образующих временные ряды, характеризующие динамику моделируемой экологической системы с 1950 по 1981 гг. (т. е. 32 осредненные по годовому периоду записи). Ряды включали оценки численностей сеголеток, годовиков и взрослых особей судака, среднегодовые показатели солёности и температуры Азовского моря. С идентифицированной моделью проводили имитационные эксперименты по методу Монте-Карло, в которых для сгенерированных случайных значений температуры и солёности моря был рассчитан прогноз динамики численностей возрастных групп судака на 35 лет вперед, т. е. с 1982 по 2016 гг. Пучки траекторий, полученные таким образом для различных стратегий промыслового изъятия, использовались для оценки ожидаемых уловов, размеров стада, а также вероятностей события квазивымирания (*quasi-extinction*) популяции [5, 6]. На основе проведенных экспериментов с критическим уровнем квазивымирания, равным 4.8 млн взрослых особей, что соответствует 10% от максимального значения в ряду ихтиологических оценок запаса, нами был сделан достаточно пессимистично звучащий вывод о высокой вероятности коллапса популяции азовского судака в течение 35 лет, с 1982 по 2016 гг. [1, 2]. А именно, согласно модельным расчетам, даже при гипотетическом прекращении промысла риск квазивымирания популяции превышал 70%. При ежегодном промысловом изъятии третьей части взрослых особей прогнозируемый риск квазивымирания азовского судака составлял 86%.

Целью настоящей работы является ретроспективная валидация корректности данного вероятностного прогноза долгосрочной динамики популяции судака Азовского моря с использованием данных наблюдений за 1982–2018 гг. Статья организована следующим образом. Вначале дано краткое описание математической модели и использованных для ее идентификации исходных данных, представлены значения идентифицированных параметров, а также ранее полученные на основе этой модели результаты стохастических экспериментов. Затем приведены и обсуждены результаты валидации модели по данным наблюдений за запасами популяции судака и значениями учитываемых в модели абиотических факторов. В частности, показано, что падение численности популяции азовского судака, имевшее место в начале 2000-х годов, не может быть объяснено осолонением Азовского моря. Проверка гипотезы о критическом влиянии на воспроизводство судака климатических изменений (роста среднегодовой температуры моря) потребовала проведения дополнительных имитационных экспериментов с моделью. В заключительной части статьи обсуждаются достоинства и недостатки

использованного подхода, а также предлагается минимальная версия математической модели, корректно отражающая влияние внешних факторов на воспроизводство и выживаемость азовского судака и наилучшим образом объясняющая вариации численности стада.

ОПИСАНИЕ МОДЕЛИ И РЕЗУЛЬТАТЫ ПРОГНОЗА

Модель представляет собой систему разностных уравнений, описывающую динамику трех возрастных групп: сеголеток (N_0^t , годовиков N_1^t и взрослых особей, достигших возраста в два года и старше (N_2^t с годовым шагом $t = 0, 1, 2, \dots$:

$$N_0^{t+1} = (a_1 N_1^t + a_2 N_2^t) e^{-b(N_1^t + N_2^t)} e^{-\left(\frac{S^{t+1} - S_0}{\sigma_S}\right)^2} e^{-\left(\frac{T^{t+1} - T_0}{\sigma_T}\right)^2}, \quad (1)$$

$$N_1^{t+1} = p_0 N_0^t (1 - h_1^{t+1}), \quad (2)$$

$$N_2^{t+1} = (p_1 N_1^t + p_2 N_2^t) (1 - h_2^{t+1}), \quad (3)$$

где p_i — доля выживших в течение временного шага особей i -й возрастной группы ($t = 0, 1, 2$), а h_i^{t+1} — доля вылавливаемых в течение временного шага ($t, t + 1$) особей каждой возрастной группы. Выжившие в течение года сеголетки переходят в возрастную класс годовиков, а выжившие годовики пополняют класс взрослых особей популяции. Суммарный улов, полученный в течение года t , вычисляется как

$$C^t = w_1 h_1^t p_0 N_0^{t-1} + w_2 h_2^t (p_1 N_1^{t-1} + p_2 N_2^{t-1}),$$

где w_1 и w_2 — средние индивидуальные веса годовика и взрослой особи судака соответственно.

Как видно из уравнения (1), воспроизводство описывается модифицированной функцией Риккера [7]. Параметры a_1 и a_2 — соответственно коэффициенты плодовитости годовиков и взрослых особей; b — коэффициент внутривидовой конкуренции. В соответствии с законом толерантности Шелфорда [8–10] влияние на выживаемость мальков случайных факторов среды — среднегодовых значений солёности и температуры моря — учтено в уравнении (1) в виде множителей, имеющих вид функции распределения Гаусса, где S_0 и T_0 — оптимальные значения факторов, а σ_S и σ_T характеризуют толерантность вида к флуктуациям соответствующих характеристик среды [1]. Этот подход был нами ранее успешно использован при моделировании воспроизводства конкурирующих пелагических видов — азовской тюльки и азово-черноморской хамсы [11].

Идентифицированные параметры. Простота структуры и небольшое количество параметров

Таблица 1. Идентифицированные значения параметров модели (1)–(3)

Параметр	Регрессионные оценки	Результаты бутстрэппинга, $m \pm \sigma$
Плодовитость годовиков (a_1)	6.82	6.99 ± 4.53
Плодовитость взрослых (a_2)	12.67	14.35 ± 4.99
Внутривидовая конкуренция (b)	0.039	0.041 ± 0.01
Выживаемость сеголеток (p_0)	0.54	0.48 ± 0.08
Выживаемость годовиков (p_1)	0.47	0.52 ± 0.09
Выживаемость взрослых (p_2)	0.62	
Толерантность к солености (σ_S)	1.26	1.27 ± 0.19
Толерантность к температуре (σ_T)	1.92	1.91 ± 0.27
Оптимальная соленость (S_0)	11.0	
Оптимальная температура (T_0)	10.0	

обеспечили приемлемую точность идентификации модели на основе имевшихся на момент ее создания данных наблюдений за период 1950–1981 гг. (начальный год $t = 0$ в расчетах соответствовал 1949 г.). На этапе идентификации использовали численности возрастных групп, величины уловов, а также среднегодовые значения определяющих успех воспроизводства судака внешних факторов — солености и температуры моря. Коэффициент выживаемости взрослых особей p_2 и оптимальные значения внешних факторов S_0 и T_0 (обеспечивающие наилучшие условия для воспроизводства) взяты из ихтиологических исследований [12–14]. Остальные параметры модели были идентифицированы путем приближения модельной траектории к наблюдаемым значениям численностей возрастных групп (табл. 1). Ошибки полученных значений модельных параметров были оценены с использованием процедуры бутстрэппинга (*residual bootstrap*), описанной в работе [15]. Детали идентификации представлены в работе [2].

Стохастические имитационные эксперименты.

На следующем этапе идентифицированная модель была использована для проведения серии стохастических имитационных экспериментов по методу Монте-Карло на 35-летний период (с 1982 по 2016 гг.). Случайные значения временных рядов солености моря для этих экспериментов вычислялись на основе имитационного алгоритма, предложенного в работах [16, 17]. Входные ряды температурных данных генерировались методом рандомизации значений температуры моря, которые наблюдались в течение 1950–1981 гг. С этими случайными факторами и для различных комбинаций параметров h_i , характеризующих годовое промысловое изъятие годовиков и взрослых особей судака, были рассчитаны пучки 50-ти

независимых стохастических траекторий модельного прогноза на указанный период.

Затем результаты имитационных вычислений анализировали статистическими методами и интерпретировали в контексте задачи оптимизации экономического и экологического критериев: максимизации среднегодовых уловов и минимизации риска чрезмерного падения запаса судака — квазивымирания [5]. Критический порог квазивымирания популяции был принят равным 4.8 млн взрослых особей, что соответствует 10% от максимального значения в ряду ихтиологических оценок запаса. Оказалось, что ограничение промысла в модели не позволяет существенно снизить риск квазивымирания азовского судака [1, 2]. В соответствии с изоплетной диаграммой, приведенной на рис. 1, если при изъятии третьей части взрослых особей их численность в течение 35 лет снижается ниже критического уровня с вероятностью 86%, то полный запрет вылова уменьшает данный показатель риска лишь до 70%. При этом непреднамеренный прилов годовиков оказался не так опасен для популяции, как чрезмерный вылов взрослых особей. Причиной прогнозируемого коллапса популяции в имитационных расчетах являлось увеличение солености моря, предсказываемое статистической регрессионной моделью Бронфмана и Суркова [16], которую использовали для генерации рядов случайных значений $\{S^i\}$ в экспериментах Монте-Карло.

Сегодня можно констатировать, что данный нами вероятностный прогноз, к сожалению, оправдался — событие риска произошло в середине 2000-х годов, с 2005 г. оценка численности взрослых особей судака не превышала 4 млн штук [18]. Более того, запрет промысла азовского судака, который в конце 1990-х годов рассматривался лишь как гипотетический сценарий имитационного эксперимента, сегодня также стал реально-

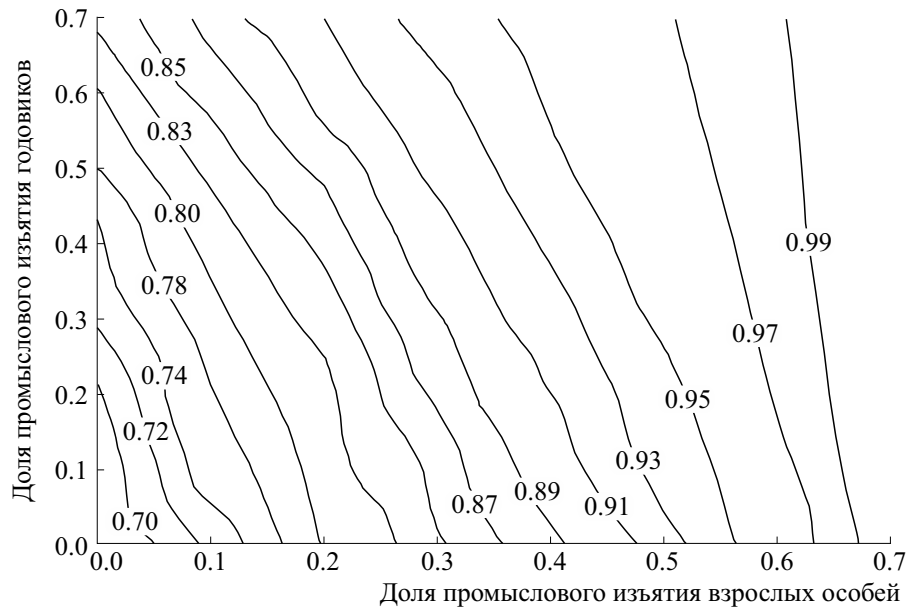


Рис. 1. Изогипетная диаграмма риска квазивывмирания популяции (вероятности падения численности взрослых особей ниже заданного критического уровня) с 1982 по 2016 гг. как функции коэффициентов промыслового изъятия годовиков и взрослых.

стью — с 2017 года правилами рыболовства для Азово-Черноморского рыбохозяйственного бассейна введен полный запрет вылова этого вида [19, 20]. Изъятие азовского судака допускается только для целей воспроизводства и/или научно-исследовательских работ по заявкам воспроизводственных и научных организаций. Аналогичный запрет введен для берша и чехони [19, 20].

Заметим, что модель использовали не для расчета одной единственной траектории, которая едва ли была полезной для долгосрочного прогноза популяционной динамики, определяемой внешними факторами, имеющими существенную случайную составляющую. Целью исследования был именно вероятностный прогноз: при различных промысловых нагрузках, на основе достаточно большого количества стохастических экспериментов с идентифицированной моделью оценивали риски такого нежелательного события, как падение численности взрослых особей судака ниже установленного критического уровня квазивывмирания.

Валидация модели и краткосрочный прогноз.

Спустя двадцать лет после проведения описанных выше имитационных экспериментов у нас появилась возможность валидации работы модели (1)–(3) с ранее идентифицированными параметрами путем расчета динамики численности возрастных групп азовского судака для фактических (а не разыгрываемых моделью) значений внешних факторов в период с 1982 по 2018 гг. и сопоставления данного модельного прогноза с обновленными данными о многолетней динамике

популяционных запасов азовского судака. Нами использованы материалы опубликованных результатов ихтиологических исследований [18, 21–30], а также Протоколов XIX–XXX сессий Российско-Украинской Комиссии (РУК) по вопросам рыболовства в Азовском море [19, 20, 31–36].

На вход модели (1)–(3) подавали временные ряды фактических среднегодовых значений солёности и температуры Азовского моря с 1982 по 2018 гг. [37]. При этом среднюю годовую температуру воды для моря в целом рассчитывали согласно работе [38]. Наборы срочных данных наблюдений (температуры воды) гидрометеорологических станций были усреднены посуточно, помесечно и далее до среднегодовых значений. Среднегодовая солёность моря была рассчитана на основе данных экспедиционных наблюдений в открытом море и данных прибрежных гидрометеорологических станций согласно методике, подробно описанной в работе [39].

Поскольку для 2019–2020 гг. данных фактических измерений температуры воды и солёности пока нет, для последних двух лет периода прогноза были использованы значения, полученные с помощью боксовой гидродинамической модели Бердникова [40], включающей модули расчета температурного и ледового режимов, балансовый модуль водного обмена и режима солёности. Модельные значения солёности на 2019 и 2020 гг. равны 11.78 и 11.71‰, а температуры — 12.61 и 12.55°C соответственно.

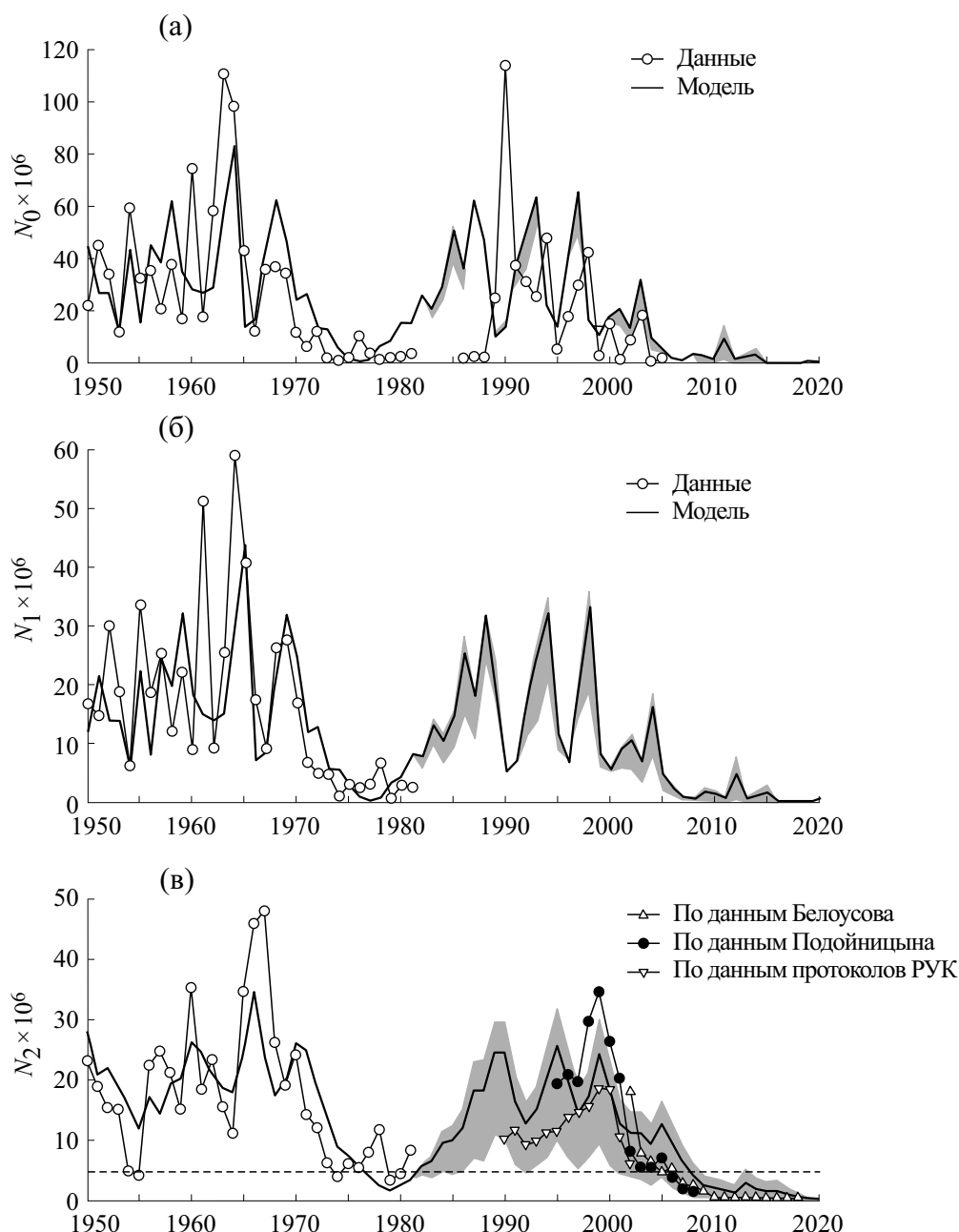


Рис. 2. Модельная и наблюдаемая динамика численности сеголеток (а), годовиков (б) и взрослых особей (в) азовского судака (млн шт.): 1950–1981 гг. — идентификация; с 1982 г. — валидация модели с коэффициентом изъятия $h = 0.07$ в 1982–2016 гг. и запретом промысла с 2017 г. Серым цветом показан разброс прогнозируемых численностей возрастных групп, соответствующий интервалу значений коэффициента промысла $0 \leq h \leq 0.3$. Пунктиром показан уровень квазивымирания.

На рис. 2 представлены результаты расчетов, при проведении которых предполагалось, что до введения запрета на промысел судака в 2017 г., с 1982 по 2016 гг. ежегодно вылавливается 7% годовиков и взрослых особей, что равно среднему значению коэффициента промыслового изъятия в 1950–1981 гг. Заметим, что значения коэффициента промыслового изъятия в указанные годы вычисляли на основе официальной статистики вы-

ловов. Однако фактический промысел мог быть значительно выше официального [18, 23, 24]. По мнению ихтиологов объем незаконного (соответственно, неучтенного) вылова азовского судака всегда был существенным и сопоставимым с легальным промыслом, а после распада СССР доля браконьерского изъятия значительно увеличилась [18, 23, 24, 28]. При идентификации модели неучтенная промысловая смертность автомати-

чески компенсировалась значениями других параметров, прежде всего значениями коэффициентов выживаемости p_i , что обеспечило хорошее приближение модельной траектории к использованным при идентификации модели оценкам численности возрастных групп судака (см. идентификационный участок траектории на рис. 2, соответствующий периоду с 1950 по 1981 гг.). При отсутствии достоверной статистики реального промысла в период валидации модели представляет интерес оценка чувствительности модели к вариациям параметра промыслового изъятия h . Для этого наряду с модельной траекторией, полученной при фиксированном коэффициенте изъятия $h = 0.07$, на рис. 2 представлены результаты дополнительных вычислительных экспериментов в виде коридора значений переменных модели при варьировании коэффициента изъятия в широких пределах ($h \in [0.0, 0.3]$).

Выполненные вычисления показывают достаточно хорошее соответствие модельных траекторий данным наблюдений в 1982–2018 гг. [18, 21–30, 41]. Наибольшее отклонение наблюдается в 1990 г. для численности сеголеток. Однако именно в этом году ихтиологами отмечалась аномально высокая выживаемость сеголеток азовского судака в летний период, которую они объясняли снижением количества тюльки, в свою очередь обусловленным вселением в Азовское море гребневика *Mnemiopsis leidyi* [21, 42]. В результате в июле 1990 г. выживших сеголеток судака оставалось больше 100 млн шт., что в четыре-пять раз превышало их количество в предыдущие годы. Однако уже в сентябре–октябре численность сеголеток упала до 10 млн шт. [21, 42], что вполне соответствует прогнозу нашей модели, которая не включает в себя описание межвидовых отношений и, работая с годовым шагом, не предназначена для предсказания подобных краткосрочных аномалий. Вот что пишет об этих наблюдениях Л.В. Кукарина: «Выживание сеголеток за период «лето–осень» в 1989–1994 гг. составляло 2–25% их численности в июле. Высокий процент гибели подросших сеголеток в сложившихся условиях был обусловлен развитием у судака внутривидовой пищевой конкуренции на акватории Таганрогского залива. Доля молоди собственного вида в питании увеличилась с 0.2–0.4% до 4–6% в начале 1990-х годов» [42].

Модельные расчеты корректно отображают намечившееся в период 1982–2000 гг. восстановление популяции судака, обусловленное наблюдавшимся в данный период опреснением Азовского моря, однако с начала 2000-х годов начинается новая фаза снижения численностей всех трех возрастных групп. Падение запасов в этот период на первый взгляд выглядит неожиданным, поскольку в эти годы соленость не являлась лимитирующим фактором для популяции судака [18]

(соленость моря резко повышается лишь после 2010 г., см. график на рис. 3).

Простота имитационной модели (1)–(3), которая учитывает минимальное количество внешних факторов, оказывающих влияние на популяционную динамику, позволяет предположить, что отмеченное снижение численности судака может быть вызвано изменениями температуры моря. Действительно, на графике среднегодовых значений температуры в 1983–2018 гг., изображенном на рис. 3, хорошо виден восходящий тренд, который, по-видимому, связан с глобальными климатическими изменениями. Аномально высокие температуры в таком мелком водоеме, как Азовское море, являются причиной возникновения зон гипоксии, частота образования которых увеличилась в последнее десятилетие, в том числе, в восточной части моря и Таганрогском заливе [43, 44]. Формирование зон с дефицитом кислорода оказывает как прямое воздействие на выживаемость судака, особенно его молоди, так и опосредованное, вследствие подрыва кормовой базы вида.

Дополнительные эксперименты и минимальная модель. Преимуществом модели (1)–(3) является возможность учета эффекта воздействия температуры моря на выживаемость сеголеток при помощи всего лишь двух параметров: оптимального значения температуры T_0 и характеристики толерантности вида к отклонениям от этого значения σ_T . Чтобы проверить гипотезу о влиянии роста температуры на снижение запасов судака, был проведен дополнительный имитационный эксперимент, в котором использовали очищенный от линейного тренда температурный ряд (показан серым цветом на рис. 3). При этом целесообразно зафиксировать промысловое изъятие, поэтому, как и в предыдущем эксперименте, с 1982 г. были использованы усредненные коэффициенты промыслового изъятия $h_1 = h_2 = 0.07$, а с 2017 г. вылов в модели не осуществлялся. Результаты вычислений представлены на рис. 4.

Как можно видеть, устранение растущего тренда в динамике среднегодовой температуры позволяет восстановить численность взрослых особей до уровня, превышающего критический порог квазивывмирания популяции в течение всего валидационного периода с 1982 по 2018 гг. Вместе с тем, согласно расчетам, даже устранение негативного воздействия температурного фактора и прекращение вылова в 2017 г. не позволяет переломить обусловленную аномально высокими значениями солености моря тенденцию к падению запаса судака, наблюдающуюся в модели после небольшого прироста численности взрослых особей в 2013 г. Так, в 2019 и 2020 гг. модель без температурного тренда также предсказывает па-

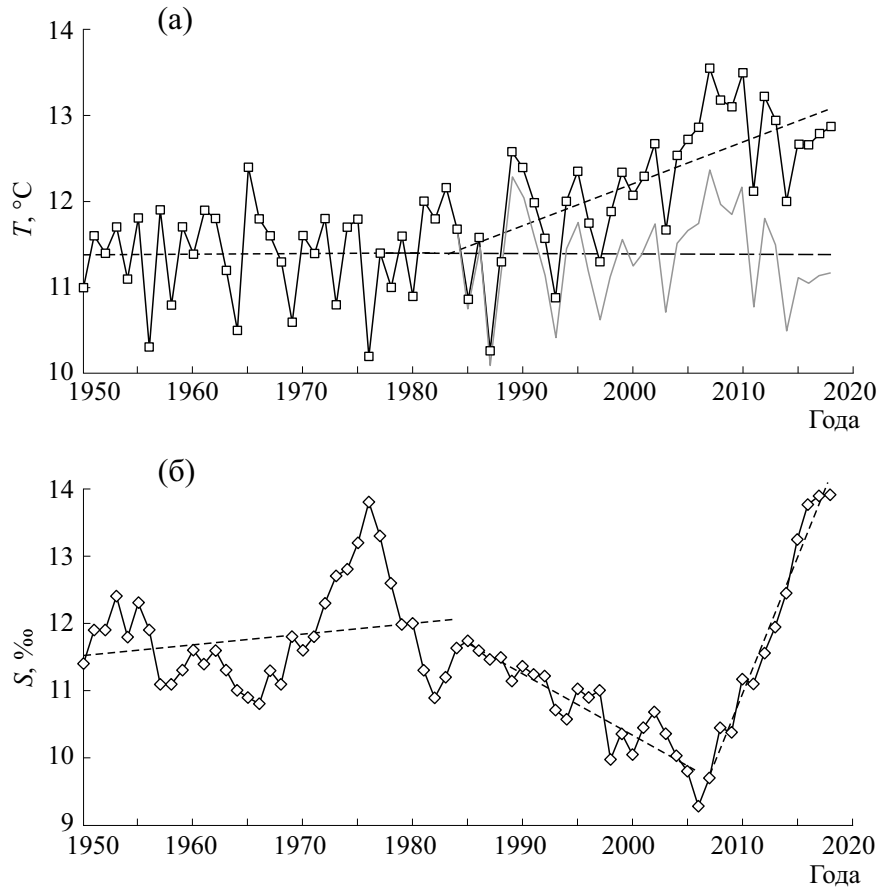


Рис. 3. Среднегодовые значения наблюдений температуры (а) и солености (б) Азовского моря в период 1950–2018 гг. Пунктирными линиями на графике температуры показаны многолетние тренды, соответствующие периодам 1950–1982 гг. ($y = 0.0007x + 11.38$) и 1983–2018 гг. ($y = 0.049x + 9.73$). Серым цветом показан ряд температур с нулевым трендом ($y = 11.38$). Для солености выделены три периода с диаметрально меняющимся трендом: 1950–1984 гг. ($y = 0.016x + 11.52$), 1985–2006 гг. ($y = -0.09x + 15$) и 2007–2018 гг. ($y = 0.4x - 13.7$).

дение численности половозрелого стада ниже порога квазивывмирания, установленного при проведении стохастических экспериментов.

Еще одна гипотеза, которую мы проверили, связана со структурной устойчивостью модели (1)–(3) — свойством, характеризующим зависимость прогноза модели от изменения ее структуры. Нетрудно заметить (см. рис. 2), что временные ряды наблюдаемых значений сеголеток и годовиков обладают высокой степенью корреляции. Так, для смещенных на один год сеголеток N_0^{t+1} и годовиков N_1^t коэффициент корреляции $r = 0.96$. Фактически это означает, что использование данных по численности годовиков не добавляет информации о динамике популяции при минимизации целевой функции (суммы квадратов разностей натурных и модельных значений численностей возрастных групп). Следовательно, использование этого временного ряда не только усложняет модель, но и снижает точность оценки параметров, контролирующих влияние переменной N_1^t на динамику системы (1)–

(3), то есть параметров a_1, b, p_0, h_0 . Данное обстоятельство, в частности, объясняет довольно большую ошибку, полученную методом бутстрэппинга для параметра a_1 (см. табл. 1). Следовательно, мы можем упростить модель (1)–(3), опуская уравнение (2) без ущерба качеству модели в предсказании динамики популяции судака. Модель (1)–(3) при этом трансформируется в следующую минимальную модель с двумя переменными, N_0^t — численность сеголеток и N_1^t — численность взрослых особей старше одного года соответственно:

$$N_0^{t+1} = aN_1^t e^{-bN_1^t} e^{-\left(\frac{S^{t+1}-S_0}{\sigma_S}\right)^2} e^{-\left(\frac{T^{t+1}-T_0}{\sigma_T}\right)^2}, \quad (4)$$

$$N_1^{t+1} = (p_0 N_0^t + p_1 N_1^t)(1 - h^{t+1}), \quad (5)$$

где a — плодовитость, b — внутривидовая конкуренция, p_1 — выживаемость взрослых особей и h — промысловое усилие на взрослое стадо. Остальные параметры те же, что и в модели (1)–(3).



Рис. 4. Динамика численности взрослых особей азовского судака, рассчитанная по модели (1)–(3) с рядом наблюдаемых и очищенных от восходящего тренда температур в сравнении с ихтиологическими оценками размера промыслового стада.

Как видно, по сравнению с системой (1)–(3) модель (4)–(5) включает меньше параметров, при этом все они могут быть довольно точно оценены в результате минимизации целевой функции (см. табл. 2). В частности, значение параметра p_2 было зафиксировано в модели (1)–(3), теперь для коэффициента выживаемости взрослых особей старше одного года получена оценка с ошибкой 28% (см. табл. 2 и соответствующее ему p_1 в модели (4)–(5)), оцененной методом бутстрэппинга, который подробно описан в работе [2].

Как и ожидалось, и полная, и минимальная модель дают практически одинаковые приближения временных рядов численностей сеголеток и взрослых рыб старше одного года: минимальные значения целевых функций, включающих в себя эти переменные, равны 16608 и 16618 соответственно. При этом модель (1)–(3) объясняет 50 и 66% вариаций данных по численности сеголеток и взрослых соответственно, минимальная модель (4)–(5) – 52 и 66% соответственно. Предсказания модели (4)–(5) согласуются с результатами модели (1)–(3) как в период минимизации ошибки модельных предсказаний, т.е. 1950–1981 гг., так и в период валидации в 1982–2018 гг.

(см. рис. 5). Как и для модели (1)–(3), для двух последних лет, соответствующих периоду краткосрочного прогноза на 2019 и 2020 гг., нами были использованы приведенные в предыдущем разделе значения солености и температуры, вычисленные с помощью внешней гидродинамической модели Бердникова [40].

Помимо результатов валидации и прогноза на 1982–2020 гг., рассчитанных по модели (4)–(5) со значением $h = 0.07$ (траектории черного цвета), на рис. 5 показан разброс прогнозируемых значений численностей возрастных групп азовского судака, соответствующий интервалу значений коэффициента промыслового изъятия $0 \leq h \leq 0.3$. Для сравнения и демонстрации структурной устойчивости модели тонкими линиями изображены траектории, соответствующие прогнозу полной модели (1)–(3). Также на рис. 5б показана динамика численности взрослых особей, рассчитанная по обеим моделям (4)–(5) и (1)–(3) (соответственно жирная и тонкая линии серого цвета) для очищенного от восходящего тренда ряда температур. Заметим, что увеличение суммарной численности годовиков и взрослых в 2020 г. в предполагаемом сценарии стабильного темпера-

Таблица 2. Идентифицированные значения параметров минимальной модели (4)–(5)

Параметр	Регрессионные оценки	Результаты бутстрэппинга, $m \pm \sigma$
Плодовитость (a)	9.49	10.79 ± 3.64
Внутривидовая конкуренция (b)	0.04	0.04 ± 0.009
Выживаемость сеголеток (p_0)	0.63	0.62 ± 0.14
Выживаемость взрослых (p_1)	0.49	0.48 ± 0.14
Толерантность к солености (σ_S)	1.27	1.22 ± 0.15
Толерантность к температуре (σ_T)	2.22	2.28 ± 0.35
Оптимальная соленость (S_0)	11.0	
Оптимальная температура (T_0)	10.0	

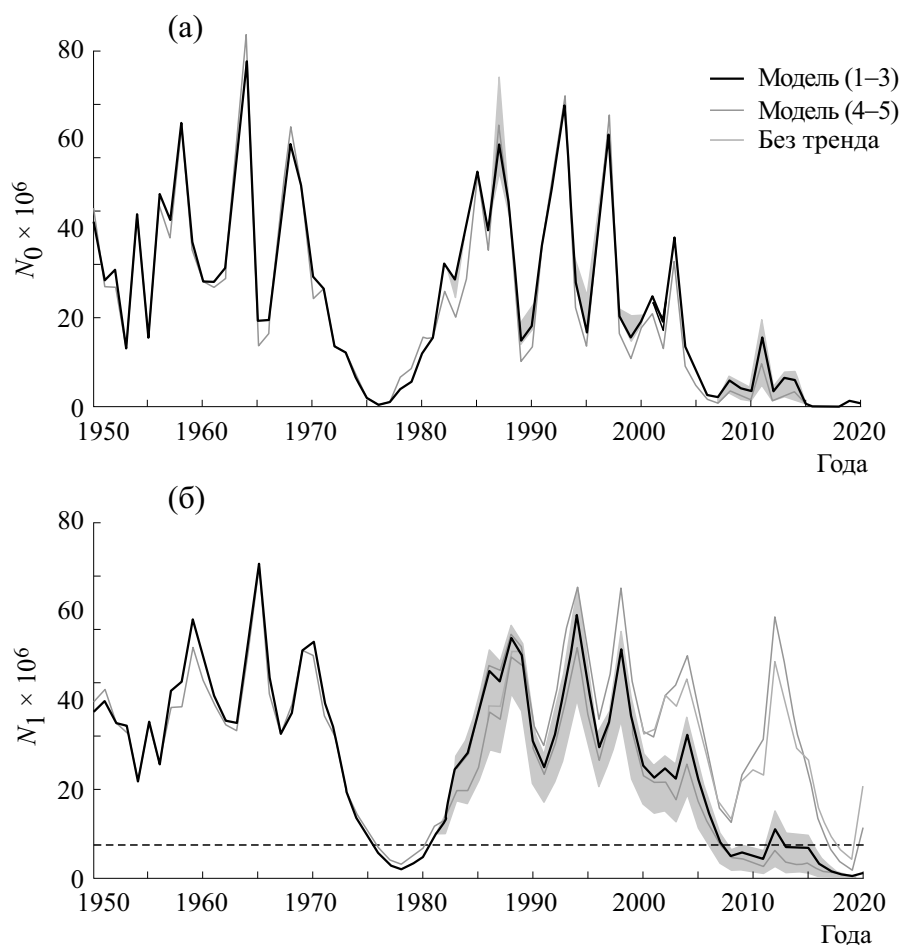


Рис. 5. Динамика численности сеголеток (а) и взрослых (б) особей судака Азовского моря в модельных экспериментах с коэффициентом изъятия $h = 0.07$ в 1982–2016 гг. и запретом промысла с 2017 г. На графике (б) дополнительно приведены траектории, рассчитанные с очищенным от восходящего тренда рядом температур. Серым цветом показан разброс прогнозируемых моделью (4-5) численностей возрастных групп, соответствующий интервалу значений коэффициента промысла $0 \leq h \leq 0.3$. На графике (б) дополнительно приведены траектории, рассчитанные по обоим моделям (1)–(3) и (4)–(5) с очищенным от восходящего тренда рядом температур.

турного режима обусловлено благоприятным для воспроизводства низким значением солености в краткосрочном прогнозе на 2019 г. (11.78‰), что наглядно демонстрирует высокую чувствительность судака к этому внешнему фактору. Пунктиром показан критический порог квазивывмирания, составляющий 10% от максимальной численности взрослых особей в 1950–1981 гг., для модели (4)–(5) равный 7.5 млн шт. Так же как и полная модель (1)–(3), под влиянием наблюдаемых и прогнозных значений солености и температуры минимальная модель (4)–(5) предсказывает падение численности популяции судака значительно ниже критического уровня, при этом решающую роль в снижении запаса играет наблюдающийся с конца 1980-х годов рост среднегодовых температур Азовского моря.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные результаты еще раз демонстрируют эффективность и применимость простых стохастических моделей для долгосрочного прогнозирования динамики промысловых рыбных популяций (см. также работы [2, 11, 45–51]).

Выполненное исследование позволяет сделать вывод о том, что причиной уменьшения запасов судака в последние десятилетия, наряду с ростом солености, может быть увеличение температуры моря. При этом эффект, в настоящее время оказываемый на динамику численности стада потеплением, может быть даже значительнее влияния роста солености моря.

Интересно, что до конца XX века в круг проблем, имеющих отношение к возможному падению запаса судака в Азовском море, включались прежде всего негативные последствия зарегулирования пресного стока. Эти последствия рас-

сматривались в контексте антропогенных изменений экосистем Дона и Азовского моря, обусловленных строительством Цимлянского водохранилища [3, 4, 52, 53]. К ним, помимо осолонения моря и инвазии гребневика мнемииопсиса (*Mnemiopsis leidyi*) [54], относились перекрытие путей миграций и сокращение естественных нерестовых ареалов проходных и полупроходных видов промысловых рыб [4, 24]. Не меньшее внимание уделялось неконтролируемому, в частности, браконьерскому промыслу судака, проблемам перелова [4, 23] и непреднамеренного вылова годовиков [2]. В настоящее время запрет промысла рассматривается в качестве меры, способной остановить падение запасов данного вида [19, 20]. Оценивая потенциал восстановления популяции при полном запрете промысла судака, авторы работы [27] пришли к выводу, что кормовая база в Азовском море не является лимитирующим фактором, способствующим сокращению его запасов. Однако ретроспективный анализ воздействия среднегодовой температуры на динамику популяции азовского судака меняет оценку эффективности запрета промысла и перспектив восстановления промыслового стада. В этой связи следует заметить, что хотя воздействие температуры моря на воспроизводство и выживаемость судака признавалось важным, что и обусловило необходимостью ее включения в модель (1)–(3), данный фактор не рассматривался специалистами–ихтиологами в качестве критического, способного подорвать популяцию. Тем не менее модель (1)–(3) смогла достаточно корректно отразить негативные последствия роста температуры Азовского моря, наблюдающегося с конца 1980-х годов.

Дополнительные эксперименты с минимальной моделью (4)–(5) показали, что предложенный подход к моделированию динамики популяции судака Азовского моря устойчив по отношению к структурным изменениям модели. Это говорит о том, что информация о динамике и падении численности заложена в использованных при идентификации модели данных за 1950–1981 гг. При этом очевидно, что влияние факторов внешней среды, в особенности температуры, на прогнозируемые падения численности судака до уровня квазивымирания является, несомненно, решающим. Несмотря на то что точное значение параметра промысловой нагрузки не может быть определено, модельные расчеты с варьируемым в широких пределах коэффициентом изъятия $h \in [0.0, 0.3]$ показывают, что потенциал восстановления популяции от введенного в 2017 г. запрета на промысел азовского судака невелик, тем более что вплоть до недавнего времени имела место высокая, не соответствующая уровню воспроизводства, интенсивность как официального, так и браконьерского промысла судака [4, 18, 23, 24, 41]. Ситуация ухудшается такой отмеченной

специалистами особенностью текущего состояния Азовского моря, как одновременные значительные положительные аномалии температуры и солености вод, которые ранее не наблюдались в истории изучения данного водоема [37].

Таким образом, мы можем сделать еще одно заключение на основании проведенного исследования. Оно заключается в том, что даже те «пессимистические» оценки риска квазивымирания судака, которые были получены нами двадцать лет назад [1, 2], следует считать заниженными. Это объясняется тем, что псевдослучайные значения среднегодовых температур, которые были использованы в имитационной модели (1)–(3) при проведении экспериментов Монте-Карло, генерировались на основе ранее наблюдаемых данных и потому не могли содержать экстремально высоких значений, характерных для сегодняшнего периода.

ВЫВОДЫ

Выполненное исследование позволяет сделать следующие общие выводы:

1) выявлено достаточно хорошее качественное и количественное соответствие прогноза модели реальной динамике численности возрастных групп азовского судака;

2) наблюдающееся с начала 2000-х годов устойчивое снижение полученных ихтиологами оценок численности популяции, которое явилось основанием введения полного запрета промысла азовского судака, подтверждает правильность сделанного двадцать лет назад долгосрочного вероятностного прогноза квазивымирания популяции;

3) в течение последнего десятилетия, помимо осолонения, негативное воздействие на воспроизводство судака оказывает наблюдаемый рост среднегодовой температуры Азовского моря;

4) модельные эксперименты показывают, что в сложившихся условиях значительных положительных аномалий температуры и солености, введенный в 2017 г. запрет промысла обладает ограниченным потенциалом восстановления запаса судака.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Публикация подготовлена в ходе реализации ГЗ ЮНЦ РАН, тема «Разработка методов геоинформационного моделирования морских и наземных экосистем», № государственной регистрации проекта 01201363188 (Тютюнов, Дашкевич); базовой части ГЗ ЮФУ, тема «Фундаментальные и прикладные задачи математического моделирования», № 1.5169.2017/8.9 (Титова); проекта Российского фонда фундаментальных исследований № 18-01-00453а «Мультистабильные пространственно-

временные сценарии в популяционных системах» (Тютюнов).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликтов интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая работа не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ю. В. Тютюнов, И. Н. Сенина и Л. И. Титова, в кн. *Компьютерное моделирование. Экология: учебное пособие*, под ред. Г. А. Угольниченко (Вузовская книга, М., 2000), сс. 58–78.
2. Yu. Tyutyunov, I. Senina, C. Jost, and R. Arditi, *Ecol. Modelling* **149**, 297 (2002).
3. В. В. Дроздов, Ученые записки Российского государственного гидрометеорологического университета **15**, 155 (2010).
4. П. А. Балыкин, Д. Н. Куцын и А. М. Орлов, *Океанология* **59** (3), 396 (2019).
5. L. R. Ginzburg, L. B. Slobodkin, K. Jonson, and A. G. Bindman, *Risk Analysis* **2**, 171 (1982).
6. H. R. Akçakaya and L. R. Ginzburg, in *Species conservation: a population biological approach*, Ed. by A. Seitz and V. Loeschke (Birkhäuser Verlag, Basel, 1991), pp. 78–87.
7. W. E. Ricker, *J. Fish. Res. Board of Canada* **11**, 559 (1954).
8. V. E. Shelford, *Animal communities in temperate America: as illustrated in the Chicago region: a study in animal ecology* (No. 5) (University of Chicago Press, Chicago, Illinois, 1913).
9. Э. Пианка, *Эволюционная экология* (Мир, М., 1981).
10. В. Г. Ильичев, *Устойчивость, адаптация и управление в экологических системах* (Физматлит, М., 2009).
11. I. Senina, Yu. Tyutyunov, R. Arditi, *J. Appl. Ecol.* **36**, 297 (1999).
12. Н. П. Гоптарев, А. И. Симонов, Б. М. Затучная и Д. Е. Гершанович, *Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 5. Азовское море* (Гидрометеиздат, Санкт-Петербург, 1991).
13. А. М. Бронфман, С. П. Воловик, С. В. Козлитина и др., *Статистическая структура океанологических и биологических параметров экосистемы Азовского моря* (Изд-во Рост. ун-та, Ростов-на-Дону, 1979).
14. А. М. Бронфман, В. Г. Дубинина и Г. Д. Макарова, *Гидрологические и гидрохимические основы продуктивности Азовского моря* (Пищевая промышленность, М., 1979).
15. B. Efron and R. J. Tibshirani, *An introduction to the bootstrap* (Chapman and Hall, London, 1993).
16. А. М. Бронфман и Ф. А. Сурков, *Труды ВНИРО* **118**, 62 (1976).
17. Д. Я. Раткович, *Водные ресурсы*, № 1, 5 (1977).
18. Д. А. Подойницын, *Изв. вузов. Сев.-Кавк. регион. Естеств. науки*, № 4, 111 (2010).
19. *Протокол XIX сессии Российско-Украинской Комиссии по вопросам рыболовства в Азовском море* (Ростов-на-Дону, 2018).
20. *Протокол XXX сессии Украинско-Российской Комиссии по вопросам рыболовства в Азовском море* (Ростов-на-Дону, 2019).
21. В. Н. Белоусов, в сб. *Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна (1998–1999 гг.)* (Изд-во БКИ, Ростов-на-Дону, 2000), сс. 88–96.
22. В. Н. Белоусов, в сб. *Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна (2000–2001 гг.)* (Вопросы рыболовства, М., 2002), сс. 279–291.
23. В. Н. Белоусов, в сб. *Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна (2002–2003 гг.)* (Медиа-Пресс, Ростов-на-Дону, 2004), сс. 131–137.
24. В. Н. Белоусов, Автореф. дис. ... канд. биол. наук (КубГАУ, Краснодар, 2004).
25. Д. А. Подойницын, в сб. *Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна (2004–2005 гг.)* (Изд-во «Диапазон», Ростов-на-Дону, 2006), сс. 199–207.
26. Е. П. Цуникова, Т. М. Попова, Е. А. Порошина и Е. А. Нефедова, в сб. *Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна (2006–2007 гг.)* (Медиа-Пресс, Ростов-на-Дону, 2008), сс. 270–293.
27. В. А. Гетманенко, Е. П. Губанов и Л. В. Изергин, *Рибне господарство України: науково-виробничий журнал*, № 3, 4 (2012).
28. А. А. Живоглядов и С. В. Лукьянов, *Вопр. рыболовства* **19** (4), 405 (2018).
29. С. В. Лукьянов и А. А. Живоглядов, в сб. *Экологическая, промышленная и энергетическая безопасность – 2018* (Севастопольский гос. ун-т, Севастополь, 2018), сс. 739–743.
30. С. В. Лукьянов и А. А. Живоглядов, в сб. *Конфликт природопользования: роль в эволюции ноосферы* (Астраханский гос. ун-т, Астрахань, 2019), сс. 78–83.
31. *Протокол XIX сессии Российско-Украинской Комиссии по вопросам рыболовства в Азовском море* (Анапа, Россия, 2007). URL: <http://docs.cntd.ru/document/902114750>
32. *Протокол XX сессии Российско-Украинской Комиссии по вопросам рыболовства в Азовском море* (Бердянск, Украина, 2008). URL: <https://www.garant.ru/products/ipo/prime/doc/2067519>
33. *Протокол XXI сессии Российско-Украинской Комиссии по вопросам рыболовства в Азовском море* (пос. Рожок Ростовской области, Россия, 2009). URL: <http://bestpravo.com/rossijskoje/xd-pravila/b8b/index.htm>
34. *Протокол XXIII сессии Российско-Украинской Комиссии по вопросам рыболовства в Азовском море* (Темрюк, Краснодарский край, Россия, 2011). URL: <http://www.>

- fishindustry.net/governmental-bodies/2164-rezultaty-xxiii-sessii-rossiysko-ukrainskoy-komissii-po-voprosam-rybolovstva-v-azovskom-more.html
35. *Протокол XXIV сессии Российско-Украинской Комиссии по вопросам рыболовства в Азовском море* (Бердянск, Украина, 2012).
 36. *Протокол XXVIII сессии Российско-Украинской Комиссии по вопросам рыболовства в Азовском море* (Киев, Украина, 2016). URL: <http://azniir.kh.ru/novosti/xxviii-sessiya-rossiysko-ukrainskoy-komissii-po-voprosam-rybolovstva-v-azovskom-more-zavershila-svoyu-rabotu-v-kieve-ukraina/>
 37. Л. В. Дашкевич, С. В. Бердников и В. В. Кулыгин, Водные биоресурсы и среда обитания **2** (2), 7 (2019).
 38. Л. В. Дашкевич и В. В. Кулыгин, Материалы Международной конференции «ИнтерКарто. ИнтерГИС. Геоинформационное обеспечение устойчивого развития территорий» **25** (2), 112 (2019). <https://doi.org/10.35595/2414-9179-2019-2-25-112-120>
 39. Л. В. Дашкевич, С. В. Бердников и В. В. Кулыгин, Водные ресурсы **44** (5), 563 (2017). <https://doi.org/10.7868/S0321059617040046>
 40. С. В. Бердников, в сб. *Закономерности экосистемных процессов в Азовском море*, под ред. Г. Г. Матишова (Наука, М., 2006), сс. 137–229.
 41. Д. А. Подойницын, Автореф. дис. ... канд. биол. наук (ЮФУ, Ростов-на-Дону, 2010).
 42. Л. В. Кукарина, в сб. *Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна* (АзНИИРХ, Ростов-на-Дону, 1996), сс. 183–186.
 43. А. В. Никитина, Т. В. Руднева, Т. В. Камышникова и др., Современные проблемы науки и образования, № 1, 1 (2015). URL: <http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=19509>
 44. В. В. Кулыгин, В. С. Герасюк и Л. В. Дашкевич, Информация и космос, № 1, 120 (2018).
 45. Yu. Tyutyunov, R. Arditi, B. Buttiker, et al., Ecol. Modelling **69**, 19 (1993).
 46. А. Б. Медвинский, А. В. Русаков, А. Е. Бобырев и др., Биофизика **54** (1), 120 (2009).
 47. L. V. Nedorezov, Population Dynamics: Analysis, Modelling, Forecast **2** (4), 129 (2013).
 48. А. И. Абакумов, Информатика и системы управления **54** (4), 12 (2017).
 49. В. Г. Ильичев и О. А. Ильичева, Биофизика **63** (2), 373 (2018).
 50. В. Г. Ильичев и Л. В. Дашкевич, Компьютерные исследования и моделирование **11** (5), 879 (2019).
 51. G. P. Neverova, A. I. Abakumov, I. P. Yarovenko, and E. Ya. Frisman, Nonlinear Dynamics **94** (2), 827 (2018).
 52. И. И. Ворович, А. С. Горелов, А. Б. Горстко и др., *Рациональное использование водных ресурсов бассейна Азовского моря. Математические модели* (Наука, М., 1981).
 53. Г. Г. Матишов, Ю. М. Гаргопа, С. В. Бердников и С. Л. Дженюк, *Закономерности экосистемных процессов в Азовском море*, под ред. Г. Г. Матишова (Наука, М., 2006).
 54. S. V. Berdnikov, V. V. Selyutin, V. V. Vasilchenko, and J. F. Caddy, Fisheries Res. **42** (3), 261 (1999).

Long-Range Prediction of the Risk of Extinction Faced by the Pikeperch in the Azov Sea: Has the Prediction Come True?

Yu.V. Tyutyunov*, **, I.N. Senina***, L.I. Titova**, and L.V. Dashkevich*

*Federal Research Centre “The Southern Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences”,
prosp. Chekhova 41, Rostov-on-Don, 344006 Russia

**Southern Federal University, prosp. Stachki 200/1, Rostov-on-Don, 344090 Russia

***Collecte Localisation Satellites, Space Oceanography Division (в русском варианте отсутствует),
rue Hermes 8-10, Ramonville Saint-Agne, 31520 France

In the late 1990s, based on stochastic simulations with a model of a long-range prediction of the dynamics of the Azov Sea pikeperch population identified from the 1950–1981 observational data including stocks, catches, temperature and salinities in the Azov sea, because the salinity of the seawater increases, a high probability of a risk of quasiextinction faced by the pikeperch population in the Azov Sea within 35 years from 1982 to 2016 was calculated. This probabilistic prediction has come true — the risk event occurred in the 2000s. Since 2005, the abundance of adult pikeperch did not exceed 4 million individuals. Since 2017, the pikeperch catch in the Azov Sea was completely forbidden. Nowadays, retrospective validation demonstrates that the model prediction is in a good (qualitative and quantitative) correspondence with the 1982–2018 observation data on dynamics of the pikeperch population. It has also been found that currently observed rise in annual average sea temperature has a negative impact on fish population dynamics and this phenomenon is no less significant than increase in salinity. According to a short-range prediction for 2019–2020, due to existing positive temperature and salinity anomalies, the ban on fishing introduced in 2017 is not enough to rebuild stocks of the Azov Sea pikeperch population in the coming years.

Keywords: Azov Sea, population dynamics, Sander Lucioperca L., stochastic model, Monte–Carlo method, risk of quasi-extinction