

# ГИБРИДНАЯ МОДЕЛЬ КОЛЛАПСА ПРОМЫСЛОВОЙ ПОПУЛЯЦИИ КРАБА *Paralithodes camtschaticus* (Decapoda, Lithodidae) КАДЬЯКСКОГО АРХИПЕЛАГА

© 2022 г. А.Ю. Переварюха

Санкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр РАН, 199178, Санкт-Петербург, 14-я линия, 39

E-mail: temp\_elf@mail.ru

Поступила в редакцию 11.12.2021 г.

После доработки 17.12.2021 г.

Принята к публикации 19.12.2021 г.

Деградация промысловых популяций остается частым явлением даже с применением методов учета и контроля объема добычи. В практике рыбного хозяйства используется понятие «перелова» с известными признаками этого состояния. Однако ведущие к деградации запасов процессы развиваются достаточно разнообразно. С точки зрения теории нелинейных динамических систем можно классифицировать несколько типов развития кризиса. Особенный интерес представляют явления коллапса — варианты стремительного падения численности, неожиданные для контролируемых промысел организаций. Непосредственно перед коллапсом состояние запаса может оцениваться и как относительно стабильное, но может испытывать флуктуации. После быстрого сокращения вопреки ожиданиям не следовало быстрого восстановления у трески, сига Великих Озер, палтуса и других ценных видов. В работе рассматривается гибридная модель для ситуации коллапса запасов краба *Paralithodes camtschaticus* у Кадьякского архипелага штата Аляски с необычной отличительной осциллирующей динамикой. Вычислительный сценарий в гибридной системе с уравнениями выживаемости и роста учитывает логику принятия решений при управлении эксплуатацией. Сценарий отличается тем, что после падения уловов популяция краба переходит в режим спорадических флуктуаций, не имеющих регулярного характера и не характерный для данных биоресурсов. Непосредственно коллапс наступает через долгий интервал ведения промысла популяции уже в неустойчивом режиме. Анализ показывает, что большая длительность жизненного цикла вида не становится решающим фактором для исключения риска сценария коллапса. Наличие резервных поколений качественно не изменяет ситуацию, эффективность их воспроизводства у краба и трески у побережья Лабрадора оказалась неожиданно низкой. Необходимо регулярно уточнять критерии состояния запасов крупных хищников, требующих сезонных мораториев на их вылов.

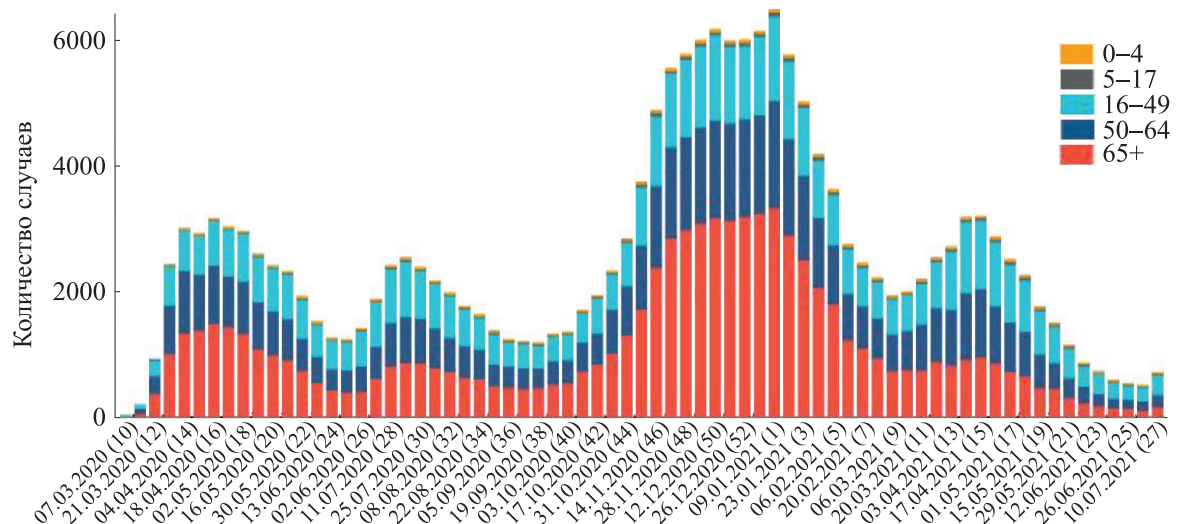
**Ключевые слова:** нелинейная динамика деградации экосистем, сценарное моделирование, управление эксплуатацией биоресурсов, сценарии коллапса популяций, нерегулярные флуктуации и циклы, кризис популяции краба *Paralithodes camtschaticus*

DOI: 10.31857/S0006302922020223

В предыдущих работах мы исследовали математическими методами свойства осциллирующих явлений в динамике различных биологических процессов. Удалось описать затухающие колебания для ситуации серий уменьшающихся пиков вспышек численности у насекомых-вредителей в бореальных лесах [1]. Рассмотрены переходные колебательные режимы, ведущие к популяционному кризису «бутылочного горлышка» после активной фазы агрессивной инвазии [2]. Нестационарный по амплитуде осциллирующий процесс иллюстрируется современной эпидемической динамикой. Во многих странах графики заболеваемости COVID-19 приобрели форму череды «волн», накатывающих с интервалами четы-

ре с половиной месяца. Так происходит, в частности, согласно статистике, приводимой по США (рис. 1). Волны вызывают важную психологическую проблему, когда победа над эпидемией видится совсем близкой, но вдруг вновь приходится вводить режимы ограничений.

Режим «эпидемических волн» с интервалом в четыре-шесть месяцев является распространенным, но не единственным вариантом развития сценария. Эпидемические процессы и уровень смертности в регионах существенно отличались. В ряде стран по-прежнему местные жители подвержены болезни сильнее, чем в других. Так, в Бельгии при 80%-й вакцинации граждан возраста 18+ смертность остается немного выше, чем в



**Рис. 1.** Динамика волн госпитализаций больных с диагнозом COVID-19 во всех штатах США по неделям с 7.03.2020 г. по возрастным группам (<https://gis.cdc.gov/grasp/covidnet>).

Словакии при уровне вакцинации 54%. Интересны очевидные различия для людей из одной этнической группы, постоянно живущих в разных регионах. Наша гипотеза об иммунологической причине столь заметных различий из-за влияния в прошлом распространения сезонных коронавирусов, предложенная весной 2020 г. в работе [1], получила обоснование. В работе [3] выявлены и перекрестно-реактивные иммунные Т-клетки, и идентифицирован универсальный иммунодоминантный пептид.

Множество работ еще будет посвящено анализу причин различий характера локальных эпидемий и их моделированию. В Дании видим краткую вспышку числа заражений, переходящую в спорадическую динамику без отчетливых периодических эффектов. Отметим интересный для биокibernетики аспект общности у нелинейных эффектов. Сценарий эпидемии в Дании на графике (рис. 2) динамически схож с картиной развития и быстрого завершения через месяц вспышки размножения у псиллид рода *Cardiaspina* в Австралии с пороговым сценарием запуска и с вероятностью повторения Λ-образного пика у вредителей при стохастичном поведении популяции [4].

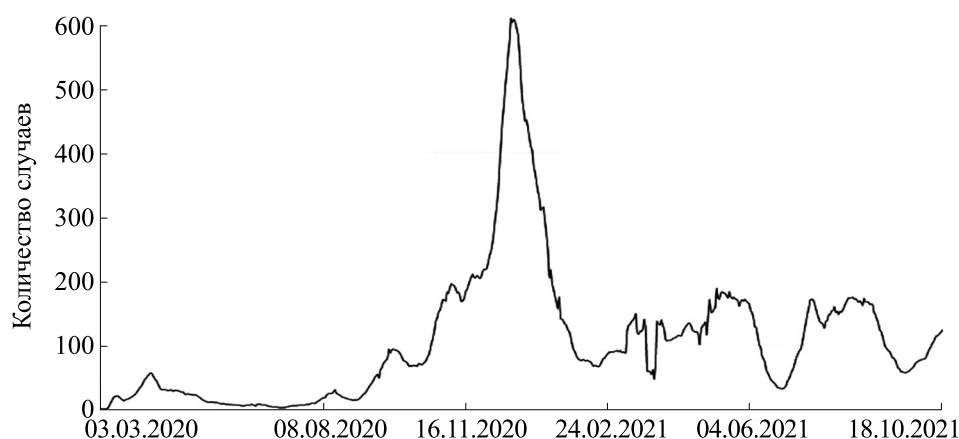
Глобальная динамика пандемии в конце октября 2021 г. демонстрирует промежуточный тренд уменьшения случаев заражения (и доли смертельных исходов) в фазе затухания третьей волны. Из тенденции уменьшения смертности в

осенней волне 2021 г. выбивается ряд стран, где ограничения то снова вводят, то отменяют. В других регионах наблюдается начало следующей фазы роста заражений — динамика асинхронна. По графику, приведенному на рис. 3, уже понятно, что заболеваемость на пике четвертой волны в нашей стране ощутимо превзойдет максимум 2020 г.

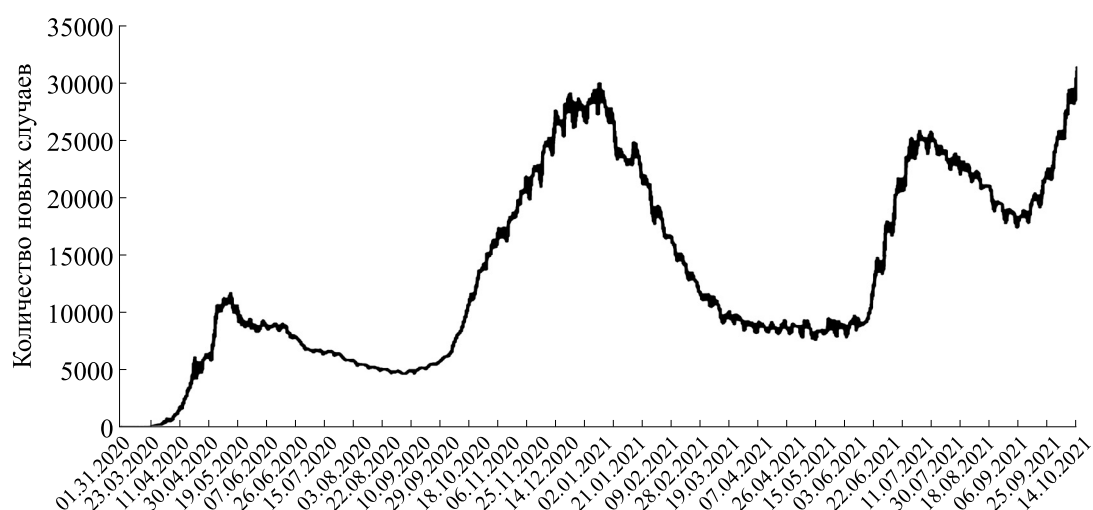
Предложенные весной 2020 г. модификации SIR-модели эпидемии не смогли предсказать долгой колебательной динамики. В работе [5] авторы даже строго доказали, что их система уравнений не имеет орбитально устойчивых периодических решений. В 2021 г. развиваются нелокальные SIR-модели с решением в форме бегущих волн. Методы, описывавшие локальные вспышки гриппа, для условий пандемии не подходят. Исторические аналогии на основе сценариев «испанки» и «свиного гриппа» не помогут модельным прогнозам, четырех волн у прошлых пандемий гриппа не было. Пандемию «русского гриппа» в 1889–1892 гг. вероятнее всего вызвал коронавирус HCoV-OC43, в дальнейшей эволюции потерявший свою патогенность, но образовавший четыре типа — это путь снижения патогенности вируса при необходимости ускользания от иммунитета.

Необычный в биосистемах сценарий ступенчатых релаксационных осцилляций и без снижения амплитуды мы можем феноменологически описать следующим уравнением:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t)e^{-L[A(t)]} \left( \frac{K - N^2(t - \tau)}{(K + cN(t - \tau))^3} \right) (H - N(t - \tau)), 0 < H < K. \quad (1)$$



**Рис. 2.** Динамика случаев заражения COVID-19 в Дании (там отслеживают каждый случай) по неделям с выраженным пиком в декабре 2020 г. (<https://coronavirus.jhu.edu>).



**Рис. 3.** Динамика волн эпидемии COVID-19 в России по официальной статистике ежедневных регистрируемых случаев заражения (<https://coronavirus.jhu.edu>).

В уравнении (1)  $K$  — величина эпидемического порога для запуска экстремального роста заболеваемости при  $r > 1$ ,  $H$  — предпороговое состояние накопления активной группы распространителей.  $H$  действует в уравнении (1) по отношению к числу заболевших в некоторый момент ранее, отстающий на средний интервал времени латентной стадии инфекции. Согласно данным графика на рис. 3 мы оценим  $H \approx 5000$ . Включим  $e^{-L[A(t)]}$  как функционал демпфирования, задающий итоговое затухание волн любой пандемии при  $t \rightarrow \infty$ . Теоретически эффект достигается с пороговым уровнем «коллективного иммунитета»  $A(t)$  (по разным прогнозам экспертов от 75% или даже 92% в популяции).

В реальном сценарии вместо фазы затухания третьей «волны» с конца сентября сразу началась четвертая волна, что говорит о воздействии до-

полнительного возмущающего фактора усиления распространения. Аналогичная динамика нарушения цикличности резкой вспышкой уже наблюдалась в апреле 2021 г. в Бразилии. Предположительно причиной стал «тревожный» штамм (Delta AY.4.2), но сейчас это может быть пока неизвестный вариант. Delta возник еще в 2020 г. В работе [6] показано, что угроза от Delta связана с мутациями не только  $S$ -белка, но и с улучшениями структурного  $N$ -белка нуклеокапсида, увеличившими процент сборки внутри клетки функциональных вирионов, пригодных для дальнейшего заражения. У ВИЧ только  $\approx 1.5\%$  новых вирионов функциональны.

Мутации продолжают возникать как случайные события в ослабленных организмах носителей, но факторы отбора вариантов не столь стохастичны и могут измениться. Для моделирования инте-

ресно, что накопление мутаций у S1 регистрировали сразу сериями. После множественных мутаций следовали интервалы стабильности. Адаптивная эволюция субъединицы вирусного белка S1 в 2020 г. была коррелирована с увеличением инфекционности — отбором по аффинности его связывания с клеточным рецептором. Опасный сценарий, когда при низких темпах вакцинации провоцируется отбор мутаций у S-белка, преодолевающих гуморальный иммунитет, — иммуноглобулины планомерно начнут утрачивать аффинность в связывании с обновленными участками S-белка. Роль антителозависимого усиления инфекции в развитии осложнения «цитокинового шторма» анализировали в работах [7, 8]. Эффект ADE для COVID установлен пока только в лабораторных опытах с животными в работе [9]. *Вероятностный* эффект ADE способен приводить к циклическому локальному эффекту подъема заболеваемости, когда наличие антител, выработанных ранее для *некоторых* «дрейфующих» антигенов старых штаммов, способно стать негативным фактором заражения макрофагов. Предлагаемое решение для остановки процесса — ревакцинация населения с вакцинами разных технологий. В Чили получившим инактивированную вакцину решили делать третью прививку дозой мРНК-вакцины.

Обсуждается ряд гипотетических методов инактивации коронавируса [10, 11]. Помимо формирования долгосрочного иммунитета за счет T-лимфоцитов CD8+ невыясненной остается мера влияния исходной дозы заражения на дисрегуляцию иммунного ответа [12, 13] и осложнений при COVID [14]. В опасном сценарии выброс цитокинов изначально замедлен из-за ингибирования вспомогательными белками вируса активности интерферонов, но потом резко усиливается, так лавинообразно запуская губительную петлю положительной обратной связи воспалительной реакции.

Для описания приведенных на графиках трех разных сценариев эпидемической динамики требуется использование разного специального математического аппарата, способного генерировать именно нужные нам нелинейные эффекты. Их число ограничено фундаментальными теоремами, что заставляет нас комбинировать методы.

Обсудим другую важную ситуацию стремительных изменений в популяционных процессах — явления деградации при контролируемом вмешательстве. Цель работы — конструирование вычислительной структуры с алгоритмическим представлением событийности в непрерывном времени для сценарного моделирования вариантов деградации запасов, происходящих как неожиданный коллапс при ведении управляемого промысла. Динамика развития кризисов морского

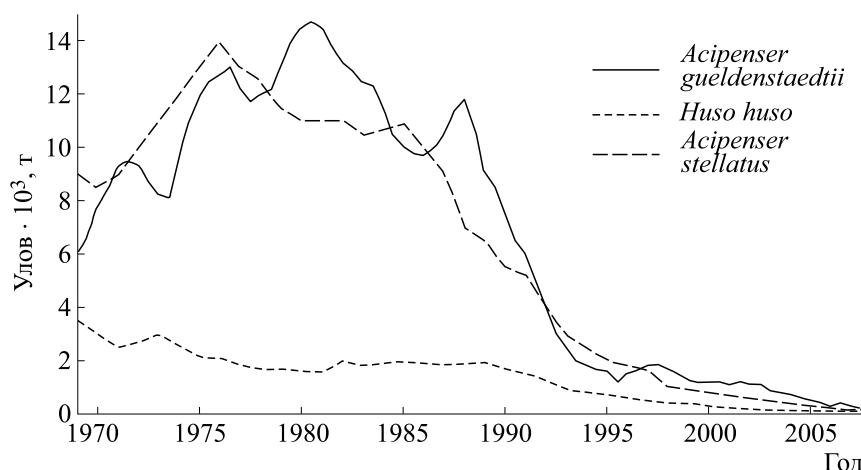
промысла аналогично локальным эпидемиям значительно различается по известным примерам, но имеет и важные аспекты сходства ситуаций, которым мы сопоставим нелинейные эффекты.

## СЦЕНАРИИ ПРОМЫСЛОВОЙ ДЕГРАДАЦИИ И ПОПУЛЯЦИОННОГО КОЛЛАПСА

Регулируемый согласно квотам допустимого улова промысел нередко приводил к деградации биоресурсов, как локальных [15], так и имеющих огромный океанический ареал [16]. Проблема оптимальной эксплуатации запасов далека от исчерпывающего решения. Иногда выделенные при явном кризисе расчетные квоты для промысла все равно не осваивались даже на 30%, как в Каспийском бассейне в 2006–2010 гг. [17]. Резкой деградации подвержены и короткоцикловые виды, и крупные хищники, но с существенными различиями в их темпах восстановления. Именно типизация по мере сходства/различия в этапах сценариев интересна нам для анализа нелинейной динамики кризисных популяций. Важны случаи с достоверными оценками и данными уловов.

Важнейший аспект, на который мы с математической точки зрения обратили внимание при сравнении разных случаев, — деградация биоресурсов происходит либо постепенно с небольшой (<10%) ежегодной убылью, либо в форме финального коллапса. Пример затянувшейся на полвека деградации, вызванной чрезмерным промыслом и нарушением естественного речного стока Волги, — ситуация с популяциями осетровых рыб Каспийского моря [18]. Четыре вида включены с 2010 г. в «Красную книгу» как находящиеся под угрозой исчезновения. Официальные статистические данные, приведенные на рис. 4 [19], не включают нелегальное изъятие. Сейчас в международных документах ООН призывает страны бороться с *NNN*-промыслом — нелегальным, нерегулируемым и *несообщаемым*. Необходимо знать, сколько в реальности выловил субъект, даже имеющий легальное право на вылов, более того, для прогнозирования необходимо представлять и гендерное, и размерно-возрастное распределение особей улова.

Причина столь длительного истощения запасов при хищническом вылове — сложная внутрипопуляционная структура у этих рыб с сезонными расами [20] и эволюционная адаптация осетровых к размножению на ограниченных русловых нерестилищах [21, 22]. Заходящие в реки Волгу или Урал субпопуляционные группы рыб раньше или позже основной нерестовой группы получали шансы избежать промысла в реке, но эффективность их воспроизводства ниже, чем при оптимальном [23] уровне половодья и



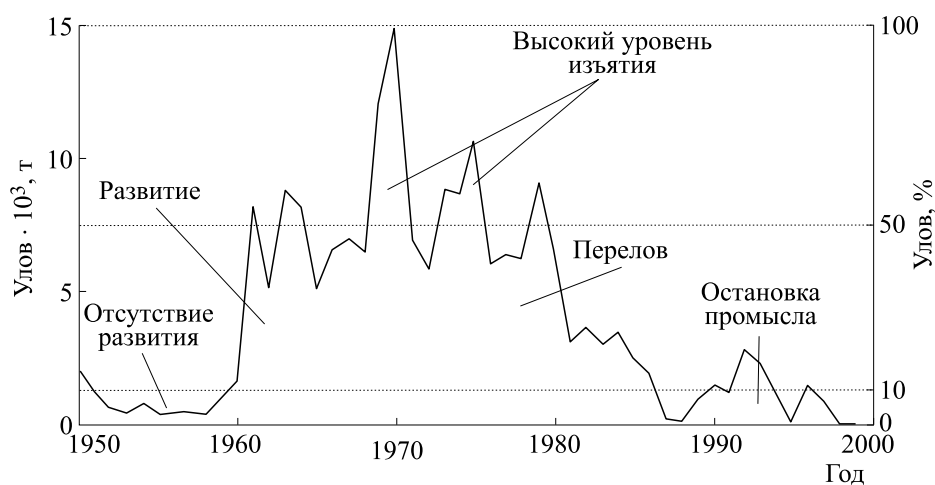
**Рис. 4.** Динамика деградации трех популяций осетровых рыб Каспийского моря (осетр, севрюга, белуга) по данным объема официальных уловов [19].

температуре. Анализом данных о миграции молодежи методами скользящего среднего мы ранее установили наличие двух максимумов для показателя эффективности нереста севрюги *Acipenser stellatus* в Волге. Для осетра *Acipenser gueldenstaedtii* был показан единственный куполообразный максимум с асимптотой на уровне, составлявшем половину от максимального, а форма кривой зависимости запаса и пополнения у белуги *Huso huso* не имела экстремума [24, 25], но наш интервал данных был неполон, так как запасы белуги были истощены еще в начале XX века.

Схожая ситуация с долгой 35-летней деградацией (по данным работ [26, 27]) наблюдалась для судака *Stizostedion lucioperca* в Азовском море. В ситуации с осетровыми рыбами имелись возможности остановить промысел задолго до точки деградации. Искусственный выпуск молодежи не

оправдал ожиданий по промысловому возврату. Резкий коллапс запасов принципиально отличен от примера затянувшегося вопреки здравому смыслу и очевидного экспертам монотонного истощения ценных запасов, представленного на рис. 4. В работе [28] явление популяционного коллапса трактуется как снижение численности взрослых особей на 90% за три года, и этот кризис длится не менее десяти лет.

Случаю промыслового коллапса гидробионтов, его причинам и выявляемым признакам посвящено много работ для разных объектов промысла, например, для моллюска *Chlamys islandica* [29]. Принципиальная схема развития коллапса запасов по графику уловов при повышении уровня изъятия согласно обзору [30] приведена на рис. 5. Непосредственно перед фактом коллапса уловы прошли пики, но еще достаточно высокие.



**Рис. 5.** Динамика уловов для общего сценария схемы коллапса запасов (по данным работы [30]).



**Рис. 6.** Динамика биомассы нерестового запаса трески у провинции Ньюфаундленд и Лабрадор относительно критического уровня LPR (в млн. т., по оценкам в работе [35]). С 2015 г. отмечается уверенный рост нерестового запаса популяции и к 2030 г. можно ожидать достижения критической отметки запаса.

Следовательно, подобная гипотетическая популяция могла длительное время выдерживать высокий уровень доли изъятия ( $q > 0.6$ ), и это бы считалось нормой. Это подтверждают случаи и с атлантической треской [31], и с волжской севрюгой, где в отдельные маловодные годы изъятие из нерестовой части популяции доходило до  $q \approx 0.8$ . Надежды на восстановительный резерв за счет еще не вступивших в промысловый возраст поколений в итоге нивелируются долгим созреванием молоди этих видов, которая еще столкнется и с неоптимальным гендерным распределением из-за разного времени созревания у самцов и самок, которые будут представлять в момент первого нереста поколения с существенно отличающейся численностью.

Считалось, что резкому, но краткому сокращению запасов могут быть подвержены короткоцикловые промысловые виды, такие как перуанский анчоус *Engraulis ringens*. Уловы самой вылавливаемой рыбы в мире несколько раз быстро падали и восстанавливались, но в итоге с рекордных 13 млн. т. в 1971 г. сократились до 1.1 млн. т. к 2015 г., в том числе из-за частых появлений теплового течения Эль-Ниньо. Истощение промысловых запасов атлантической трески *Gadus morhua* у берегов Канады — сокрушительный коллапс по экономическим последствиям от вынужденного прекращения промысла начиная с 1992 г. [32]. К тому же еще в 1990 г. прогнозы здесь были благоприятными.

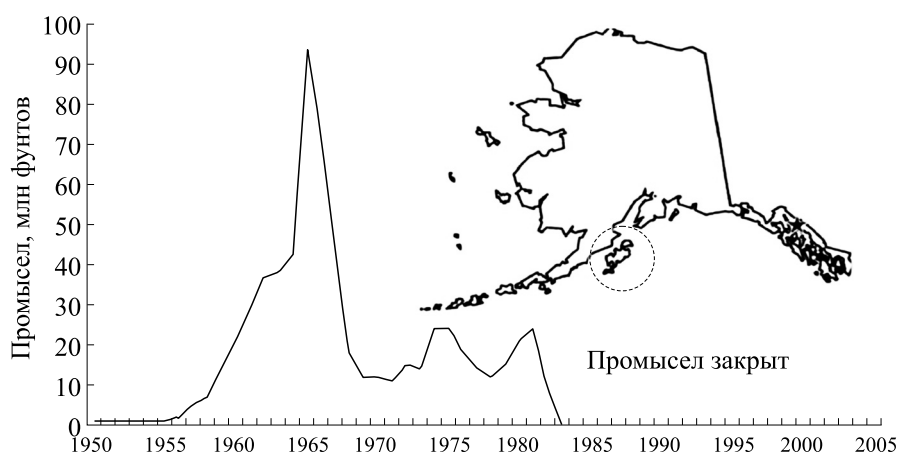
Правительства провинций Канады строго регулируют морской промысел, но в сезоны непосредственно перед коллапсом выделенные ими квоты полностью не осваивались, что говорит о

системных переоценках состояния запасов. Многие авторы обсуждали ситуацию с деградацией этого массового доминирующего хищника в водах провинций Ньюфаундленд и Лабрадор. Рассматривались ошибки в регуляции рыболовства, недостоверность оценки пополнения поколений из-за погрешности методов учета, селективность изъятия крупных рыб, сопутствующие природные факторы течений у берегов Северной Америки [33]. Селективность изъятия крупных и плодовитых особей приводит к последствию, когда в популяции станут преобладать «тугорослые» и быстросозревающие генетические формы, но они отличаются повышенной посленерестовой смертностью (известный рыбакам пример — балтийская корюшка *Osmerus eperlanus* и ее короткоцикловая форма озерный снеток).

Эксперты не выработали консенсуса о причинах коллапса для случая трески, но было выдвинуто много версий и гипотез, в том числе для оправдания своих просчетов. Значимым неучтенным промысловыми прогнозами фактором стало усиление каннибализма трески при обилии собственной молоди. Изначально мораторий на вылов трески регулирующие органы установили на полтора года. По самым пессимистичным экспертным прогнозам восстановление после коллапса должно было занять девять лет [34], однако промысел не был восстановлен и через 20 лет. Именно отсутствие ожидаемого по модельным прогнозам начала восстановления запасов основная проблема в сценарии кризиса у крупных и долгоживущих видов. Предполагалось скорое восстановление за счет еще неиспользуемых промыслом гипотетически многочисленных резервных поколений трески, но их численности неожиданно не хватило.

График динамики уловов трески с интервалом длительной стабилизации между пиком рекордных уловов и крахом промысла в 1992 г. известен и доступен в Википедии. Приведем другой, более интересный график расчетной динамики биомассы нерестового запаса трески (рис. 6). Современные оценки из работы [35] явно подтверждают действие порогового эффекта, ранее труднообъяснимого для многовозрастного запаса.

После деградации популяции доминирующего хищника изменения произошли в сообществе донных гидробионтов. Промысел у берегов Лабрадора переориентировался на донных беспозвоночных, увеличивших биомассу без пресса основного хищника. Креветки стали значительно крупнее. Аналогичная ситуация наблюдалась и для фауны в Каспийском море, где начался промысел ставших крупными бычков, они заняли нишу после истощения запаса осетровых рыб, их хищников и основных потребителей бентоса. Изменилась размерно-возрастная структура попу-



**Рис. 7.** Динамика промысла краба *Paralithodes camtschaticus* у берегов Алеутского полуострова Аляски и островов Кадьякского архипелага с коллапсом (по данным работы [43]).

ляций моллюсков, которые ранее потреблялись осетровыми. К 2000 г. стали преобладать крупные особи [36]. Однако высокую продуктивность обеспечивают молодые организмы. Исторически запасы осетровых рыб поддерживала кормовая база бентоса с низкой биомассой, но с высокой продуктивностью. Рацион для молоди осетровых и трески в реальности сократился.

С точки зрения нелинейной динамики перед коллапсом трески наблюдалось полустойчивое состояние равновесия, ниже которого воспроизводство сокращается по ступенчатой функции. Подобные пороговые переходы уже известны и в моделях для динамики насекомых [37]. Ситуацию с прогнозом запасов трески просчитывали многократно, по современным оценкам промысловая численность будет восстановлена к 2030 г. [38]. Анализируя ряд ситуаций в разных регионах, мы обратили внимание на особенно интересные для математической биологии варианты развития коллапса.

### СИТУАЦИЯ КОЛЛАПСА ПРОМЫСЛОВОЙ ПОПУЛЯЦИИ КРАБА

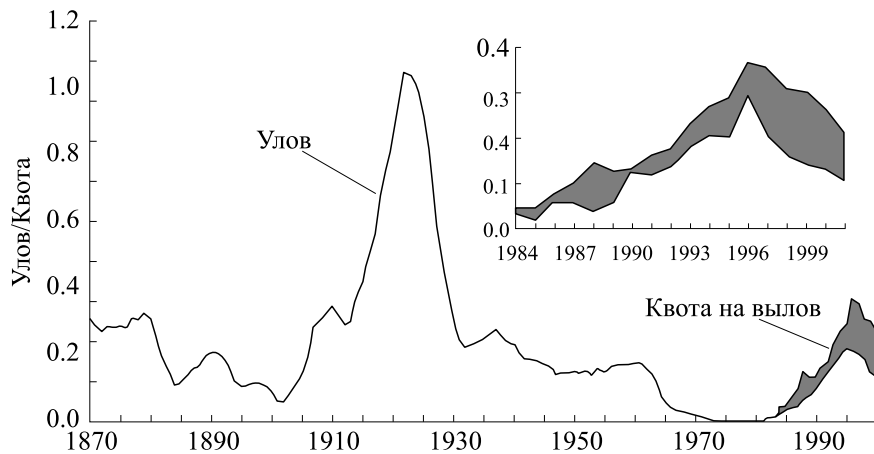
Несколько отличных по динамике ситуаций краха промысла случались и ранее, но эти события коллапса привлекли только локальное внимание. Потому мы анализируем более интересный с точки зрения моделирования и не столь известный пример динамики деградации экономически ценных запасов «нерыбного» объекта промысла.

Многим популяциям свойственен естественный колебательный режим [39, 40]. При этом длительность периода их колебаний может не коррелировать с длиной жизненного цикла самого вида [41]. Так, в случае циклических вспышек листовертки *Choristoneura fumiferana* или чет-

вертьвековых периодов колебаний у дальневосточной сардины *Sardinops melanostictus* [42] эти циклы не нарушил современный глобальный климатический тренд потепления. Цикл может быть *альтернативным устойчивым* режимом существования биосистемы, наряду с равновесием в другом диапазоне значений численности ее составляющих (в иной области притяжения аттрактора). Проблема управления в том, что эксперты, определяющие уровень промыслового изъятия (сезонные квоты), не готовы к сменам естественных трендов. Если эксперты отчетливо наблюдали позитивную тенденцию на восходящей «волне» популяционного цикла, то склонны экстраполировать эту тенденцию в прогнозах на следующие сезоны.

На рис. 7 представлен график промысла запасов камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (по-английски этот деликатесный вид-хищник называется «red king crab») с итоговым коллапсом к 1985 г. в регионе Алеутского полуострова Аляски — в проливе Шелихова и водах соседних островов Кадьякского архипелага [43].

Многочисленная в Тихом океане популяция краба деградировала за 35 лет эксплуатации при ведении регулируемого квотами и селективного по размерам особей промысла и не восстановилась, несмотря на все усилия. Пик вылова краба был достигнут в 1966 г. В итоге процесс от пика вылова до точки коллапса и моратория на промысел занял 20 лет (1966—1985 гг.). В сценарии до момента коллапса прошло гораздо больше времени, чем в случае с треской в водах Лабрадора. Перед коллапсом уловы краба в течение пяти лет стабильно росли до локального максимума, популяция считалась благополучной и не было видимых статистикам причин корректировать изъятие. На графике, где показана динамика массы уловов ( $M$ , млн. фунтов) краба кадьякской попу-



**Рис. 8.** Динамика уловов сига в озере Онтарио (в млн. кг) с коллапсом в 1965 г. и восстановлением популяции к 1985 г., отдельно показана квота на вылов (по данным работы [44]).

ляции, видны два резких падения, связанные со снижением величины запаса  $S$ , когда квота не осваивалась промыслом. Первое падение уловов в 3.8 раза случилось в 1968 г. Аналогичный пик уловов с резким промежуточным падением отмечался и для канадской трески. Между кризисами прошло 17 лет ведения промысла краба с 50%-ми колебаниями величины уловов. Восстановление запасов краба оказалось сложнее, чем у трески, пока нет данных о появлении позитивной динамики в этом промысловом районе. Мешает восстановлению гибель крабов в потерянных ранее сетях. Длительность жизненного цикла камчатского краба и трески Северо-запада Атлантики и их роль доминирующего хищника (усиленного каннибализмом) в сообществе сравнимы.

Промысел регулируется для деликатесных донных беспозвоночных даже в большей мере строго, чем для массовых промысловых видов рыб, таких как как треска и анчоус, где погрешность может быть в тысячи тонн. Однако успешно планировать будущие уловы можно при стабильной доле промыслового возврата от исходных объемов икры, и когда связь нерестового запаса и пополнения  $R = f(S)$  удачно аппроксимируется дробно-линейной зависимостью. Для осетровых рыб поправки вносят параметры половодья, рассчитываемые корреляционным методом. Управление эксплуатацией биоресурсов усложняется, когда эффективность воспроизводства у данной популяции подчиняется обусловленной конкуренцией асимптотической зависимости, имеющей экстремумы.

Случай коллапса краба математически сложнее. После сокращения численности из-за перелова в 1965–1967 гг. очевидна резкая потеря равновесия, но сразу возникает колебательный режим у численности запаса между первым и окончательным кризисом промысла. Сценарий

локальной деградации популяции камчатского краба отличается от динамики трескового кризиса именно большим осциллирующим переходом. Для трески долго наблюдалась псевдостабильзация запаса, оказавшегося в неустойчивом равновесии. Если сравнить между собой ситуации известных коллапсов, то с точки зрения нелинейной динамики видимые метаморфозы фазовых портретов имеют не только очевидные сходства, но и некоторые отличия. У далеких по таксономической классификации видов гидробионтов регуляция демографических процессов может отражаться математически схожим функционалом. Именно проявление пороговых нелинейных эффектов и режимов спорадических флуктуаций в рассматриваемых сценариях делают нереальным установление некой универсальной стратегии ведения оптимального промысла. Предвидеть быстрый коллапс и понять его причины статистикой оказалось сложно. Атлантическими аналогами являются треска *Gadus morhua* и краб *Paralithodes camtschaticus*; это долгоживущие крупные хищники, имеющие резерв репродуктивного потенциала, как считалось, они не должны незамедлительно коллапсировать подобно анчоусу.

Ошибочные решения в теории управления бывают как случайные, так и систематические. С целью подтвердить гипотезу, что описанный сценарий не является следствием редкого стечения обстоятельств в море или казусом отображения разнородно собранной статистики, мы приведем еще один нетривиальный пример случившегося коллапса после выраженного пика улова и последовавшего двенадцатилетнего интервала промысла с перемежающимся трендом. Схожая ситуация развивалась для промысла сига *Coregonus clupeaformis* в озере Онтарио, но с последующим восстановлением (рис. 8) [44]. Этот вариант происхождения кризиса требует отдельного математи-

ческого обсуждения, так как имеются материалы учета по Великим Озерам.

Дополнительным неучтенным в промысловых прогнозах фактором смертности в случае сига в озере Онтарио стала инвазия в Великие Озера паразита — морской миноги *Petromyzon marinus*. С миногой активно боролись. Через 20 лет популяция сига начала восстанавливаться, вновь открыли промысел, но выделенная квота для вылова снова оказалась чрезмерной, и ситуация с переловом сига повторилась, как и предсказывала принципиальная схема коллапса на рис. 5. Сиг в некоторых озерах не восстановился.

Все три упомянутых нами сценария деградации (каждый по-своему) гораздо сложнее для принимающих решения об уровне эксплуатации специалистов, чем упорно и долго продолжавшееся истощение запасов осетровых рыб Каспийского моря.

Предлагаем сконструировать дискретно-непрерывную модель для анализа динамики перехода от равновесия к колебательному режиму с пороговым эффектом коллапса.

## МЕТОДОЛОГИЯ ТЕОРИИ ФОРМИРОВАНИЯ ПОПОЛНЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ

Обоснование моделирования с включением гибридных структур будем строить в рамках методологии теории формирования пополнения. Кратко изложим основные математические положения концепции и подчеркнем неочевидные проблемы из-за применения этого аппарата при оценке данных о динамично меняющемся объекте. Характеристики эффективности воспроизводства в сценарии коллапса должны меняться при большой убыли запаса относительно исторического оптимума согласно заложенным функциям регуляции — сначала гладко снижаться, а потом иметь пороговый эффект, который невозможно описать в традиционных моделях. Модель не должна требовать для описания коллапса «внешнего» изменения параметров при расчетах.

Математическая теория формирования пополнения популяций гидробионтов была обоснована в работах [45, 46]. Основная идея была сформулирована в методе построений по данным наблюдений функциональной зависимости между существующим родительским запасом и получаемым от нереста пополнением. В работе [45] предполагалось, что если оценить форму нелинейности у зависимости, то можно изымать излишек запаса в размере того прироста численности, что окажется выше уровня восполнения — биссектрисы координатного угла. Тогда оптимальное решение очевидно — перевести запас  $S$  в такое состояние  $S_{\text{opt}}$ , когда положение кривой зависимости над биссектрисой будет наибольшее:

$\Delta[f(S)-S] \rightarrow \max$ . Подход работает далеко не для всех промысловых видов. Методика анализа кривых  $f(S)$  лучше применима к крупным видам с большой индивидуальной плодовитостью, действие на которых стохастичности факторов среды меньше. Их состояние запасов после интервала уязвимости определяет в основном промысловая и отчасти посленерестовая смертность. Таксономическая близость видов не гарантирует сходства или просто наличия видимых зависимостей, важнее уровень конкуренции за ресурсы и факторы выживаемости их молоди. Одним из важнейших факторов автор работы [45] считал каннибализм. Внутривидовое противоборство увеличивается при высокой плотности запаса на нерестилищах, что было актуально для изучаемых им видов семейства Salmonidae в малых реках Канады. На преодоление этого фактора была направлена эволюционная адаптация осетровых рыб Каспия, для минимизации конкуренции использовавших и отдаленные миграции, и нерест в летние месяцы. Перекрытие миграционных путей нивелировало эту приспособленность.

Если резко изменились условия воспроизводства, то трансформировалось соответственно и положение экстремумов зависимости  $f(S)$  относительно биссектрисы, максимум кривой наверняка сдвинулся влево. Из-за таких факторов воздействия необходимы при расчетах более гибкие методы для математического описания многообразия зависимостей и вариативности возможного развития ситуаций.

## ДИНАМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА МОДЕЛЕЙ И АНАЛИЗ ДАННЫХ

В работе [45] была предложена известная функция воспроизводства (пополнения  $R$  от запаса  $S$ )  $R = f(S) = aS \exp(-bS)$  с двумя параметрами: параметр  $a > 1$  — репродуктивный, параметр  $0 < b < 1$  учитывает действие факторов конкуренции при повышении плотности. Причина немонотонности зависимости, согласно работе [45], исходит не только из-за сильной внутривидовой конкуренции между особями за лучшие места во время нереста в реках, но и гипоксии. При избыточности игры в кладках погибшая икра становится источником для развития патогенных микроорганизмов. Кривая имеет один экстремум максимум при  $S = 1/b$  и горизонтальную асимптоту  $\lim_{S \rightarrow \infty} f(S) = 0$ . Исследования в области поиска методов определения зависимости в эффективности воспроизводства продолжаются [47, 48].

Нас интересуют свойства моделей воспроизводства как динамических систем с разными аттракторами, а не способы приближения наборов данных к функциональным кривым. Параметры обычно «неравноправны» по своему влиянию на

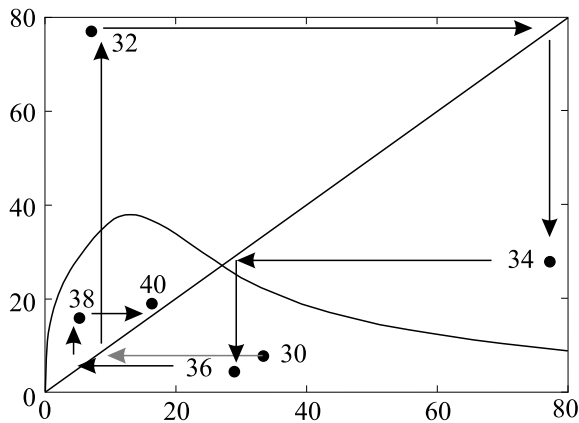


Рис. 9. Данные по динамике запаса горбуши с добавленной нами траекторией и построенная по регрессионному методу Рикера зависимость «запас—пополнение» [51].

качественные изменения фазовых портретов. В итерационной модели  $R_{n+1} = aR_n e^{-bR_n}$  при  $0 < a < e^2$  порождаемая итерацией от  $R_0$  начальной точки  $\varphi^n(R_0 > 0)$  траектория будет иметь единственное устойчивое положение  $\varphi(R^*) = R^*$  равновесия  $R^* = (\ln a)/b > 0$ . При увеличении  $a$  до  $a = e^2 + \varepsilon$  равновесие  $R^*$  потеряет устойчивость:  $|f'(R^*)| > 1$ . Вокруг неустойчивой стационарной точки возникнет цикл с периодом  $p = 2$ . Однако к этому циклу притягиваются почти все точки  $R_0$ , кроме  $R^*$  и всех ее точек-прообразов  $\varphi^{-n}(R^*)$ . Если увеличивать  $a$  далее, то будут возникать циклы всех степеней числа 2:  $p = 2^i, i \rightarrow \infty$ . Эти изменения при бифуркациях составляют известный «универсальный» сценарий хаотизации [49]. Конечное приращение параметра  $a$  ведет к тому, что период  $p$  станет бесконечным. Потерявшие устойчивость циклические точки  $R_i^*$  не притягиваются к аттрактору. Важно отметить, что последовательно бифуркаций с  $p = 2^{i+1}$  происходят идентично для всех функций с постоянным отрицательным особым соотношением старших производных — «шварцианом». Характеристика функции, рассчитанная со второй и третьей производными  $f(S)$ , как и две константы универсальности Фейгенбаума, не имеют экологической интерпретации [50], но определяют тип поведения итераций.

Можно обсуждать, высокий ли репродуктивный потенциал или сильно зависимость от плотности смертность ведут к хаотизации по модельному прогнозу. На самом деле математическая теория образования глобального аттрактора в виде канторовского множества на основе анализа ре-нормализации группы не имеет биологической

интерпретации. В дискретных моделях биосистем хаотизации по М. Фейгенбауму лучше избегать, но даже не из-за появления самого режима хаоса, а из-за ряда эффектов периодических окон. Для этого достаточно нарушить критерии каскада удвоения с  $p = \infty$ , наиболее приемлемый вариант — специально получить для траектории  $\varphi^n(R_0)$  альтернативные аттракторы. Хаотический режим возможен и без аттрактора.

Альтернативная модель нелинейной зависимости «запас—пополнение» с трехпараметрической функциональной итерацией  $R_{n+1} = aR_n/(1 + R_n/K)^b$  аналогично испытывает бесконечный каскад бифуркаций удвоения периода, только хаотизация будет происходить при увеличении параметра  $b > 1$ , устанавливающего интенсивность воздействия компенсационной (увеличивающейся от возрастания плотности) смертности. В модели без экстремумов бифуркаций рождения циклов не возникает, есть только равновесие (возможно, тривиальное) и к нему стремится любая траектория.

Отметим, что построение кривой  $f(S)$  по данным наблюдений — задача принципиально труднорешаемая. В работе [45] предлагались регрессионные методы. Однако с точки зрения динамических систем аппроксимация сгущений точек эллиптической формы любой кривой никаких прогностических возможностей не даст. В дискретной динамике циклические траектории (последовательности повторяющихся точек) не похожи на эллипсоиды из непрерывных моделей. Представим, что популяция — естественная динамическая система, которая развивается согласно некоторому математическому закону — оператору эволюции  $\varphi$ . Состояние, в котором в результате действия зависимости оказалась популяция, ограничено подмножеством в фазовой плоскости (поведение диссипативно). В итоге значения численности запаса стягиваются в подобласть фазового пространства — окрестность устойчивого равновесного состояния или предельного цикла конечного периода, но изображающие точки остаются в рамках ограниченного подмножества  $Y \pm \varepsilon$  на фазовой плоскости  $R \times S$ .

Траектории дискретных динамических систем имеют притягивающие множества, которые для различных функциональных зависимостей могут быть топологически эквивалентными. Набор топологических типов аттракторов ограничен. На рис. 9 представлен пример — график на плоскости  $R \times S$  с данными о численности горбуши с двух-летним жизненным циклом в одной из рек из работы [51] с построенной автором гипотетической куполообразной формой кривой пополнения. Мы добавили траекторию в форме диаграммы Ламе-рея. Очевидно, что зависимость между смежными

поколениями горбуши существует, иначе бы точки не лежали под стрелками от биссектрисы, но сложная динамика не может быть объяснима построением такой кривой. Итерация нарисованной автором работы [51] функции с одним максимумом здесь имеет просто устойчивую стационарную точку — пересечение с биссектрисой (угол наклона касательной чуть менее  $\pi/4$ ). Критерий устойчивости для точки  $R^*$  — вычисленное значение модуля производной в этой точке — меньше единицы  $|\varphi(R^*)| < 1$ . При увеличении угла наклона касательной  $> \pi/4$  возник бы короткий цикл, но ни одна из присутствующих на рисунке точек не попадает в ту область графика, где могли бы находиться точки такого цикла.

Согласно нашему предположению, кривая для данных на рис. 9 должна иметь и максимум, и минимум, а левая ветвь асимптотически возрастает при  $f(S) < S$ . Динамика горбуши часто может стать аperiodической. Модель на основе  $R_{n+1} = aR_n e^{-bR_n}$  с  $a > 40$  в хаотическом режиме предлагалась в работе [52] для описания изменений трендов флуктуаций у «четных» и «нечетных» популяций горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* смежных годов.

Из сгущений точек на графиках нельзя восстановить форму зависимости «запаса и пополнения». Оценить форму кривой можно в специфическом случае — наблюдаемая популяция *постепенно* деградировала под действием промысла. Если промысел вывел популяцию из устойчивого режима и воздействие вылова долго преобладало над естественной зависимостью в восстановлении запаса, то тогда из-за последовательного сокращения запаса можно судить о форме кривой (либо об отсутствии явной зависимости) на графике данных мониторинга о численности молоди, применяя метод скользящего среднего. Именно у таких популяций удавалось подтвердить наличие экстремумов у зависимости на графике в координатах «запас × пополнение» [53]. Корреляционные методы не могут быть надежными в данной задаче. Замечательный пример ложной явной корреляции в трендах популяционных явлений показан в работе [54]. В проведенном исследовании [55] уже при малых размерах поголовья камчатского краба Кадыкского архипелага явной зависимости «запас × пополнение» обнаружено не было. Однако динамика позволяет иногда решать обратную задачу и предположить поведение изучаемой системы.

### ФОРМАТ СОБЫТИЙ И КАДРОВ ВРЕМЕНИ В МОДЕЛИ ВОСПРОИЗВОДСТВА

Мы разрабатываем не просто еще одну модельную функцию «запас—пополнение», опишем также методику представления функциональной зависимости для сценарного анализа ситуаций с

нелинейными эффектами, необходимыми нам именно для данной задачи.

В экологические модели часто необходимо вводить дополнительные условия и для начала, и для завершения действия фактора, так как ход процессов может меняться скачкообразно при выполнении ряда условий в среде. «Гибридность» сейчас стала слишком широким термином в моделировании (понимаются импульсные, автоматные и др.) [56]. Автор разрабатывал различно записываемые динамические модели, которые относятся к гибридным структурам, разным по типу организации переключений. Мы определяем выбранное построение как переопределяемую предикативно вычислительную структуру с кадрово-событийным временем и используем методы склеенных вычислений.

Важным для методики является адаптация представления модельного времени как последовательности кортежей событий и определение логики переключений. Точки в кадрированном непрерывном времени для событий, которые ведут к перестроениям в системе дифференциальных уравнений, можно определять вероятностными или логическими способами. События требуются для описания структурных качественных изменений как особые состояния в пространстве переменных с нулевой длительностью.

Жизненный цикл стандартной длины развивающегося из икринки водного организма (и рыб, и ракообразных) до полового созревания сопровождают метаморфозы. Последовательность из связанных алгоритмом непрерывных интервалов времени биологически можно обосновать из идей теории этапности развития гидробионтов, развитой научной школой В.В. Васнецова [57, 58]. Для каждого вида есть наиболее значимые метаморфозы в эколого-физиологическом развитии, которые меняют его роль в трофической цепи сообщества и выживаемость, потому зададим разбиение интервала уязвимости на стадии. Изменение доли выживаемости на 1% на стадиях в раннем онтогенезе имеет большое значение. В задачах с переключениями логично задать формат времени с непрерывной и с дискретной компонентой. Для данной задачи выберем формат, который подходит для моделирования процесса с измененным воздействием и особенно в ситуации экспертного управления промыслом.

Используем кадрирование иерархии непрерывных отрезков времени в вычислительных экспериментах с предикативно изменяемой формой воздействия. Внутри основных кадров составим порядок из пронумерованных событий  $i$ . Гибридное событийное время для вычислительных экспериментов формализуем в форме мультимножества из упорядоченных элементов на фиксированной длине интервала  $T$ :

$$\bigcup_n \left\{ \uparrow L_n, \left\{ \bigcup_i [t_0, t^i, t^{i+1}, T] \right\}_n, \downarrow R_n \right\},$$

где  $i$  — номер для события внутри кадров перед  $T$ , а  $n$  — текущий номер кадра в порядке сменяемых поколений. Запись времени с двумя дискретными компонентами оставляет грани  $\{\uparrow L, \downarrow R\}$  справа и слева от основной единицы — кадра с номером  $n$ . Грани между кадрами времени, не входящие в кадр в виде точек  $\{\uparrow L, \downarrow R\}$  нужны для выполнения перестроений в выделенных условиях пунктах системных переходов. В правой точке  $\downarrow R$  меняются установки величины воздействия промысла. В левой точке  $\uparrow L$  проводим переход к расчету развития уже следующего смежного поколения. Цель формализации времени — точно вводить элементы событийности при управлении, так как точки  $t^1, t^2, t^i$  укажем из расчетов полностью непрерывных дополнительных переменных. Не всегда время с субинтервалами плавающей длины из-за вычисляемых событий нужно форматировать в фиксированные кадры. Событийность можно вводить и без установки кадра, как в физических задачах с релейными переключениями.

Идея манипуляций со временем в том, что вычислительная модель жизни поколения формируется на основе динамически переопределяемой системы. Факторы убыли численности существенно меняются между стадиями онтогенеза и у ракообразных [59].

### БАЗОВАЯ ПРЕДИКАТИВНАЯ ВЫЧИСЛИТЕЛЬНАЯ СТРУКТУРА

Представляемые в модели изменения по своему сущностному генезису бывают строго обязательными, алгоритмически предопределенными во времени, либо необязательными следствиями иных процессов. Выбор альтернативного уравнения в модели проводится только при особом соотношении рассчитываемых величин. Вторая идея метода, которую можно применять к разным популяциям, — из оценки состояния множества предикатов  $P_i$  устанавливать события, за которыми следуют изменения в процедуре расчета уравнений. Для отражающей биологическую прерывистость модели мы предлагаем вычислительную структуру с последовательными переопределяемыми формами, сохраняющими преемственность. Значение  $N(t)$  в каждом кадре проходит из-

менение от  $N(0) = \lambda S$  и до  $N(T)$ , где  $\lambda$  — средняя за пять предшествующих сезонов плодовитость. Система формализуется дифференциальным уравнением с набором возможных «сменных форм» для правой части и дополнительно с набором предикатов для смены режима расчетов — булевских функций  $P(x, y)$  с множеством значений  $\{0; 1\}$ . Предикат задан математическим отношением непрерывно изменяющихся аргументов. Предикаты по умолчанию при  $t_0$   $P(x, y) = 1$ , но обязательно должны будут при  $t^i$  принимать значение  $P(x, y) = 0$  от состояния своих аргументов (либо наоборот изменять значение с 0). Аргументы  $P(x, y, \dots)$  в нашем методе переменные из вспомогательных, но связанных с динамикой  $N(t)$  уравнений, вычисляемых синхронно с уравнениями (2).

Время онтогенеза до вступления в репродуктивный возраст сменяющихся поколений зададим объединением интервалов времени с набором вычисляемых событий:

$$t \in [0, T] \equiv \bigcup_i \{[t_0, t^i, t^{i+1}, T]\}, i = 1 \dots 3.$$

Биологически интервал кадра — стандартное время жизни поколения до начала репродуктивной активности. Пронумерованные точки событий в интервале ювенольного онтогенеза будут онтогенетическими «прерываниями». Сопоставим эти метаморфозы с уравнениями в правой части для убыли численности поколения от  $N(0)$ , которое неравномерно на трех основных стадиях раннего онтогенетического развития:

$$\frac{dN}{dt} = \begin{cases} -(\alpha_1 w(t)N(t) + \beta)N(t), & P_1(t) \\ -\alpha_2 N(t) / w(\tau) - \beta N(t), & P_2(t, w(t)) \\ -\alpha_3 w(t - \xi)N(t - \xi) - \beta, & P_3(t, w(t)). \end{cases} \quad (2)$$

Параметры  $\alpha_1 < \alpha_2 < \alpha_3$  и  $\beta$  здесь являются коэффициентами ювенольной смертности в зависимости от численности самого поколения. В третье по порядку из уравнений (2) с  $\alpha_3$  включено малое запаздывание  $\xi < \tau$  для учета исчерпания ресурсов ранними стадиями, где  $\tau$  — длина самой ранней стадии. Для второй стадии подверженной хищничеству фактор роста  $w(\tau)$  уменьшает убыль. Предикатами  $P_1, P_2, P_3$  заданы биологически интерпретируемые моменты остановки расчетов каждой из форм правой части — условия завершения активности уравнения и получения промежуточных результатов:

$$P_1(-t < \tau), P_2(t \geq \tau, t \neq T, -w_t < w_k), P_3(t = T, w_t < w_k). \quad (2.1)$$

Два предиката в выражениях (2.1) мы записали с логическим отрицанием, таким образом эти события станут возможными при нарушении соот-

ношений. Расчет уравнений (2) с учетом условий (2.1) происходит с алгоритмом цикла до тех пор, пока  $P_i = 1$ . Предикаты должны однозначно и все-

гда для каждого  $t$  определять события переходов в кадре времени. Избегая неоднозначности, можем воспользоваться дополнительно логическими переменными-флагами, меняющими состояние с единицы на ноль, если переход запрещен. Запись непрерывно-событийного модельного времени как мультимножества из элементов  $\langle t_0, t^i, t^{i+1} \rangle$  означает, что в модели считается последовательность кадров для времени жизненного цикла отдельного поколения. Внутри каждого кадра времени с начальной позицией  $t_0$  имеются «внутрикадровые» события, которые мы обозначили верхним индексом  $t^i$ . Использован переходный уровень развития  $w_k$  для выхода поколения из квадратично определенного уровня смертности. Набор событий можно расширить. Для каждой формы правой части в момент события рассчитываются сопряженные с предшествующими расчетами начальные условия. Для расчета динамики нового  $(n + 1)$ -поколения происходит реинициализация начальных условий для первого в структуре (2) уравнения:

$$N(0)_{n+1} = \lambda S_n, S_n = (N(T)_n + \sum_{m=1}^k v_m N(T)_{n-m}),$$

где  $v_m$  — показатель посленерестовой выживаемости для серии предшествующих  $m$  поколений, а  $S$  — численность готового к размножению запаса со средней плодовитостью  $\lambda$ .

Популяционные процессы даже без влияния промысла вариативны. В сценарном применении модели важна оценка текущих значений набора  $P_1, P_2, P_3$ . Переходы в уравнениях (2) записаны двух типов: только по отсчетам отрезков единиц времени  $t$  и вызванные внутренними соотношениями у рассчитываемых показателей. Тогда смена формы в уравнениях (2) происходит после сравнения соотношений значений по условиям (2.1) у внутренних модельных переменных — по  $w(t)$ , но можно использовать иную видоспецифичную динамическую характеристику. Идея использовать сопутствующие характеристики и расчеты вспомогательных показателей позволяет разнообразно расширять базовую модель. Управление промыслом представляется по специальному алгоритму сценария в гибридной модели. Такое управляющее воздействие удобно варьировать согласно заданной логике сценария при событийности вычислительного эксперимента.

Используем часто отмечаемую у многих видов [60] взаимозависимость между темпами роста молодежи гидробионтов и ее смертности, которую предлагалось использовать для моделирования еще в работе [61] с обратной зависимостью  $w(t) = I(N^{-1}(t))$ . Предикативная структура набора правых частей уравнения (3) будет решаться числен-

но во взаимосвязи со вспомогательным показателем среднего размерного развития особей поколения  $w(t)$ :

$$\frac{dw}{dt} = \frac{\sigma}{\sqrt[3]{(N(t) + \delta)^2}} + \chi_C, \quad (3)$$

где  $\delta$  — корректирующий показатель,  $\sigma$  — фиксированно отражает обилие пищевых ресурсов, но может быть и сезонной периодической зависимостью  $\sigma(t)$ . Затрачиваемая на рост энергия у гидробионтов в северных широтах зависит от температуры [62]. Здесь  $\chi_C \in [-\varepsilon, \varepsilon]$  — поправка, связанная с температурой, она может быть положительной или отрицательной. Для оптимальных условий нереста в уравнении (3) примем  $\chi_C = 0$ . Таким образом, наличие доступной кормовой базы влияет на выживаемость в модели опосредованно.

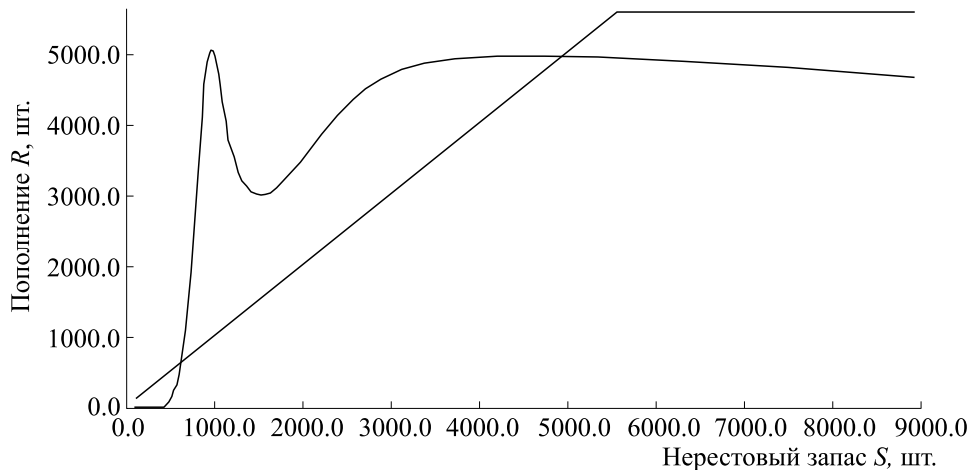
Будем вычислять  $R = N(T) = \varphi(N(0))$  для определения свойств фазового портрета итераций  $R_{n+1} = \varphi(R_n)$ . Нас интересуют границы области притяжения и особые точки.

### ПЛАВНО ТРАНСФОРМИРУЕМАЯ МОДЕЛЬНАЯ ЗАВИСИМОСТЬ

Необходимо отразить действие эффекта агрегированной группы [63], так как мы рассматриваем ситуации для популяций вне исторически сложившейся численности. При малой численности  $S$  велика роль неблагоприятных факторов в воспроизводстве [64, 65]. Вводить тут явный минимальный  $L$ -порог эффекта Олли, как в уравнении Базыкина [66], методически неправильно. Заранее  $L$ -порог экспертам неизвестен, и не все изменения в регуляции бывают жестко предопределенными. По экологическим критериям недостоверно изменять скачком базовые популяционные характеристики.

Мы разработали метод учета изменчивости факторов в форме точечного внедрения в предикативно переопределяемую динамическую систему особых функций как варьирующихся коэффициентов:  $\Psi(n) \neq \text{const}$  для итераций  $\varphi^n(x_{n-1}, \Psi(n))$ , но только с ограниченным диапазоном их значений. Такие функции должны быть постоянны на всем кадре  $[\uparrow L, \downarrow R]$  непрерывного модельного времени. Менять свое значение функции триггеры в расчетах будут при смене кадра  $n := n + 1$ .  $\Psi$  связана с начальным состоянием.

В уравнении убыли численности поколения разделены коэффициенты смертности:  $\alpha N^2$  и  $\beta N$ . Величина  $w(t)$  при параметре  $\alpha_i$  учитывает быстрое исчерпание необходимых для развития ресурсов по мере повышения общей биомассы личинок. Важно учитывать потери воспроизводства на стадии с  $t_0$ . Эффект потерь может сильно проявиться именно при низкой плотности  $S \rightarrow \min \varphi$



**Рис. 10.** График модельной зависимости с тремя экстремумами и двумя равновесиями в точках пересечения с биссектрисой координатного угла.

половозрелых особей, больше икры останется неоплодотворенной. Эффект снижения эффективности воспроизводства для малой группы реализован в модели динамическим коэффициентом с  $\beta N$ . Влияние его зависит от величины родитель-

ской популяции  $S$ , из которого мы рассчитывали начальные условия  $N(0)$ . Диапазон влияния  $\Psi$  на  $f(S)$  нужно ограничивать. Область значений «функции-триггера»  $E(\Psi)$  справа имеет быстро достижимый конечный предел:

$$\Psi(S) = 1 + \exp(-\zeta \sqrt[3]{S^2} + \epsilon), \lim_{S \rightarrow \infty} \Psi(S) = 1, \Psi(0) = 2.$$

Коэффициент  $\zeta$  ( $\zeta < 1$ ) отразит уровень экспрессивности эффекта потерь от исходной икры. Далее при оптимальном запасе  $\Psi$  не определяет расчеты, что позволит реализовать выключение действия фактора гладко в уравнении (2) для первой стадии:

$$\frac{dN}{dt} = -\alpha w(t)N^2(t) - \Psi[S]\beta N(t). \quad (4)$$

В уравнении (4) мы учли плавные изменения регуляции, тогда как в гибридной системе описали пороговые изменения динамики убыли численности молоди, которые нельзя избежать. Структуру гибридной модели в вычислительной среде Rand Model Designer можно адаптировать для группы совместно живущих и конкурирующих поколений.

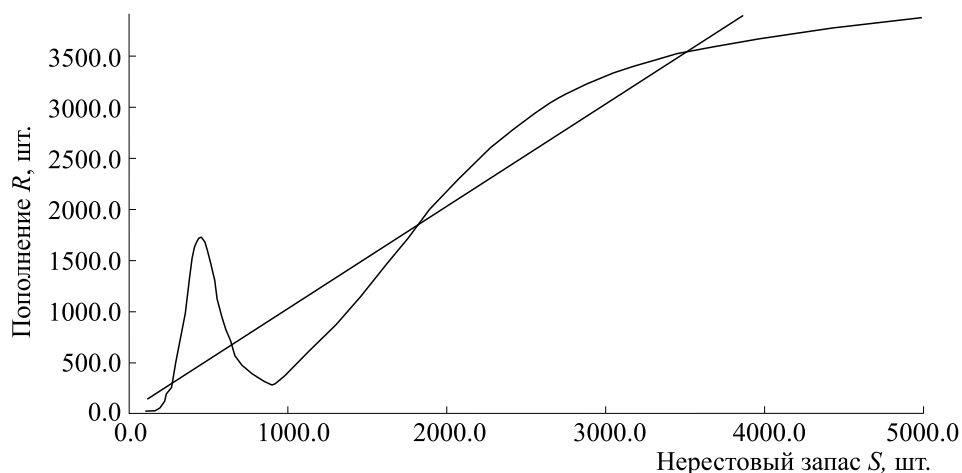
#### МЕТОД АНАЛИЗА ДИСКРЕТНЫХ ИТЕРАЦИЙ ГИБРИДНОЙ МОДЕЛИ

Получив с  $N(0) \rightarrow N(T) \equiv \varphi(N(0))$  функциональную зависимость после численного решения уравнений (2) и (2.1) вместе с (3) и (4) и с  $N(0) = \lambda S$  для биологически допустимых значений  $N(0) \in \mathbb{N}$ , можно оценить и динамические свойства итераций  $\varphi(\dots\varphi(x_0))$  этой зависимости. Численное решение с вычислением  $N(T)$  исполь-

зуем для расчета функциональных итераций:  $R_{n+1} = \varphi(R_n) - q_n R_n$ , где коэффициент  $q \in [0,1)$  — установленная доля промыслового изъятия. При регулируемом промысле  $q$  устанавливается экспертами на каждый сезон  $n$ , что будет учтено в сценарном исследовании развития ситуации. Важнейшим параметром модели для изменения формы зависимости и поведения итераций оказывается плодовитость  $\lambda$ , но в экологической реальности это медленно изменяющаяся характеристика.

В итерациях мы получим разделение множества доступных начальных точек  $R_0$  траекторий неустойчивой «репеллерной» точкой. Так итерации получают две области притяжения  $\Omega_1$  и  $\Omega_2$  у двух альтернативных аттракторов. Используемая как оператор эволюции  $\varphi$  зависимость будет обладать более чем одним максимумом (рис. 10). Для нас важно положение относительно друг друга первого от начала координат максимума  $R_{\max}$  и локального минимума  $R_{\min}$  ( $R_{\min} > R_{\max}$ ), но значимо сохранение  $\varphi(R_{\max}) > R_{\min}$ .

Мы получим семейство актуальных для задачи нелинейных кривых с экстремумами и горизонтальной асимптотой, изменяя только воздействие  $\Psi$  и не меняя значения параметров убыли поколения в уравнении (2). Математическую основу



**Рис. 11.** Модельная зависимость с нетривиальными равновесиями  $R_1^* < R_2^* < R_3^* < R_4^*$ , пересечениями с биссектрисой координатного угла при  $\min \varphi(S) < R_2^*$ ,  $\max \varphi(S) > R_3^*$ .

анализа их итераций составит развитая в работе [67] теория динамики отображений со значением шварциана, меняющим знак при изменении аргумента. Для итераций функции  $x_{n+1} = \varphi(x)$  с тремя экстремумами не выполняются условия теоремы Д. Сингера [68], необходимые для реализации сценария перехода к глобальному хаотическому аттрактору через каскад бифуркаций удвоения периода цикла  $p \rightarrow \infty$  по теории Фейгенбаума–Коллет–Трессера [69], так как при плавном изменении параметра у такой итерации  $x_{n+1} = \varphi(x)$  возникнут два альтернативных устойчивых цикла четного периода ( $p = 2$ ). Соответственно каскад не будет бесконечен и канторовское множество не образуется.

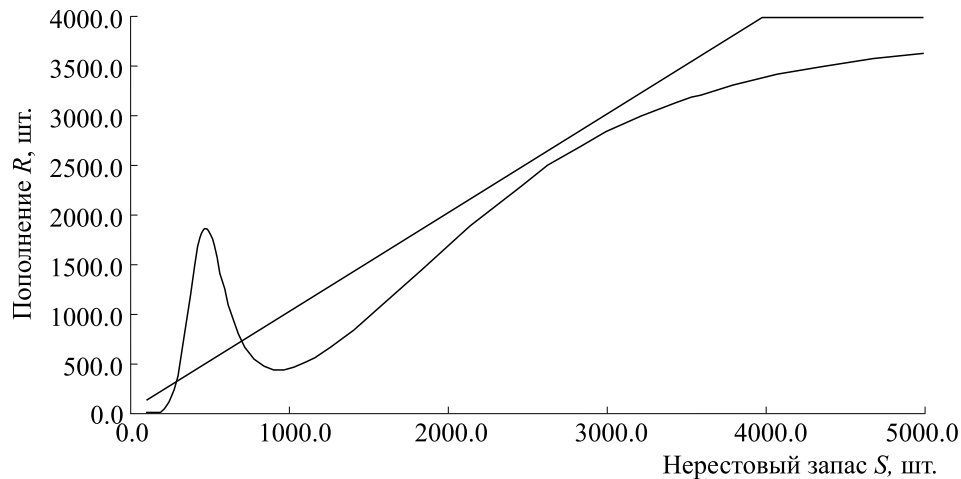
Арсенал описательных средств у динамики итераций широк, но ограничен [70]. Для итераций  $R_{n+1} = \varphi(R_n)$  доступны три топологические формы аттракторов: цикл конечного периода или точка равновесия  $x^* = \varphi(x^*)$ , аттрактор, подобный канторовскому множеству, и интервальный аттрактор в виде конъюгации несчетного множества отрезков. Для итераций (с учетом изменяющегося внешнего возмущения)  $x_n = \varphi(x_{n-1}) \pm \Theta(n)$  есть три типа бифуркаций – перестроений типа и числа аттракторов, которые бывают прямые и обратные. Аттракторы, отличные от точек равновесий, могут моментально терять свойство инвариантности  $f(\Lambda) \in \Lambda$ , что зависит от положения границы  $\partial\Omega$  у их области притяжения  $\Omega$ . Аттрактор может разбиться на части или пересечься с границей  $\partial\Omega \notin \Omega$  своей области притяжения  $\Omega$ :  $\forall x_0 \in \Omega$ ,  $\lim_{n \rightarrow \infty} \varphi^n(x_0) = \Lambda$  и в этом момент фиксируется ситуация кризиса. Так теория отображений переклассифицировалась с задачей биокибернетики.

## АНАЛИЗ НЕЛИНЕЙНОГО СЦЕНАРИЯ КОЛЛАПСА

Сценарное моделирование, позволяющее сравнивать и оценивать варианты ситуаций, – это актуальный подход при регулировании многовидового промысла [71]. Рассмотрим динамику коллапса в сценарном эксперименте с логикой экспертного управления промысловым изъятием. Математической основой сценария станут метаморфозы фазового портрета итераций, вызванные трансформацией экстремумов зависимости. В сценарной модели лучше рассчитывать вместо массы число особей  $Y_n$ , изымаемых из запаса  $S$  в сезон промысла  $n$ , что и составит наблюдаемую величину.

Для нашей задачи получим зависимость при решении трех склеенных по  $N(0)_i$  задач Коши из уравнения (2) с непостоянным из-за уровня внешнего воздействия  $q$  числом нетривиальных стационарных ( $\varphi(R_i^*) = R_i^*$ ) состояний, но их число должно оставаться не менее двух для каждого  $n$ . Пусть в исходной ситуации кривая  $\varphi(S)$  без значимого воздействия характеризуется четырьмя возрастающими точками  $0 < R_1^* < R_2^* < R_3^* < R_4^*$  – равновесными состояниями (рис. 11) (положение графика модельной зависимости относительно биссектрисы координатного угла), не совпадающими с экстремумами кривой. Зависимость с выраженным минимумом была установлена ранее для волжской севрюги [72].

Для целевого перестроения фазового портрета в сценарии нужны три неустойчивые стационарные точки при устойчивости  $R = 0$  для каждого  $n$ . Первый метаморфоз получим, плавно увеличив  $q$ ,



**Рис. 12.** Кривая модельной зависимости после обратной касательной бифуркации с двумя неустойчивыми равновесиями и  $\min \varphi(S) > R_2^*$ .

что вызовет обратную касательную бифуркацию — слияние устойчивого  $R_4^*$  с неустойчивым равновесием  $R_3^*$ . В результате мы наблюдаем потерю наибольшего состояния равновесия — ранее притягивающей точки траектории для области  $\Omega_2$  (рис. 12).

Структура гибридной системы уравнений позволяет масштабировать оператор эволюции  $\varphi$  вдоль оси абсцисс в вычислительных сценариях и изменять положения экстремумов  $\varphi$  соответственно воздействию внешних условий. Функция  $\Psi$  не меняет относительное положение у четвертого устойчивого равновесия  $R_4^*$ , но действует на положение  $\min \varphi(S)$  относительно предкритического неустойчивого репеллера  $R_2^*$ .  $R_1^*$  выполняет роль критического репеллера и границы областей притяжения  $\partial\Omega$ . У проекций точек экстремумов локального максимума и минимума имеется важное свойство: максимум отображается по абсцисс правее минимума ( $\varphi(R_{\max}) > R_{\min}$ ). Возможна трансформация экстремумов и нетривиальных равновесий у  $\varphi(\lambda S)$  из  $\min \varphi(S) < R_2^*$ ,  $\max \varphi(S) > R_3^*$  в форму  $\min \varphi(S) > R_2^*$ ,  $\max \varphi(S) > R_4^* > R_3^*$ . Изменения этих соотношений у зависимости  $\min \varphi(S)$  резко влияют на качественное поведение траектории итераций.

Составим набор параметров вычислительного эксперимента для ситуации, когда промысловая популяция краба после нестабильного существования восстановилась до устойчивого равновесия, оптимального для своей кормовой базы. Основой для оценки станет модельный сезон из 12 модельных месяцев. Уловы краба  $Y_n = R_n q_n$  без

форсирования промысла плавно увеличиваются. После спонтанного роста эксперты принимают обоснованное по их логике решение о поднятии годовой квоты ( $\bar{q}_n = 0.62$ ). Совершенно логично, что уловы краба за четыре первых сезона после увеличения доли изъятия показывают исторически рекордные для промысла значения ( $Y \rightarrow \max$ ). После «удачных» сезонов уловы резко падают. Объемы промысловых запасов краба минуют локальный минимум у кривой воспроизводства  $\varphi$ , избегая попадания в  $\varepsilon$ -окрестность  $R_1^*$  критического состояния. Эксперты видят стабилизацию, так как привыкли усреднять  $Y_n$ . В логике прогнозов экспертов в этом сценарии учтена хорошая эффективность воспроизводства за предыдущие сезоны сразу после потери равновесия и установлено прохождение локального минимума ( $q = 0.35$ ). Уловы после первого падения достоверно начали возрастать. У экспертов согласно статистической методике нет причин для корректировки управления промыслом для дальнейшего снижения.

Величина запаса после усиления промыслового давления срывается в аperiodический режим, но в ограниченной области значений. В результате время роста величины уловов  $Y$  после минимума непредсказуемо. Эксперты увидят изменения, похожие на вызванные нестабильностью условий среды колебания. Решение о минимизации доли изъятия до  $q = 0.2$  в режиме колебаний отвергается. При установленном  $q > 0.33$  после прохождения траекторией окрестности  $R_1^*$  в вычислительном сценарии реализуется популяционный коллапс (рис. 13). Промысел прекращается, хотя

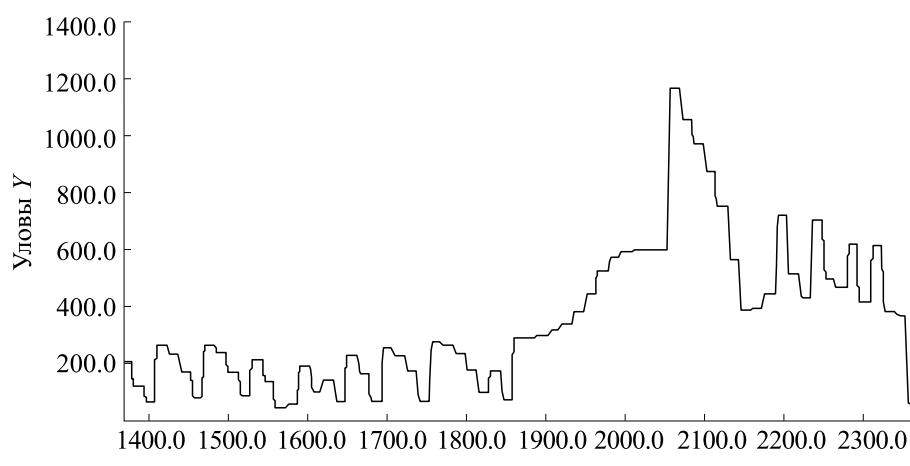


Рис. 13. Вычислительный сценарий динамики уловов с эффектом коллапса запасов.

квота вылова на сезон была выделена, как это произошло с треской в 1992 г.

Заключительное падение уловов и получило название «коллапса», тогда как на первое сокращение уловов краба мало обращали внимание как на временное, хотя в абсолютном выражении первое падение уловов было больше. При первом кризисе уловы краба резко сократились, что не повлекло сезонный полный мораторий на промысел. Промысел был продолжен при нестабильных флуктуациях с неизменным промысловым давлением и умеренно благоприятном прогнозе. По принципам нелинейной динамики такое поведение расценивается как признак наличия критических точек, но методы статистики не могут установить точки для запаса, где функция, связывающая запас и пополнение, изменяется практически вертикально.

Моделирование показало, что путь к финальному кризису состоит из переходных режимов. В вычислительном эксперименте сценарий коллапса промысловых запасов камчатского краба развивается из двух фаз, их продолжительность зависит от повышения  $\Delta q$  при интенсификации морского промысла. Если не был введен своевременный мораторий, то вторая фаза деградации неминуемо произойдет через одиннадцать модельных сезонов в формате времени вычислительной среды с переходом через порог  $R_1^*$  критического неустойчивого равновесия. В модели воспроизводство популяции после фазы деградации  $R_1^* > \min(\lambda S)$  не восполняет естественную убыль родительских поколений, поэтому необходима интродукция взрослых крабов из других мест.

### ФАЗОВЫЕ ПОРТРЕТЫ СЦЕНАРИЯ КОЛЛАПСА С ОСЦИЛЛЯЦИЯМИ

Для функциональных итераций известны три нелинейных явления, называемые «кризисами» [73]. Помимо кризиса столкновения с границей (basin-boundary crisis) выделены внутренний кризис и кризис слияния (merging crisis), специфичный для сценария удвоения периода циклов ( $p = 2^i, i \rightarrow \infty$ ) [74]. Кризисы не обусловлены трансформациями топологических типов самих аттракторов и бифуркациями, но связаны с перестроениями положения аттрактора относительно соседних с ним неустойчивых инвариантных множеств, отдельной точки или фрактального множества.

Используемый метаморфоз фазового портрета в сценарии — граничный кризис интервального аттрактора  $\Lambda$ , который остается после слияния устойчивого и неустойчивого равновесий. В порядке списка теоремы Гукенхаймера [75] этот топологический тип замкнутых  $\omega$ -предельных множеств итераций — № 3 из трех возможных типов аттракторов. Эффект кризиса происходит при соприкосновении  $\Lambda$  с границей его области притяжения. Изначально окрестность локального максимума, где значение  $\max \varphi$  немного превосходит значение  $\varphi$  в точке третьего репеллера, —  $\varphi(\max \varphi(N(0)) \pm \epsilon) > R_3^*$ . Когда происходит касательная бифуркация, то неустойчивая и устойчивая точки  $R_3^*$  и  $R_4^*$  сливаются в одну критическую точку  $R_C^*$  ( $\varphi(R_C^*) = 1$ ), которая исчезает. Так мы моделируем первое падение улова краба. Устойчивость точки итерации  $\varphi(R^*) = R^*$  можно оценить по положению касательной из известного свойства  $|\varphi'(R^*)| < 1$ . Обозначим совокупное

множество точек-прообразов у второго репеллера  $R_2^*$  как  $\{\varphi^{-n}(R_2^*)\}$ , а обратную итерацию функции  $\varphi$  в правый прообраз точки  $R_2^*$  — как  $\varphi^{-1}(R_2^*) = R_2^{-1*}$ . Эти прообразы исключены из области притяжения, они никогда не притягиваются к аттрактору. Если для  $R_2^*$  есть прямые прообразы и справа, и слева от точки, это сделает несвязной  $\Omega_2$ -область притяжения  $R_4^*$ . Репеллер  $R_2^*$  существует во всех модельных сценариях и имеет прообразы и справа, и слева для каждого  $n$ . Точки  $R_3^*$  и  $R_4^*$  возникают/исчезают после прямой/обратной касательной бифуркации. Равновесие  $R_1^*$  у  $\varphi$  существует для каждого  $n$ , но наличие прообраза у репеллера  $R_1^*$  зависит от значений  $\Psi$ , увеличивающихся по мере приближения  $R_{n+1}^* \rightarrow R_1^*$ . Когда начальное положение  $R_0$  точки траектории оказывается  $R_1^* < R_0 < R_2^* < R_3^*$  и соответствует подмножеству из интервала  $R_0 \in (R_1^*, R_3^*) \cap \{\varphi^{-n}(R_2^*)\}$ , то через режим псевдостochasticких флуктуаций популяция в сценарии достигнет уровня высокой устойчивой численности за конечное число шагов:  $\varphi^{\vartheta}(R_0) = R_4^*$ ,  $\vartheta < \infty$ . Потому сценарий восстановления численности при своевременном моратории с  $q = 0$  в модели реален:  $0 < R_0 < R_2^*$ ,  $\lim_{n \rightarrow \infty} \varphi^n(R_0) = R_4^*$ , а граничный кризис возможен и при соприкосновении с  $R_3^*$ .

В настоящее время принято считать, что для конечномерных гладких динамических систем мы можем наблюдать три принципиально различных формы хаоса [76]. Характеристики нерегулярных колебаний точек, порождаемых нашей  $\varphi^n(R_0)$  — следствие формы кривой с тремя экстремумами и свойство неустойчивости получаемых при расчетах промежуточных результатов при разном положении начальной точки траектории  $R_0$ . Это связано с изрезанной «riddling»-областью  $I$  в фазовом пространстве. Явление изрезывания возникает, когда образуются вложенные инвариантные множества [77]. Отрезок  $I$  включает рассеянное континуальное множество субинтервалов из областей притяжения  $\Omega_1, \Omega_2$  двух аттракторов. Границы всех субинтервалов не принадлежат к этим областям притяжения и формируют отдельное множество, «странный репеллер» — инвариантное замкнутое множество, в любой  $\varepsilon$ -окрестности которого есть точки, принадлежащие областям  $\Omega_1, \Omega_2$ . Границы «изрезанной» области  $I$  определяют отображения точек  $R_{\min} > R_{\max}$ , так что  $I = [\varphi(R_{\min}), \varphi(R_{\max})]$  для двух

экстремумов модельной зависимости, но не фиксированный интервал  $[R_1^*, R_3^*]$ , так как само существование  $R_3^*$  зависит от  $q_n$ . Начальные точки  $R_0 \in [\varphi(R_{\min}), \varphi(R_{\max})]$ , которые могут притягиваться к аттрактору, всюду соседствуют с никогда не притягивающимися к  $R_4^*$ . Из интервала  $I$  исключены объединения множеств тех точек  $R_0$ , которые под действием итераций  $\varphi$  отображаются в неустойчивые репеллерные положения равновесия. Когда неустойчивые стационарные точки на графике у зависимости эффективности пополнения  $\varphi$  имеют более одного прямого прообраза, такой точки  $R_2^{-1*}$ , которая при первой итерации отобразится в репеллер  $\varphi(R_2^{-1*}) = R_2^*$ , то из-за изрезанности  $I$  возникает наблюдаемый в вычислительных сценариях аperiodический режим и неопределенность поведения траектории.

Интервал  $I$  между отображениями экстремумов функции  $\varphi$  будет включать внутри себя и интервальный аттрактор  $\Lambda \subset [\varphi(R_{\min}), \varphi(R_{\max})]$ .  $I$  содержит в себе именно аттрактор интервального типа  $\Lambda \subset I$ , где  $\Lambda$  — замкнутое инвариантное подмножество  $I$ , но  $\Lambda$  несвязно, так как любая  $\varepsilon$ -окрестность точки  $\forall R_0 \in \Lambda$  содержит непритягивающиеся точки из инвариантного и континуального множества  $Y$ , минимально состоящего из всех прообразов  $R_2^*$  и имеющего и правый, и левый прямые прообразы:  $\{\varphi^{-n}(R_2^{-1*}), \varphi^{-n}(R_2^{-1*})\}$ . Подмножество странного репеллера составит все объединение рассеянных в  $I$  точек  $R_0$  без притяжения:

$$Y = \bigcup_n \varphi^{-n}(R_2^*), \varphi^{-n}(R_1^*), \varphi^{-n}(R_3^*).$$

Траектории начальной точки  $\{\varphi^n(R_0)\}$ ,  $R_0 \notin \{\varphi^{-n}(R_2^*)\}$  обладают возможностью попадания в  $\varepsilon$ -окрестность хаотического репеллера  $Y$ , состоящего из множества всех непритягивающихся точек и возникающего при изменении положения экстремумов зависимости  $\varphi(R)$ . Далее при выполнении условий  $\exists R_0, R_0 \in I, R_0 \notin Y$  и  $\varphi(R_0) < R_1^*$  уже интервалы в  $\Lambda$  не будут более замкнутым и инвариантным подмножеством, где выполняется условие  $\varphi(\Lambda) \in \Lambda$ . В  $I$  хаотическое движение в конечном числе итераций  $\varphi^k$ ,  $0 < k < \infty$  наблюдаем с окончанием режима хаотизации  $\lim_{n \rightarrow \infty} \varphi^n(R_0) = 0$ ,  $k < d < \infty$ . Длительность аperiodических режимов несколько варьирует из-за чувствительности к возмущениям  $R_0 \pm \varepsilon$  у точки, которую мы выберем как начальную в вычислительном экспе-

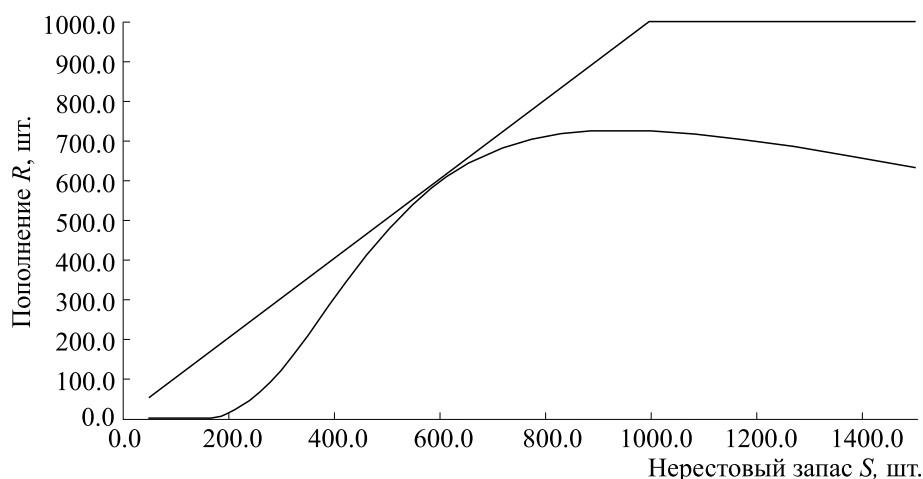


Рис. 14. Трансформация унимодальной модельной зависимости после одной касательной бифуркации.

рименте. Свойство хаотизации, ограниченной и во времени, и в области  $I$  значений  $\varphi(R)$ , отражает естественную неопределенность для морского объекта промысла.

Мы отметили, что другие сценарии коллапса могут развиваться и без флуктуаций. Для таких ситуаций в модели можно получить менее сложную зависимость, изначально имеющую пару стационарных точек. Устойчивая и неустойчивая точка начинают сливаться в критическое равновесие, как на рис. 14. В этот момент траектория стабилизируется, но вплоть до исчезновения единственной стационарной точки  $R_C^*$ .

Данный вариант коллапса математически описывается проще, без сложных переходных режимов, и требует одного метаморфоза фазового портрета. При состоянии зависимости  $\forall 0 < R, R \neq R_C^* \varphi(R) < R$  непредсказуемое заранее малое внешнее давление и увеличение естественной смертности способно приводить популяцию к коллапсу.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотрен вариант промысловой деградации запасов после нахождения популяции в состоянии нестабильных осцилляций. Разработана методика математической формализации нетривиально изменяющейся эффективности воспроизводства в традиционной форме зависимости: запаса и получаемого пополнения. Представлен вычислительный сценарий с реализацией двух метаморфозов в фазовом портрете у итерационной динамической системы для учета выявленных особенностей процесса промысловой деградации запасов краба. Сценарий коллапса в модели подтвердил, что идеи организации

оптимальной, наиболее выгодной стратегии эксплуатации биоресурсов в реальности опасны. Оптимальное для промысла состояние близко к критическому порогу, где воспроизводство перестает с большой вероятностью восполнять запас. Хаотизация в новой гибридной модели удачно имитирует стохастическое возмущение условий среды размножения.

Канадский тресковый кризис рассматривался досконально, но ключевую его причину так и не установили. Коллапс камчатского краба, как и трески у берегов Лабрадора, спровоцирован искаженными представлениями о благополучном состоянии данных биоресурсов и, главное, — завышением оценки эффективности восполнения запасов. Реальная зависимость при интенсификации промысла лежала ближе к биссектрисе  $R=S$ , чем предполагалось экспертами. Причина ошибки завышения в том, что у немонотонной зависимости сдвигаются экстремумы по мере истощения численности запаса в интервале значений  $S \in [\varphi(R_{\min}), \varphi(R_{\max})]$ . При интенсивном вылове происходит смещение значения  $\varphi(R)$  у экстремума  $R_{\min}$  по оси ординат вниз таким образом, что  $\varphi(R_{\min}) < R_1^*$ . Далее реализуется граничный кризис для аттрактора  $\Lambda$ , составленного из множества интервалов:  $\exists y \in \Lambda, \varphi(y) \notin \Lambda$ . После кризиса появляются точки траектории  $\exists x_{0i} \in \Lambda, \lim_{n \rightarrow \infty} \varphi^n(x_{0i}) = 0$ . Точка  $R_1^*$  — неустойчивое равновесие для популяции при критической численности; если  $\varphi(R_{n+1}) < R_1^* - \varepsilon$ , то реализуется необратимая деградация запаса за конечное  $k$  число итераций  $\varphi^k(R_n) = 0$ . Итоговый коллапс отражен

в простой форме  $R_0 \notin Y$ ,  $\varphi^k(R_n) \rightarrow 0$ ,  $k < \infty$ . В диапазоне  $S \in (R_2^*, R_2^*)$  эффективность воспроизводства согласно нашей модели еще достаточно высока за счет локального максимума. Это вносит обманчивые ожидания продолжения тренда восстановления воспроизводства. Показано, что при небольшой дальнейшей убыли запаса эффективность воспроизводства в сценарии непропорционально резко сокращается вплоть до достижения окрестности критического порога восполнения запасов.

Достаточно небольшой систематической ошибкой в оценках запаса в диапазоне  $S \in (R_2^*, R_2^*)$  для обрушения промысла, так как реальная доля изъятия будет выше той, которая планировалась, более того, расхождение будет нарастать со временем. После первого падения численности для популяции наблюдается резкий переход в состояние сильных нерегулярных флуктуаций с выраженными локальными пиками, но это пока обратимое состояние. Популяция сможет восстановиться, если немедленно принять неочевидное управленческое решение и уменьшить изъятие в два раза.

Рациональной тактикой при регуляции вылова мы полагаем ограничение технических возможностей для промысла (размеры орудий лова, запас горючего на судах, тоннаж судов), но не лимит объема добычи, — жесткие квоты не спасают. Парадоксально, но пришло время придумать, как временно снижать эффективность орудий лова на сложные объекты промысла. Регистрация сокращения уловов в 20% для нециклических популяций крупных доминирующих хищников является основанием для введения сезонного моратория на вылов. У промысла не должно быть мотивации занижать реальные уловы в отчетности. Для точного выбора допустимого уровня эксплуатации необходимы данные мониторинга о выживаемости молоди, какие, в частности, были получены при наблюдениях за нерестом волжской севрюги [78, 79], но оценены уже после деградации.

Оригинальность метода гибридного моделирования с включением событийных изменений состоит в анализе путей развития сложившихся ситуаций. Явление коллапса в сценарии развивается по внутренней логике традиционного для многих стран способа экспертного управления рыболовством при выдаче сезонных квот [80] на основе оценок с использованием статистических сглаживаний и аппроксимации численности распределенной популяции гидробионтов на большую акваторию [81]. Разработанную вычислительную структуру перспективно использовать

как блок расчетов воспроизводства в составе современных многовидовых моделей биосистем [82]. Проблема применения агрегированных полимодельных комплексов для прогнозирования и оптимизации промысла — сложная параметризация и интерпретация результатов, когда малое возмущение одного из множества бифуркационных параметров качественно изменит поведение итогового решения, тогда как изменение величин других коэффициентов не вызовет существенной ответной реакции. В структуру можно включать стохастическую компоненту для отдельных ситуаций [83].

Примеры кризисов и стремительных всплесков у разных популяций требуют расширения представления динамических моделей для задач экологии. Сходство ситуаций подтверждает нашу гипотезу о существовании конечного набора форм сценариев для развития экстремальных изменений в экодинамике. Тогда известные нам формы меняющихся процессов (всплесков, кризисов, образования и разрушения нерегулярных колебаний с большой амплитудой) мы сможем классифицировать (независимо от их природы), сопоставив им в качестве набора инструментов для описания сценариев известные типы метаморфозов (бифуркаций аттракторов или перестроений границ их областей притяжения) фазовых портретов у дискретных либо непрерывных динамических систем. Общность нелинейности и типизацию сценариев создает функционал регуляции. Понятие динамического коллапса было применено в работе [84] уже не только к отдельным популяциям, но и к целым биоценозам.

Пристальное внимание в задачах прогнозирования процессов с нелинейной регуляцией необходимо уделять математическому описанию пороговых состояний и быстрых трансформаций [85], что актуально сейчас, например, для возрастных изменений в эффективности функционирования адаптивной иммунной системы, отмеченных в работе [86]. В работе [87] для выбора оптимальной антигенной мишени и прогнозирования дальнейшей эволюции штаммов SARS-CoV-2 генерировали синтетические «полимутантные» псевдотипы S-белка и в частности показали, что способность к нейтрализации антител, выработанных ранее у пациентов при заражении исходным вариантом вируса, уменьшается при накоплении мутаций S-белка резко и пороговым образом.

# КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

# СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

# СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. А. Ю. Переварюха, Биофизика **66** (6), 1144 (2021).
2. А. Ю. Переварюха, Биофизика **65** (1), 138 (2020).
3. L. Loyal, J. Braun, L. Henze, et al., Science **374** (6564), eabh1823 (2021). DOI: 10.1126/science.abh1823
4. L. R. Clark, Austral. J. Zool. **12** (3), 362 (1964).
5. R. ud Dina, A. R. Seadawy, and K. Shah, Results in Physics **19** (12), 103468 (2020).
6. A. M. Syed, T. Y. Taha, T. Tabata, et al., Science **374** (6575), 1626 (2021). DOI: 10.1126/science.abl6184
7. Ю. Д. Нечипуренко, А. А. Анашкина и О. В. Матвеева, Биофизика **65** (4), 824 (2020).
8. Т. А. Зайчук, Ю. Д. Нечипуренко, А. А. Аджубей и С. Б. Оникиенко, Молекуляр. биология **54** (6), 922 (2020).
9. T. Maemura, M. Kuroda, T. Armbrust, et al., mBio **12** (5), e01987-21 (2021). DOI: 10.1128/mBio.01987-21.
10. А. Ф. Ванин, А. В. Пекшев, А. Б. Вагапов и др., Биофизика **66** (1), 183 (2021).
11. А. Ф. Ванин, Биофизика **65** (4), 818 (2020).
12. A. R. Kathryn, R. K. Bewley, and S. A. Fotheringham, Nat. Commun. **12** (1), 81 (2021).
13. А. Ю. Переварюха, Биофизика **66** (2), 384 (2021).
14. W. van Damme, R. Dahake, and R. van de Pas, Med. Hypotheses **146** (1), 110 (2021).
15. Т. И. Корнилова, Рыбоводство и рыбное хозяйство, № 8, 34 (2011).
16. Н. И. Реус и С. В. Петрова, Арктика: общество и экономика **8**, 115 (2012).
17. Приказ Федерального агентства по рыболовству от 19 декабря 2006 г. № 443, <https://www.garant.ru/products/ipo/prime/doc/2067316/>
18. Г. И. Гутенева, С. С. Фомин и Т. Н. Дедикова, Рыбное хозяйство **3**, 103 (2015).
19. Г. П. Рубан, Р. П. Ходоревская и В. Н. Кошелев, Астраханский вестн. экологич. образования, № 1, 42 (2015).
20. Т. Ю. Борисова, дисс. ... канд. биол. наук (Астрахань, АГТУ, 2010).
21. Т. Н. Соловьева, Информационно-управляющие системы **6**, 58 (2017).
22. Т. Н. Соловьева, Информационно-управляющие системы **4**, 60 (2016).
23. П. В. Вещев и Г. И. Гутенева, Экология, № 2, 123 (2012).
24. А. Ю. Переварюха, Экологические системы и приборы, № 8, 41 (2008).
25. А. Ю. Переварюха, Нелинейный мир **10** (4), 255 (2012).
26. Ю. В. Тютюнов, И. Н. Сенина, Л. И. Титова и Л. В. Дашкевич, Биофизика **65** (2), 390 (2020).
27. А. В. Никитина, А. И. Сухинов, Г. А. Угольников и А. Б. Усов, Математич. моделирование **28** (7), 96 (2016).
28. K. Aagaard and J. L. Lockwood, Biol. Invasions **18**, 1667 (2016).
29. A. S. MacDougall, K. S. McCann, and G. Gellner, Nature **494**, 86 (2013).
30. K. Kleisner and D. Pauly, in *The state of biodiversity and fisheries in Regional Seas. Fisheries Centre Research Reports*, Ed. by V. Christensen, S. Lai, and M. Palomares (University of British Columbia, Vancouver, 2011), pp. 37–40.
31. A. May, Newfoundland Quarterly **102** (2), 41 (2009).
32. J. Roughgarden and F. Smith, Proc. Natl. Acad. Sci. USA **93**, 5078 (1996).
33. R. A. Myers, Ecol. Applications **7**, 91 (1997).
34. A. Hutchings and R. A. Myers, Canad. J. Fish. Aquatic Sci. **51**, 2126 (1994).
35. *Report of the Standing Committee on Fisheries and Oceans*, [www.ourcommons.ca/Content/Committee/421/FOPO/Reports/RP8826804/foporp10/foporp10-e.pdf](http://www.ourcommons.ca/Content/Committee/421/FOPO/Reports/RP8826804/foporp10/foporp10-e.pdf)
36. М. Г. Карпинский, Экология бентоса Среднего и Южного Каспия (Изд-во ВНИРО, М., 2002).
37. А. Ю. Переварюха, Журн. общ. биологии **81** (3), 174 (2020).
38. S. Rowe and G. A. Rose, Nature **556**, 436 (2018).
39. А. Е. Бобырев, В. А. Бурменский, Е. А. Криксунов и др., Биофизика **57** (1), 140 (2012).
40. А. Е. Бобырев, В. А. Бурменский, Е. А. Криксунов и др., Биофизика **48** (2), 324 (2013).
41. В. А. Дубровская, Проблемы механики и управления: Нелинейные динамические системы **48**, 74 (2016).
42. Ю. И. Зуенко, Известия ТИНРО **166**, 103 (2011).
43. B. Dew and R. McConnaughey, Ecol. Applications **15**, 919 (2005).

44. J. Hoyle, in *Proc. of the Workshop on the Dynamics of Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*) in the Great Lakes* (2005), pp. 47–61.
45. W. E. Ricker, *J. Fish. Res. Board of Canada* **11**, 559 (1954).
46. R. J. H. Beverton and S. J. Holt, *Great Britain Fish Investigation Ser* **19**, 1 (1957).
47. А. И. Михайлов, А. Е. Бобырев, Т. И. Булгакова и А. Д. Шереметьев, *Журн. общ. биологии* **80** (6), 418 (2019).
48. В. В. Михайлов и Ю. С. Решетников, *Информационно-управляющие системы*, № 4, 31 (2018).
49. W. De Melo and S. van Strien, *Bull. Amer. Math. Soc.* **18** (2), 159 (1988).
50. Т. Ю. Борисова и И. В. Соловьева, *Математические машины и системы*, № 1, 71 (2017).
51. W. E. Ricker, *Bull. Fish. Res. Board of Canada* **1**, 191 (1975).
52. Л. А. Животовский, В. В. Храмцов и М. К. Глубоковский, *Вопр. ихтиологии* **36** (3), 369 (1996).
53. D. K. Kimura, *ICES J. Marine Sci.* **44** (3), 253 (1988).
54. T. Höfer and H. Przyrembel, *Paediatric and Perinatal Epidemiology* **18** (1), 88 (2004).
55. W. R. Bechtol and G. Kruse, *Marine and Coastal Fisheries Dynamics Management and Ecosystem Science* **1** (1), 29 (2009).
56. В. В. Михайлов, *Нелинейный мир* **16** (4), 45 (2018).
57. Е. Ф. Еремеева, в кн. *Теоретические основы рыбоводства* (Наука, М., 1965), сс. 129–138.
58. В. В. Васнецов, в кн. *Очерки по общим вопросам ихтиологии* (Изд-во АН СССР, 1953), сс. 207–217.
59. Р. Р. Борисов, *Биология моря* **33** (4), 267 (2007).
60. М. В. Чурова, О. В. Мещерякова, Н. Н. Немова и М. И. Шатуновский, *Изв. РАН. Сер. биол.* **3**, 289 (2010).
61. Е. А. Kriksunov, *J. Ichthyol.* **35** (7), 10 (1995).
62. Л. И. Карамушко, *Успехи соврем. биологии* **128** (2), 180 (2008).
63. Ю. В. Тютюнов, Л. И. Титова и С. В. Бердников, *Биофизика* **58** (2), 349 (2013).
64. Г. С. Розенберг, *Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии* **29** (3), 77 (2020).
65. А. Ю. Переварюха, *Владикавказский математич. журн.* **21** (1) 51 (2019).
66. А. Д. Базыкин и Ф. С. Березовская, *Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем* **2**, 161 (1979).
67. А. Н. Шарковский, *Докл. АН СССР* **160**, 1036 (1965).
68. D. Singer, *SIAM J. Applied Math.* **35**, 260 (1978).
69. P. Coullet and C. Tresser, *J. Physique Colloques* **539**, 5 (1978).
70. А. Y. Perevaryukha, *Biophysics* **61** (2), 334 (2016).
71. Т. И. Булгакова, *Рыбное хозяйство*, № 5, 70 (2009).
72. В. А. Дубровская, А. Ю. Переварюха и И. В. Трофимова, *Журн. Белорус. гос. ун-та. Биология*, № 3, 76 (2017).
73. C. Grebogi, E. Ott, and J. A. Yorke, *Physica D: Non-linear Phenomena* **7** (3), 181 (1983).
74. B. Reisner, A. Kittel, S. Lück, et al., *Zeitschrift für Naturforschung* **50** (12), 1105 (1995).
75. J. Guckenheimer, *Comm. Mathem. Physics* **70**, 133 (1979).
76. А. С. Гонченко, С. В. Гонченко, А. О. Казаков и А. Д. Козлов, *Изв. вузов. Прикладная нелинейная динамика* **25** (2), 4 (2017).
77. П. В. Купцов и С. П. Кузнецов, *Нелинейная динамика* **2** (3), 307 (2006).
78. П. В. Вещев, Г. И. Гутенева и Р. С. Муханова, *Рыбное хозяйство*, № 6, 45 (2010).
79. П. В. Вещев, *Вопросы ихтиологии* **49** (5), 681 (2009).
80. А. И. Абакумов, Л. Н. Бочаров и Т. М. Решетняк, *Вопр. рыболовства* **10** (2), 352 (2009).
81. И. Н. Лепилина и Т. И. Булгакова, *Труды ВНИРО* **177**, 58 (2019).
82. А. Е. Бобырев, Е. А. Криксунов и Т. И. Куга, *Вопросы ихтиологии* **45** (6), 820 (2005).
83. А. С. Маслаков, Т. К. Антал, Г. Ю. Ризниченко и А. Б. Рубин, *Биофизика* **61** (3), 464 (2016).
84. T. J. Murchie, A. J. Monteath, M. E. Mahony, et al., *Nature Commun.* **12**, 7120 (2021). DOI: 10.1038/s41467-021-27439-6
85. В. А. Дубровская, *Проблемы механики и управления: Нелинейные динамические системы* **49**, 8 (2017).
86. J. M. Murray, G. R. Kaufmann, and P. D. Hodgkin, *Immunology & Cell Biology* **81** (6), 487 (2003). DOI: 10.1046/j.1440-1711.2003.01191.x.
87. F. Schmidt, Y. Weisblum, M. Rutkowska, et al., *Nature* **600**, 512 (2021). DOI: 10.1038/s41586-021-04005-0

## Simulation of Scenarios of the Deep Population Crisis of the Rapidly Growing Population

A.Yu. Perevaryukha

*St. Petersburg Federal Research Center, Russian Academy of Sciences, 14-ya Linia 39, St. Petersburg, 199178 Russia*

The paper addresses the use of simulation modeling to develop crisis and threshold levels for managing population growth during the formation of a new population in competitive environment. In the process of species distribution across an area, biotic factors can cause a deep population crisis for a new species before initial declines in abundance are detected. Many populations including the human beings went through a bottleneck effect in the period of the Neolithic population crash. Invasive species with high reproductive activity often have severe impacts on biosystems. The occurrence of effective competition can cause not only classical cyclic fluctuations, but also the complete extinction of the population after time series displaying abundance fluctuations with high peak numbers. Examples for situations of an induced population crisis can be two alternative scenarios: the first scenario on Gause's experiments with the introduction of predatory ciliates and the extinctions of ciliate species, the second scenario on experiments with the introduction of bacteriophages into colonies of actively dividing bacteria that possess a dynamically adaptive antiviral mechanism. We have proposed modifications of the model for currently topical scenarios of crisis effects in population dynamics. The equations with time caused by deviating arguments were written taking into account a threshold level for activating the effects of biotic factors on reproduction of invasive species and an aggregated nature of the lagging regulation with two time factors. The computational scenarios described both the effect of the completion of the process after repeated outbreak and successful passage of the population crisis due to rapid adaptation. The phenomena of a deep crisis are typical of local population dynamics in case when species interact with viruses that are new to them.

*Keywords: invasion scenarios, modeling of extreme population dynamics, biotic resistance, lagged threshold regulation, species extinction, Neolithic crash, biological pest control, immune response, CRISPR-Cas9*