

УДК 621.331+519.1

Импульсный процесс в анализе специфических популяционных сценариев коллапса¹

А. Ю. Переварюха

Санкт-Петербургский институт информатики и автоматизации РАН

Санкт-Петербург 199178. E-mail: temp_elf@mail.ru

Аннотация. Развивается метод динамического анализа последствий воздействия на экосистемы на основе взвешенных орграфов, где изменения из ключевых факторов-вершин распространяются импульсным процессом. Направленным дугам сопоставлено влияние, характеризующееся знаком и шкалой действительности. Предлагается схема взаимовлияния факторов в графе специфической ситуации, неожиданно приводившей к стремительному истощению эксплуатируемых биоресурсов трех разных популяций морских рыб. Структурно-динамическая модель сценария объединяет количественные параметры и традиционные качественно оцениваемые характеристики, не формализуемые другими методами моделирования экосистем. На примере волжских осетровых выделены скрытые последствия нарушений в репродуктивном цикле, противодействующие их искусственному воспроизводству. Предложен подход для согласованного составления дифференциальных уравнений выживаемости поколения в раннем онтогенезе с дополнительной функцией, отражающей непостоянство скорости роста рыб.

Ключевые слова: импульсные процессы, мультифакторные графы, структурно-динамические модели экологии, коллапс популяций.

1. Введение

Несмотря на наличие математических методов для выработки оптимальной стратегии ведения промысла при регулируемом уровне изъятия систематически происходят ситуации, определяемые как коллапс рыбных запасов. После стремительного и неожиданного коллапса популяции не восстанавливают исходное обилие очень долго в условиях полного моратория на вылов. Подобные явления происходили у берегов Канады и Норвегии с внезапным исчерпанием нескольких видов крупных рыб, хотя рыболовство было организовано на научных основах статистического прогнозирования и применения имитационного моделирования. Многими авторами отмечается недостаток гибких мультифакторных методов описания взаимодействия экосистемного уровня [8].

Практика применения традиционных популяционных моделей по нашему опыту постоянно лавирует между двумя подводными рифами: ограниченность числа учитываемых параметров по сравнению с набором факторов любой реальной экосистемы; адекватная биологическая интерпретация результатов вычислений с сущностным объяснением наблюдаемых метаморфозов поведения траектории (бифуркаций, трансформаций границ областей притяжения, кризисов аттракторов). В вычислительных моделях функционирования ихтиоценоза многие факторы субпопуляционной дифференциации не учитывались никогда, несмотря на очевидную проблему определения причин отклонения в выживаемости искусственной молоди рыб от ожидаемой величины возврата. В рамках первого этапа междисциплинарного проекта о внутренних механизмах неожиданных для специалистов резких перемен в развитии популяционного процесса мы опишем

¹Работа выполнена в рамках проектов РФФИ: № 14-07-00066, № 15-07-01230 (СПИИРАН).

структурно-динамическую конструкцию взаимодействия факторов на основе знакового графа. Данная форма структуризации рассматривается нами как средство для обоснования гипотез для формирования вычислительных сценариев деградации промысловых видов рыб с длительным жизненным циклом. В основе подхода к анализу скрытых цепочек факторов в управляемой экодинамике мы рассмотрим метод запускаемого из свободных вершин импульсного процесса в конкурирующих контурах графа.

2. Общность динамики коллапса различных биоресурсов

2.1. Три случая внезапной деградации популяций

В начале XX в. уловы осетровых Каспия достигли исторического максимума (порядка 40 тыс. т.), но достаточно быстро и значительно снизились к 1914 г. В 1975 г. была принята стратегия максимизации ежегодного вылова (до 30 тыс. т.) за счет выпуска (≈ 90 млн. шт.) молоди осетровых как основного источника формирования запасов. Господствовало мнение о способности выпуска не только компенсировать, но и превзойти потери в естественном воспроизводстве при гидростроительстве. В результате строительства рыбоводных предприятий для искусственного выращивания молоди к поставленной цели увеличения масштабов выпуска удалось приблизиться. В 1977 г. уловы осетровых вновь вышли к локальному максимуму в размере 27,3 тыс. т., однако затем начали плавно уменьшаться [7]. Далее произошло стремительное падение суммарных уловов по всем трем популяциям ценных рыб (рис. 1, график уловов в тыс. т.).

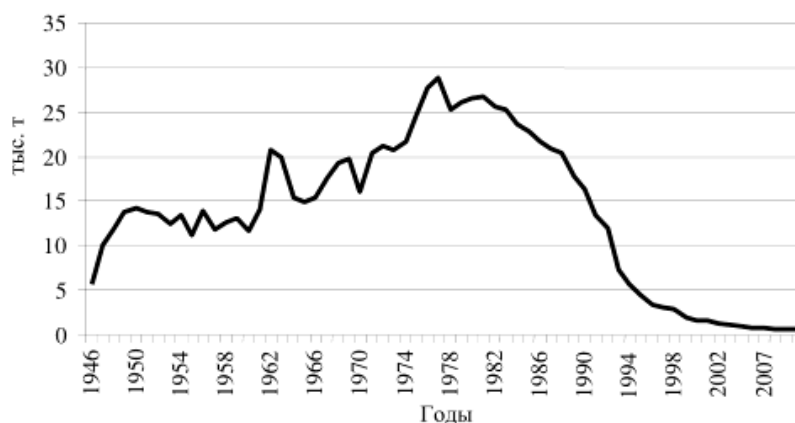


Рис. 1. Динамика сокращения уловов осетровых рыб.

Закончившийся безвозвратной деградацией сценарий развивался немонотонно для двух из трех видов. Только запасы белуги *Acipenser huso* неуклонно последовательно сокращались, так как максимум изъятия белуги отмечался еще на рубеже XIX века. В международной практике внезапно фиксируемый «перелом» популяции состоящей из многих поколений называют астрономическим термином «коллапс» по аналогии с быстрым гравитационным сжатием массивной звезды. Коллапс — необычное последовательное истощение промыслом. Первоначальное падение уловов было приостановлено и эксперты не видели близкой опасности. Для волжской севрюги даже наблюдался незначительный рост, но скоро последовало второе еще более резкое сокращение популяции.

Аналогичные нелинейные аспекты динамики обнаруживаются в известном случае коллапса запасов трески *Gadus morhua* Северо-Западной Атлантики 1992 г. В случае осетровых много говорят о неучтенном изъятии, но Канада вела регулируемый промысел. После пика уловов последовало их снижение до колеблющегося приемлемого уровня и далее через 10 лет резкое неожиданное обнуление (рис. 2, график уловов тыс.т.). За четверть века моратория запасы трески не смогли восстановиться, хотя изначально мораторий вводился на два года. По мнению Майерса [10] к печальным неожиданным последствиям привела систематическая переоценка запаса в промысловых прогнозах, пусть даже изначально допустимая ошибка не казалась значительной.

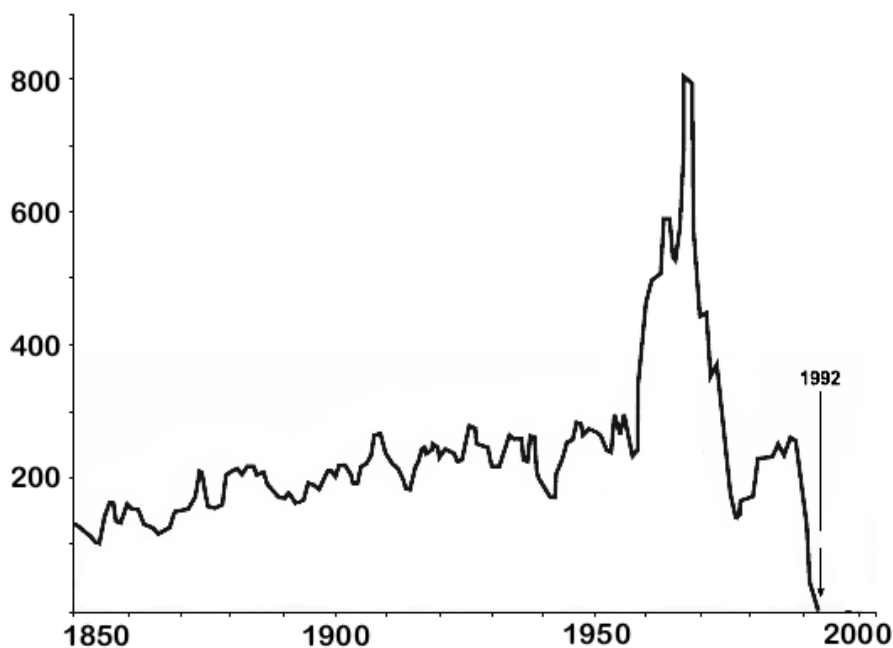


Рис. 2. Развитие сценария коллапса трески *Gadus morhua*.

Аналогично резко в 2003 г. через 6 лет после рекордного вылова из вполне считавшегося благополучным состояния перешла к деградации популяция многочисленной ранее акулы *Lamna nasus* Тихоокеанского побережья (рис. 3, график уловов в т.). Качественная динамика идентична данным по каспийской севрюге *Acipenser stellatus*. Запасы не восстановились за 10 лет, и промысел акулы был окончательно запрещен в 2013 г.

Таким образом, сценарий коллапса запасов крупных рыб имеет сходную последовательность фаз, хотя экология размножения трех видов отличается. Общий методический аспект — переоценка прогнозами эффективности восстановления величины запаса S . Завышение реальных темпов регенерации происходит потому, что все применяемые функции расчета пополнения имеют только один открытый справа интервал $f(S) < S, S > S^*$ где популяция принципиально не способна восстанавливать убыль нерестового запаса.

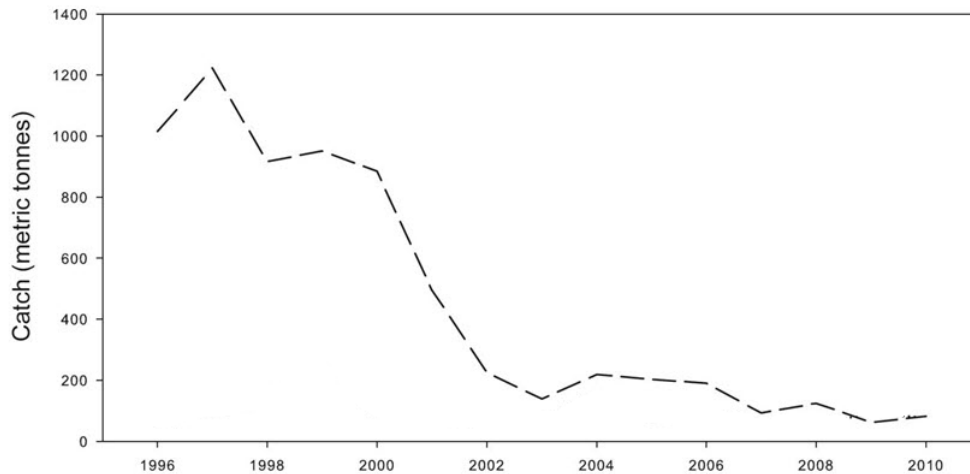


Рис. 3. Развитие сценария коллапса акулы *Lamna nasus*.

2.2. Ограниченность известных моделей в критических случаях

Ни одна из популярных моделей расчета пополнения R в виде функции $R = f(S)$ не может показать временное повышение вылова. Наиболее оптимистична для промысловых прогнозов дробно-линейная модель $f(S) = \alpha S / (\gamma + S)$. Итерации модели Рикера: $R = \alpha S e^{-\beta S}$, $0 < \beta < 1$, $\alpha > 1$ демонстрируют бифуркации аттрактора дискретной траектории $R_{n+1} = \psi(R_n)$ при изменении репродуктивного параметра $\alpha > e^2$. Модель Шеферда [13] в итерационной форме: $R_{n+1} = \alpha R_n / (1 + (R_n/K)^\beta)$, где K — ограниченная емкость экологической ниши, а ответственным за возникновение циклов периода 2^{i+1} (согласно сценарию Фейгенбаума [9]) бифуркационным параметром наоборот является $\beta > 0$, который выражает (как и в модели Рикера) давление совокупности лимитирующих факторов среды. Согласно критериям теоремы Синджера их итерации не предполагают существование альтернативных аттракторов [14], хотя такие аттракторы могут быть нигде неплотными совершенными «канторовскими» множествами.

В реальных расчетах редко ограничивается однопараметрическим случаем. При рассмотрении искусственного выпуска молоди по формуле Рикера: $R_{n+1} = \alpha S_n e^{-\beta S_n} + \mu R_n$ то для нетривиального $R^* \neq 0$ стационарного $R^* = \psi(R^*)$ состояния:

$$R^* = \frac{\ln \alpha / (1 - \mu)}{\beta}$$

критерий устойчивости (собственное значение производной) завит от двух параметров:

$$\frac{d\psi(R^*)}{dR} = (1 - \ln \alpha / (1 - \mu))(1 - \mu).$$

Применявшиеся функции расчета величины ожидаемого пополнения $R = f(S)$ от оцененного запаса S обладают единственным пересечением с биссектрисой координатного угла (геометрическим местом стационарных точек). Поиск объяснения существованию дополнительных пороговых равновесий есть цель применения графовых формализаций.

2.3. Разрешение противоречий в оценках факторов

Сейчас промышленный лов осетровых запрещен, что оказалось крайне запоздалым решением. В 2010 г. популяции размножающихся в Волге осетровых попали в «Красную книгу». Необратимая деградация не признавалась даже в некоторых современных оценках. Осетровые очень долго выдерживали высокий процент изъятия $h > 0.6$, и казалось, что это неотъемлемое свойство семейства крупных видов рыб.

Неоднократно проводилась переоценка реальной величины промыслового возврата от искусственного воспроизводства. Получение достоверной оценки представляет непреодолимую сложность. Подтверждено, что изначально заложенный в планах 1970-х гг. единый коэффициент промыслового возврата заводской молоди в размере 3% оказался завышенным ожиданием. В 1989 г. коэффициенты определялись: для осетра 1,2%, севрюги 1%, белуги 0,1%. В 1998 г. для осетра он был оценен 0,7%, севрюги 0,83%, белуги 0,07%. Оценка динамики снижения реальной выживаемости на ранних этапах жизненного цикла рыб необходима при планировании мер по сохранению не восстанавливающихся самостоятельно популяций. Интересен анализ причин невыполнения прогнозов 70-х гг. в сопоставлении с динамикой экосистемных изменений, на фоне которых определялась величина допустимого вылова по методам учета запаса, допускающих возможность систематической ошибки.

Влияние водности половодья противоречиво оценивается специалистами [3]. При отмеченных противоречиях водность считалась ихтиологами ведущим фактором в формировании промысловых запасов и закладывалась при расчетах промысловых прогнозов [2]. В маловодные годы коэффициент промысловой смертности севрюги h достигал 0,89, недавно рассчитанная по принципу репродуктивной изменчивости допустимая убыль не превышает $0,2 (h = 0,186)$ [4]. Оптимальным в 1982 г. полагали изъятие $h = 3/5$ от запаса [6]. Малочисленность поколений за маловодные годы объясняется чрезмерной эффективностью промысла идущих на нерест рыб. Маловодный период Волги 1930-х гг. не привел к критическим последствиям для запасов осетровых. В 1950-60 гг. наблюдался умеренный рост уловов [5], что говорит о преобладающем факторе промысловой смертности нерестовой части запаса, но не объясняет переоценку возможностей искусственного воспроизводства.

Из исторических сведений о промысле известно, что XIX веке три популяции осетровых были более многочисленны, чем в начале регулярного тралового учета в 1968 г. Эволюционно сложившаяся репродуктивная стратегия осетровых рыб, выразившаяся в существовании сезонных рас и длинных миграционных путях, позволяла поддерживать высокую биомассу рыб при относительно небольшой кормовой биомассе. Отметим, на фоне деградации осетровых уловы их пищевых конкурентов аналогично уменьшались, что не укладывается в выводы из известной системы уравнений для конкурирующих за один ресурс двух ограниченных популяций [11].

3. Реализация импульсного процесса

Для адаптивного трансформирования оценок в структуры с качественным выражением взаимодействий развиваются методы анализа орграфов со взвешенными дугами в специализированных информационных средах [1].

Задача анализа структурной динамики предполагает вариативную формализацию рассматриваемой гипотезы о функционировании системы в виде знакового орграфа, вер-

пинам которого сопоставляются выделенное множество факторов, а ребрам знаки «−» и «+». В результате мы можем перейти к сравнительному рассмотрению альтернативных сценариев нарушения функционирования системы при пошагово распространяющемся внешнем воздействии.

Ребрам можно сопоставить веса, если определить универсальную шкалу взаимодействий для всей рассматриваемой ситуации: $\langle -u_{max}, \dots, u_0, \dots, +u_{max} \rangle$. При построении экологической графовой модели необходимо чрезвычайно подробно изучить причинно-следственный комплекс связей. В отличие от моделей в виде уравнений, задача которых вычислять по фиксированным правилам и начальным условиям через промежуток времени $[0, \tau]$ итоговые соотношения величин, оргграф есть наглядный результат субъективного аналитического сопоставления и обсуждения. Для экологических задач перспективны модификации методологии применения мультифакторных структурных графов, позволяющих на качественном уровне формализовать ситуацию в виде множества концептов и направлений передачи воздействия по различным путям [12].

Формализм взвешенных знаковых графов является расширением представления оргграфа с множеством вершин и ребер $G(Y, E)$, которое дополняется множеством параметров вершин V . Каждой вершине y_i ставится в соответствие безразмерный параметр-концепт $v_i \in V$ и функционалом преобразования дуг $F(V \times V, E)$, который определяет в соответствие дуге оргграфа $-/+$ вес.

Функционал преобразования в общем виде определим следующим образом:

$$F(v_i, v_j, e_{ij}) = \begin{cases} +u_{ij} & \text{если при увеличении } v_i \text{ следует возрастание } v_j \\ -u_{ij} & \text{если при увеличении } v_i \text{ следует уменьшение } v_j \end{cases} \quad (1)$$

где u_{ij} может принимать значения из конечного множества B ; при рассмотрении только знака влияния между вершинами $B = \{-1, 1\}$.

Естественно рассматривать последовательные изменения заданных изначально значений параметров, соответствующих вершинам, как импульсные процессы в дискретном времени. Импульс $p_j(n)$ определим через изменение значения параметра вершины v_j в момент $n > 0$:

$$p_j(n) = v_j(n) - v_j(n - 1).$$

После запуска импульсного процесса значение параметра вершины будет изменяться:

$$v_i(n + 1) = v_i(n) + \sum_{j=1, j \neq i}^N F(v_i, v_j, e_{ij}) p_j(n). \quad (2)$$

Очевидно, что актуальные выводы и значимые гипотезы можно строить, рассматривая импульсные процессы в оргграфах с замкнутыми путями. Для нас интерес представляет не абсолютное условное значение в вершинах, а сравнение их изменений «пульсаций» $\Delta_n v_i$ относительно начального $v_i(0)$ за фиксированное число шагов. С учетом изложенных кратких рассуждений для отбора множества факторов сформируем для импульсного анализа структурный граф для проблемы эффективности восстановления осетровых рыб.

4. Пример графа для проблемы коллапса

Ретроспективный анализ промысловой статистики и экспертных оценок позволил составить множество основных концептов, в том числе пригодных для запуска импульсов из вершин. Эмпирическая рекомендация для размеров графа: не менее десяти, но не более пятнадцати вершин. В качестве концептов, определяющих процессы в экосистеме Каспия и влияющих на динамику запасов осетровых рыб, определим следующие 12 обсуждавшихся специалистами природных и антропогенных факторов и поставим их в соответствие вершинам орграфа $G(Y, E, V)$:

v_1 – объем нерестовой части стада осетровых рыб; v_2 – доля годового пополнения молоди; v_3 – естественная (компенсационная) убыль поколения; v_4 – благоприятность условий полового созревания; v_5 – удельная эффективность естественного воспроизводства; v_6 – масштабы искусственного выпуска; v_7 – уровень промысловой эксплуатации рыбных биоресурсов; v_8 – биомасса доминирующего вида кормового бентоса; v_9 – обеспеченность кислородом кладок икры на нерестилище; v_{10} – величина трансгрессии Каспийского моря; v_{11} – состояние популяций рыб-антагонистов осетровых; v_{12} – доступная протяженность путей нерестовой миграции.

Из сопоставления данных наблюдений, анализа литературы об историческом развитии экосистемы и оценки ряда экспертных мнений удалось сформировать орграф, включающий соответствующие концептам 12 вершин. Множество направленных дуг отражает знак и действенность влияния (рис. 4). В функционале преобразования будет задано четыре вида передачи влияния: $B = \{-1, -0.5, 0.5, 1\}$ по два для дуги «+» (на рис. 4 пунктирная дуга) и «-» (показана сплошной дугой).

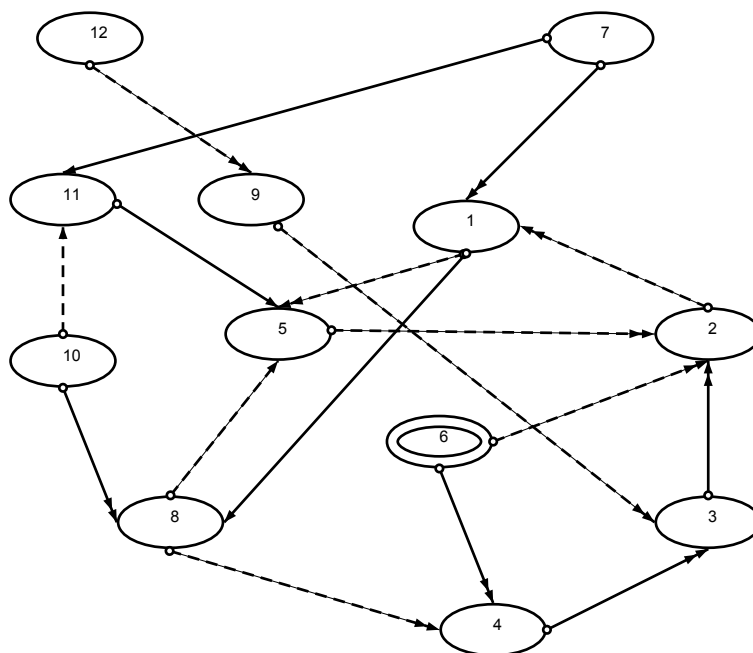


Рис. 4. Структурный граф проблемы коллапса волжских популяций.

Разумно предположить, что представленное дугами качественное влияние разнится

не только по своей природе как «антропогенное» или «естественное», но и по выраженности/продолжительности. Имеет смысл охарактеризовать в экологии условно «сильное» и «слабое» взаимодействие. Негативное действие промысла и естественных сдвигов уровня моря на биоресурсы различны и по скорости и по вкладу, потому влияние $F(v_{10}, v_{11})$ определено как «слабое» с $u = -0.5$, на рис. 4 с одним наконечником стрелки у дуги. «Сильное» передано дугой с двумя наконечниками. Преимущества компьютерной среды позволяют реализовать сравнительный перебор сценариев расположения дуг и отбросить заведомо не согласующиеся. Матрица весов когнитивного орграфа 12×12 имеет вид:

$$\begin{vmatrix} 0 & \infty & \infty & \infty & +1 & \infty & \infty & -0.5 & \infty & \infty & \infty & \infty \\ +1 & 0 & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty \\ \infty & -1 & 0 & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty \\ \infty & \infty & -1 & 0 & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty \\ \infty & +1 & \infty & \infty & 0 & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty \\ \infty & +1 & \infty & -1 & \infty & 0 & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty \\ -1 & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & 0 & \infty & \infty & \infty & -1 & \infty \\ \infty & \infty & \infty & +1 & +0.5 & \infty & \infty & 0 & \infty & \infty & \infty & \infty \\ \infty & \infty & +1 & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & 0 & \infty & \infty & \infty \\ \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & -1 & \infty & 0 & +0.5 & \infty \\ \infty & \infty & \infty & \infty & -0.5 & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & 0 & \infty \\ \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & \infty & +1 & \infty & \infty & 0 \end{vmatrix}$$

Вершины разделим на зависимые и свободные от влияния других концептов, таких как величина промыслового изъятия и колебания уровня моря. Объем искусственного воспроизводства мы должны определить свободным концептом, иначе дуга $\{v_1, v_6\}$ сделала бы импульсный процесс банальным. Однако, в обсуждении мы должны помнить, что масштаб выпуска неминуемо будет сокращаться из-за нехватки пригодных для рыболовных целей производителей при малочисленности нерестовой части популяции – так после деградации возможности по управлению биоресурсами резко снижаются. В сценарии мы считаем, что интенсификация промысла v_7 влияет и на осетровых, и на популяции их антагонистов v_{11} .

Импульсные процессы для графа нужно запускать из антропогенно обусловленных свободных концептов v_6 (на рисунке выделена как стартовая сдвоенным очертанием) или v_7 . Имеющие общую вершину контуры орграфа будем называть конкурирующими. Именно в таких последовательностях кроются интересные аспекты для анализа.

5. Обсуждение структурной динамики причин коллапса

На основе оценки несинхронности пульсаций значений v_4, v_2 , входящих в конкурирующие контуры орграфа, сформирована гипотеза о дополнительной неявной обратной связи. В известных моделях воспроизводства изначально акцентировалась только конкуренция. Мы полагаем, присутствует еще один нелинейный процесс, влияющий на скорость убыли численности поколения — темп роста молоди. Должно существовать некоторое естественное ограничение (пороговое значение веса), после которого действие неблагоприятных факторов, увеличивающих смертность молоди, должно резко уменьшаться. Характер регулярного колебания значения v_3 , синхронизированного с v_6 , предсказывает, что темп роста в свою очередь должен находиться в обратной зависимости от

пищевых потребностей при увеличении плотности партий молоди.

Второе значимое предположение заключается в том, что существует предел процентного приращения численности нерестового запаса, который можно получить в предположении о неограниченном возрастании объемов выпуска. Достаточно долго обсуждался выбор оптимального веса для искусственно выпускаемой молоди, который при минимизации затрат на выращивание обеспечивал бы желаемый промысловый возврат. Был установлен средний вес 3 г., но выдвигаются аргументы по его наращиванию, потому как результаты промыслового возврата оказались скромнее ожидаемых. Навеска/возраст выпускаемой молоди является параметром, которым можно адаптировать технологию искусственного воспроизводства.

5.1. Концепция разработки моделей воспроизводства

Взаимосвязь скорости роста и убыли текущей численности $N(t)$ можно отразить системой дифференциальных уравнений. Для этого необходимо в ОДУ особым способом формализовать особенности развития, связанные с метаморфозами в раннем онтогенезе рыб. Для осетровых рыб значительное время занимает период эндогенного и смешанного питания за счет относительно крупного желточного мешка. Скорость роста $w(t)$ скачкообразно изменяется и зависит от внешнего окружения, и нам интересна зависимость скорости роста в связи с плотностью скопления молоди. Вопрос о влиянии скученности поколения $\hat{N}(t)$ на прирост молоди w оказался не однозначен по имеющимся литературным данным. В первом приближении давление конкуренции при повышении плотности оценивалось нами как обратная дробно-степенная связь, приводящая к дифференциальному уравнению вида:

$$\frac{dw}{dt} = \mu N^{-k}(t), 0.5 < k < 1$$

Различные эксперименты говорят о непропорциональной и более того — о немонотонной связи $w(t) \iff \hat{N}(t)$ распределения навески с плотностью посадки молоди. Сведения о сдвиге влево максимума весового распределения молоди при разреженной плотности казались нам нелогичны, но могут быть объяснены из коллективных поведенческих реакций. Мы можем математически согласовать их с альтернативными данными, показавшими, что при снижении плотности посадки в прудах при высоком уровне выживаемости молодь осетровых имеет минимальные коэффициенты вариации массы. Для учета вносимого отклонения в ожидаемые темпы развития мы предлагаем воспользоваться зависимостью $g(N)$, $g(0) = 0$ с двумя экстремумами; масштабирующим коэффициентом z ; показателями b, ρ для учета давления численности молоди в водоеме на темпы ее развития.

$$g(N) = \frac{N}{z \exp(-bN(Pe^{-\rho N} + 1))} \quad (3)$$

Минимум будет соответствовать оптимальным значениям скопления молоди.

В дальнейшей реализации Проекта из предложенного вида зависимости можно получить расчет отклонения $\Delta w(t) = \sqrt{(w(t) - W(t))^2}$, (отклонение в уравнении убыли всегда должно быть положительным значением) оказываемое плотностью скопления на темп «свободного» роста $\omega(t)$, которые можно задать из подходящих известных уравнений роста гидробионтов. Например, феноменологическое уравнение, предложенное Бер-

таланфи для результирующего действия анаболизма и катаболизма:

$$\frac{dW}{dt} = \eta \sqrt[3]{W(t)\zeta} - kW(t)^\sigma, W(0) = W_0 \quad (4)$$

Решение (4) записывается для распространенного случая, если вклад катаболизма линеен $\sigma = 1$, а анаболизм для рыб соответствует показателю степени $\zeta = 2$:

$$W_t = \left(\eta/k \sqrt[3]{\eta/k - W_0^{1/3}} \exp(-kt/3) \right)^3$$

Описание выживаемости группы особей до начала нереста возможно дифференциальным уравнением на ограниченном временном интервале $[0, T]$ от начальной численности $N(0) = \lambda S$ (λ — средняя плодовитость репродуктивной группы), определяющего скорость убыли относящегося к одной из субпопуляционных группировок поколения. Предположим из анализа графа, что увеличение отклонения в развитии $\Delta w(t)$ от нормального уровня ухудшает выживаемость. Под влиянием плотности могут находиться только когорты молоди от размножавшихся синхронно групп производителей то допустимы два варианта записи уравнения скорости убыли. В общем виде уравнение убыли должно включать факторы:

$$\frac{dN}{dt} = -N(t)F(\Delta w(t), N(0)), \quad (5)$$

где включение в правую часть (5) значения $N(0)$ отражает реакцию хищников и паразитов на начальное скопление. Методом последовательного решения задач Коши для системы уравнений можно в дальнейшем получить функциональную зависимость величины итогового пополнения $R = N(T)$ от исходной численности запаса $N(T) = \psi(S)$, $S \in \mathbb{Z}^+$ с учетом преимущества в воспроизводстве одной из репродуктивных групп. Альтернативный вариант действия скрытого контура обратной связи в том, что отклонение в развитии группы особей действует через растягивание $T(w)$ для нефиксированного временного интервала уязвимости $[0, T(w)]$.

Список цитируемых источников

1. Авдеева, З. К., Коврига, С. В. Когнитивный подход в управлении // Проблемы управления. — 2007. — №3. — С. 2–8.
Avdeeva, H. K., Kovriga, S. V. (2007). Cognitive approach in the control science (in Russian). *Problemy upravleniya* [Problems of control] 3, 2–8.
2. Гутенева, Г. И., Иванова, Л. А. Эффективность естественного размножения и биологическая характеристика производителей персидского осетра *Acipenser persicus* Borodin в условиях зарегулированного стока Волги // Вестник АГТУ. — 2015. — №4. — С. 15–23.
Guteneva G. I., Ivanova L. A. (2015). The effectiveness of natural reproduction, and biological characteristics of manufacturers of Persian sturgeon *Acipenser persicus* Borodin in a regulated flow of the Volga (in Russian). *Vestnik AGTU* [Herald of ASTU], 4, 15–23.
3. Гутенева, Г. И. и др. Влияние волжского стока на естественное воспроизводство осетровых рыб // Рыбное хозяйство. — 2015. — №3. — С. 103–105.
Guteneva, G. I. et al. (2015). The impact of the Volga runoff on natural reproduction of sturgeon (in Russian). *Rybnoe hozyaystvo* [Fish industry], 3, 103–105.

4. *Лепилина, И. Н., Довгопол, Г. Ф.* Оценка влияния водности на миграцию осетровых рыб в Каспийском бассейне // межвуз. сб. науч. ст. АИСИ. — 2013. — №2. — С. 32–39.
Lepilina I. N., Dovgorol G. F. (2013). Assessing the impact of water content on the migration of sturgeons in the Caspian Sea. *Sbornik nauchnykh statey AISI [Intercollege collection of scientific proceedings AISI]*, 2, 32–39.
5. *Рубан, Г. И., Ходоревская, Р. П., Шатуновский, М. И.* Динамика популяций белуги, русского осетра и севрюги в условиях запрета их коммерческого лова в Волго–Каспийском бассейне // Вопросы рыболовства. — 2015. — №3. — С. 269–278.
Ruban, G. I., Khodorevskaya, R. N., Shatunovskii, M. I. (2015). The dynamics of populations of beluga, russian sturgeon and stellate sturgeon in the conditions of the prohibition of commercial fishing in the Volga–Caspian basin (in Russian). *Voprosy rybolovstva [Problems of Fisheries]*, 3, 269–278.
6. *Сливка, А. П., Павлов, А. В.* Биологические основы изменения режима промысла осетровых (Acipenseridae) в дельте Волги // Вопросы ихтиологии. — 1982. — №5. — С. 738–745.
Slivka, A. N., Pavlov A. V. (1982). Biological basis of regime change fishing of sturgeon (Acipenseridae) in the delta of the Volga (in Russian). *Voprosy ichtiologii [Journal of Ichthyology]*, 5, 738–745.
7. *Ходоревская Р. П., Рубан Г. И., Павлов Д. С.* Поведение, миграции, распределение и запасы осетровых рыб Волго–Каспийского бассейна. — М.: КМК, 2007. — 242 с.
Khodorevskaya R. N., Ruban G. I., Pavlov A. C. (2007). Behavior, migration, distribution and stocks of sturgeon of the Volga–Caspian basin (in Russian). Moscow: KMK.
8. *Jeffers J.* An introduction to systems analysis: with ecological applications. — London.: Edward Arnold, 1978. — 198 с.
9. *Feigenbaum M.* Universal behavior in nonlinear systems // *Physica D*. — 1983. — Vol.7. — P. 16–39.
10. *Myers R.* Why do Fish Stocks Collapse? The Example of Cod in Atlantic Canada // *Ecological Applications*. — 1997. — №7. — P. 96–106.
11. *Perevaryukha A. Y.* Cyclic and unstable chaotic dynamics in models of two populations of sturgeon fish // *Numerical Analysis and Applications*. — 2012. — Vol.5. — P. 254–264.
12. *Roderts F.* Discrete mathematical models, with applications to social, biological, and environmental problems. — Englewood Cliffs.: Prentice-Hall, 1976. — 559 с.
13. *Shepherd J.* A versatile new stock-recruitment relationship for fisheries and construction of sustainable yield curves // *ICES Journal of Marine Science*. — 1982. — Vol.40. — P. 67–75.
14. *Singer D.* Stable orbits and bifurcations of the maps on the interval // *SIAM journal of applied math*. — 1978. — Vol.35. — P. 260–268.

Получена 12.11.2015