

## МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ БИОГЕННОЙ НАГРУЗКИ ПРИ ОЦЕНКЕ ЭФФЕКТИВНОСТИ ВОСПОЛНЕНИЯ БИОРЕСУРСОВ

**В. В. Михайлов<sup>а</sup>**, доктор техн. наук, профессор

**А. Ю. Переварюха<sup>а</sup>**, канд. техн. наук, старший научный сотрудник

<sup>а</sup>Санкт-Петербургский институт информатики и автоматизации РАН, Санкт-Петербург, РФ

**Постановка проблемы:** внезапное истощение биоресурсов на фоне мнимого благополучия является важной и не решенной проблемой. Этим определяется актуальность разработки методов математического моделирования, позволяющих прогнозировать состояние биоресурсов с учетом взаимодействия комплекса факторов среды в серии вычислительных экспериментов. **Цель:** построение комплекса моделей для исследования динамики популяций промысловых рыб при изменении трофического статуса водоема. **Методы:** синтез дискретных компьютерных моделей экосистем озер и модели динамики популяций рыб с учетом свойственных их жизненному циклу экологических метаморфозов, что дает возможность организовать совместное использование моделей в сценарных экспериментах. **Результаты:** сформирована комплексная модель, связывающая блок динамики биогенных элементов, влияющих на выживаемость поколения при прохождении интервала уязвимости в онтогенезе рыб, с блоком динамики численности популяций, в котором указанное влияние отражено. Структура вычислительной модели динамики убыли поколений на интервале ювальной уязвимости представлена предикативно-переопределяемой системой дифференциальных уравнений и системой уравнений в конечных разностях, описывающих изменение концентраций азота и фосфора, продукционных показателей и прозрачности воды в среднегодовом усреднении. **Практическая значимость:** модель может быть применена для прогнозирования численности и видового состава рыбного населения водоемов при изменении их трофического статуса и выбора рациональной стратегии эксплуатации промысловых ресурсов.

**Ключевые слова** — динамическая система, фазовый портрет, аттракторы, трофическое состояние, жизненный цикл рыб, сценарный подход.

### Введение

В цикле работ мы последовательно совершенствуем возможности применения сценарного подхода и вычислительных моделей динамики популяций, которым свойственны выраженные комплексные эколого-физиологические метаморфозы. В работе [1] была предложена математическая формализация влияния темпов развития осетровых Каспия на итоговую выживаемость численности пополнения при установленной нерациональной стратегии эксплуатации запасов. Развиваемый подход к сценарным моделям предназначен для анализа критических режимов существования важных промысловых популяций.

Общей задачей исследований является анализ вычислительных модельных сценариев смены фаз и факторов при исчерпании биоресурсов или ускоренном размножении. Мы успешно рассмотрели факторы внутривидовой конкуренции за медленно возобновляющиеся ресурсы, действие которой на темпы роста немонотонно может зависеть от численности группы особей. Если для общего жизненного цикла большинства костистых рыб накопление биомассы удовлетворительно описывается семейством сигмоидных кривых, получаемых из балансового уравнения Бергаланффи, то для важного интервала наибольшей уязвимости на ранних этапах развития

прирост невозможно описать одним уравнением. Система предикативно переопределяемых дифференциальных уравнений динамики убыли поколений исходно предполагала раздельную формализацию изменений факторов смертности, связанных с плотностью скопления, и прочих, не зависящих от плотности. Если условия протекания физиологических процессов остаются постоянными, то в модели учет влияния внешних факторов не повлияет на итоговые выводы, так как действует математическое понятие о топологической эквивалентности устойчивых многообразий. Большой интерес представляют сценарии с целенаправленно меняющимися факторами. Количественные изменения концентраций биогенных элементов и первичной продукции водоема могут вызывать появление топологически неэквивалентных фазовых портретов динамических систем, как это происходит при некоторых бифуркациях асимптотически устойчивых стационарных состояний траектории или изменениях границ области притяжения при сосуществовании альтернативных аттракторов.

Для подобной задачи перспективно в вычислительную модель выживаемости молодежи инкапсулировать выходные переменные блока расчета биогенных элементов посредством оригинальной формализации темпов развития как механизма опосредованного влияния.

### Градации трофического состояния среды

Принято классифицировать водоемы по их биологической продуктивности в зависимости от трофического статуса, определенного уровнем содержания биогенных элементов, как дистрофные, олиготрофные, мезотрофные и эвтрофные — наиболее насыщенные органикой. Однако далеко не всегда обилие питательной среды — это положительный фактор для биоразнообразия. Вообще, показатель эвтрофирования экосистемы озера и биоразнообразия его населения не имеют прямой связи. Каждому уровню эвтрофирования водоема соответствует свой набор доминирующих видов живых организмов, отличных от видов, характерных для водоемов как с более высоким, так и более низким уровнем трофности. Количество видов рыбного населения и общая биомасса могут увеличиваться или уменьшаться, но к проблеме биоразнообразия это отношения не имеет. Антропогенная эвтрофикация вплоть до критического гипертрофного состояния становится одной из актуальных проблем для замкнутых экосистем при антропогенной нагрузке [2]. Для Волго-Каспийского региона проблема эвтрофикации и летнего цветения воды является весьма острой. Масштабность данного явления иллюстрирует приведенный в Википедии спутниковый снимок акватории всего Северного Каспия.

Отдельное моделирование динамики внешних факторов предполагает анализ реальных происходящих процессов в трофической цепи водоема. Существует большое количество моделей, описывающих продукционные процессы в водных экосистемах. Условно их можно разделить на детальные экосистемные и обобщенные. В моделях первого типа имитируются трофические цепи, включающие организмы фито- и зоопланктона, фито- и зообентоса, потоки детрита, его накопления в донных отложениях, выедания бентосом и разложения бактериальным сообществом водоема. Из химических элементов в моделях, как правило, учитываются фосфор и азот (в некоторых случаях кремний), лимитирующие образование первичной продукции. Представленные в модели балансы и круговороты минеральных соединений азота и фосфора с учетом внешних поступлений, выноса с водным стоком, захоронений в донных осадках (главным образом, соединений фосфора) и выделения в атмосферу (азота в газообразной форме и метана) позволяют исследовать динамику концентрации биогенных элементов в водной толще, изменение продукционных показателей и уровня трофности водоема. Сложность в использовании подобных моделей связана с необходимостью верификации параметров компонент экосистемы. Параметрическая верификация — нетривиальная задача, нерешаемая вычислительными алгоритмами, и требует специаль-

ных экспедиционных исследований и обработки неполных данных.

В обобщенных (интегральных) моделях отображается динамика потоков биогенных элементов без их трофической детализации. Это позволяет существенно упростить процедуру верификации моделей, исключив во многих случаях необходимость проведения дополнительных натурных исследований. Полученные путем моделирования данные о концентрации биогенных элементов могут быть инкапсулированы в модель развития молоди анадромных видов рыб для анализа топологических характеристик фазовых портретов динамических систем, о чем в этой статье было заявлено ранее.

Для моделирования эффективности воспроизводства популяций рыб будем использовать интегрированную модель экосистемы озера, разработанную в Санкт-Петербургском институте информатики и автоматизации РАН. Совместно с Хефэйским институтом интеллектуальных машин Академии наук Китая модель была адаптирована и применена для анализа и прогнозирования состояния озера Чао (провинция Анху, Китай) [3]. Ситуация озера Чао представляет интерес для нашей основной задачи совершенствования математических методов описания репродуктивного цикла анадромных рыб, так как отражает его основные особенности как модельного эталонного объекта условий раннего нереста: малую глубину и высокую проточность, низкую прозрачность, связанную с ослаблением света частицами донных отложений, относительно низкую величину интегральной первичной продукции. По данным 1987–1990 гг. трофическое состояние озера соответствовало мезоэвтрофному типу. К 1994 г. трофический уровень озера повысился до гипертрофного, что привело к качественным изменениям процессов высвобождения минерального фосфора из донных отложений при дефиците кислорода с угнетением аэрофильных видов. В дальнейшем, в связи с повышением внимания к охране природной среды в Китае и вводом очистных сооружений, фосфорная нагрузка стала снижаться и к 2000 г. вернулась к уровню 1987 г. Состояние экосистемы озера по большинству показателей стало соответствовать эвтрофному типу.

### Концептуальная формализация круговорота биогенных элементов

Принципы моделирования цикла круговорота органических веществ, направление «трофодинамики» были заложены работами ленинградской научной школы Г. Г. Винберга [4], изучавшего аспекты скорости образования первичной продукции водоемов, имевших различный трофический статус. Разработанная нами модель

экосистемы озера относится, по терминологии П. М. Хомякова [5], к классу интегральных моделей. Особенность данного класса моделей состоит в использовании известных и принятых научным сообществом эмпирических зависимостей, построенных по массовым данным и связывающих те или иные переменные модели при соблюдении законов сохранения материальных субстанций. В нашем случае известные в лимнологии эмпирические зависимости [6, 7] были применены для расчетов концентрации хлорофилла и первичной продукции по среднегодовой концентрации общего фосфора. Формулы, описывающие процессы образования детрита, его минерализации в водной толще и оседания на дно также были построены на основе массовых данных для озер разного трофического статуса и глубины [8]. Причем при выводе формул использовался динамический подход, учитывающий биологическую специфику указанных процессов. Модель донных отложений описывает динамику трех форм фосфора: органического, минерального фосфора порового раствора и сорбированного с использованием соотношений реакций первого порядка. Для азота учитывается его присутствие в органической и минеральной формах.

Количество азота и фосфора, заключенного в годовой первичной продукции и перешедшего в результате деструкции в минеральную форму, — это условные величины, характеризующие в модели интенсивность биологического круговорота. Однако разность величин годовой продукции и деструкции соответствует реальной величине захоронения органического вещества в донных отложениях, используемой при расчете баланса азота и фосфора и характеризующей роль биоты в осадконакоплении.

Модель представлена в виде системы уравнений в конечных разностях. Шаг счета в модели определяется свойствами эмпирических зависимостей и равен одному году. Уменьшить шаг счета и выполнить предельный переход к системе дифференциальных уравнений здесь принципиально невозможно. Расчет продукционных показателей экосистемы озера ведется по среднегодовой концентрации общего фосфора. Поэтому при подведении балансов предыдущего года и подготовки исходных данных для очередного шага счета используются данные о биогенной нагрузке также очередного (но не предыдущего) года.

### Блок динамики биогенных элементов

Исходя из рассмотренной ранее лимнологической характеристики объекта, в агрегированный модельный блок целесообразно включить перечисленные далее показатели трофического состояния, динамически связанные на основе эмпирически определенных функциональных за-

висимостей. Агрегированную модель разделим на функциональные сегменты.

I. Концентрация хлорофилла  $CHL$ ; прозрачность  $S$ ; первичная продукция в оптимальном по освещенности слое  $A_{opt}$ ; среднесуточная  $AD$  и годовая  $AY$  интегральная первичная продукция, где  $VEG$  — время вегетации:

$$CHL = 0,28 \cdot TP_s^{0,96}; A_{opt} = 30,6 \cdot CHL^{0,927};$$

$$S_1 = 5,7 \cdot CHL^{-0,44}; E_1 = \ln(0,05) / S_1;$$

$$E_2 = 1 / (k_1 \cdot Z^{k_2} + 1); E_S = E_1 + E_2;$$

$$S = \ln(0,05) / E_S; AD = A_{opt} \cdot S;$$

$$AY = AD \cdot VEG.$$

При расчете прозрачности воды отдельно учитывали ослабление света планктонно-детритной взвесью и частицами донных отложений, поступивших в воду в результате взмучивания. Для первой составляющей первоначально по эмпирическим формулам [6] рассчитывается прозрачность воды  $S_1$  и определяется коэффициент ослабления света  $E_1$ . Зависимость коэффициента ослабления света взвесью частиц донных отложений  $E_2$  от глубины озера  $Z$  задана в форме обратной степенной функции. Входящие в нее параметры  $k_1$  и  $k_2$  подбираются по данным о сезонных изменениях прозрачности, глубины озера и ослаблении света планктонно-детритной взвесью. Величины  $E_1$  и  $E_2$  суммируются для получения полного коэффициента ослабления света  $E_S$ . Далее определяется прозрачность воды  $S$  и интегральная первичная продукция.

II. Седиментация детрита  $CRD$ . Здесь  $V$  — скорость осаждения детрита, м/сут;  $\tau_i, \alpha_i$  — постоянная времени разложения, сут, и доля лабильной, промежуточной и консервативной фракции детрита:  $\tau_1 = 1, \tau_2 = 20, \tau_3 = 365, \alpha_1 = 0,15, \alpha_2 = 0,8, \alpha_3 = 0,05, V = 0,175$ .

При  $Z > 2S$ :  $CRD =$

$$= \sum_{i=1}^3 0,5 \cdot A_{opt} \cdot V \cdot \tau_i \cdot \alpha_i \cdot (1 - \exp(-Z / (V \cdot \tau_i)));$$

$$\text{при } Z > 2S: CRD = \sum_{i=1}^3 0,5 \cdot A_{opt} \cdot V \cdot \tau_i \cdot \alpha_i \times \\ \times (1 - \exp(-Z / (V \cdot \tau_i))) \cdot \exp(2 \cdot S - Z) / (V \cdot \tau_i);$$

$$CR = CRD \cdot VEG.$$

III. Седиментация азота  $NR$  и фосфора  $PR$  в составе детрита, где  $cn, cp$  — соотношение углерод-азот и углерод-фосфор в детрите:

$$NR = CR / cn; PR = CR / cp.$$

IV. Минерализация органического азота  $STN$  и фосфора  $STP$ ; коэффициент минерализации  $k1 = 0,4$ ;  $NRR$ ,  $PRR$  — количество органического азота и фосфора, поступающее в активный слой отложений:

$$STN = NR \cdot k1; STP = PNR \cdot k1;$$

$$NRR = NR - STN; PRR = PR - STP.$$

V. Минерализация и захоронение органического азота ( $NORGM$ ,  $NORGZ$ ) и фосфора ( $PORGM$ ,  $PORGZ$ ) активного слоя отложений;  $NORG$ ,  $PORG$  — количество органического азота и фосфора в активном слое;  $k2 = 0,017$ ,  $k3 = 0,0066$ :

$$NORGM = NORG \cdot k2; NORGZ = NORG \cdot k3;$$

$$PORGM = PORG \cdot k2; PORGZ = PORG \cdot k3.$$

VI. Отдельно проведем расчет и внесение поправок в коэффициент выноса фосфора в воду  $k4$  и коэффициент десорбции  $k5$ . Нас интересует расчет выноса в воду  $PPMV$ , где сорбция  $PPMS$  минерального фосфора порового раствора  $PPM$ , десорбция  $PSDS$  и захоронение  $PSS$  сорбированного фосфора  $PS$  активного слоя донных отложений. Важнейшая характеристика  $PLIM$  — граничное значение содержания органического вещества (в долях фосфора) в донных отложениях, при котором наступает дефицит кислорода. Установлено  $k4 = 0,045$ ,  $k5 = 0,002$ ,  $k6 = 0,1$ ,  $k7 = 0,0065$ .

Алгоритмически для расчета поправок применим схему

$$kkk = 0;$$

$$\text{if } (PORG + PR) > PLIM,$$

$$kkk = (PORG + PR - PLIM);$$

$$k4 = 0,045 + k4 \cdot kkk; k5 = 0,002 + k5 \cdot kkk;$$

end

и рассчитаем вынос биогенов уже с поправками:

$$PPMV = PPM \cdot k4; PPMS = PPM \cdot k6;$$

$$PSDS = PS \cdot k5; PSS = PS \cdot k7.$$

VII. В заключительном сегменте модели определим общее выделение минеральных соединений азота  $NVV$  и фосфора  $PVV$  в воду. Пересчет органического, минерального и сорбированного фосфора и органического азота активного слоя донных отложений для следующего шага счета рассчитывается линейно:

$$NVV = STN + NORGM; PVV = STP + PPMV.$$

$$NORG(t + 1) =$$

$$= NORG(t) + NRR - NORGM - NORGZ;$$

$$PORG(t + 1) = PORG(t) + PRR - PORGM - PORGZ.$$

$$PPM(t + 1) =$$

$$= PPM(t) - PPMV - PPMS + PORGM + PSDS;$$

$$PS(t + 1) = PS(t) - PSDS - PSS + PPMS + PSV.$$

Таким образом, в балансе азота и фосфора в водной массе учитывается внешняя биогенная нагрузка, седиментация органического и минерального фосфора, поток азота и фосфора из отложений в воду, потери с водным стоком. После подведения всех балансов рассчитывается концентрация общего азота и фосфора для следующего шага итерации. Теперь необходимо инкапсулировать сегменты блока динамики биогенных элементов в рассмотренную ранее модель эффективности воспроизводства в форме уравнений выживаемости на интервале наибольшей уязвимости  $[0, T]$  в раннем онтогенезе, который можно разделять на этапы.

### Непрерывно-дискретная структура модели популяции

При модификации модели выживаемости примем следующие биологически обоснованные гипотезы. Дефицит кислорода в донных отложениях не стратифицированных водоемов связан с количеством органического вещества в них, следовательно, существует граничный уровень органического вещества, при котором возникают в придонном слое анаэробные зоны. Существует оптимальное значение концентрации биогенных элементов, тогда как отклонения от оптимума могут воздействовать на скорость роста молодежи и выживаемость. Тогда воздействие динамики растворенных биогенов целесообразно описать через возникающее отклонение в темпах размерного развития молодежи. Замедленное развитие поколения молодежи в свою очередь опосредованно действует на скорость убыли численности поколения или в альтернативном способе формализации удлиняет интервал уязвимости  $[0, T_1]$ ,  $T_1 > T$ . Необходимо модифицировать базовую систему дифференциальных уравнений убыли численности поколения с учетом воздействия колебаний факторов среды для ситуации низкой эффективности выращивания в непроточном водоеме молодежи рыб в целях последующей ее интродукции. Изначально базовая модель описания убыли численности от  $N(0)$  в виде системы двух уравнений на отрезке времени, составляющем интервал уяз-

вимости  $t \in [0, T]$  до момента  $R = N(T)$ , с начальными условиями для дифференциальных уравнений  $N(0) = \lambda S$ ,  $w(0) = w_0$ ,  $k \in [1/2, 2/3]$

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

была дополнена вспомогательным параметром индивидуального развития поколения  $w(t)$ , отражающим и изменения пищевых потребностей по мере развития особей. Здесь  $\theta(S)$  — триггерный функционал действия эффекта Олли  $\lim_{S \rightarrow \infty} \theta(S) = 1$ ,

который в следующей работе мы планируем дополнить стохастической составляющей. Разделенные компенсационные  $\alpha$ -факторы и декомпенсационные  $\beta$ -факторы убыли численности предполагаются регулируемы.

Множество решений задач Коши для всех допустимых значений  $S \in Z^+$  определит интересующую нас зависимость  $\psi$  от исходного запаса  $S$ . Применением получаемым в вычислительной среде решением задачи Коши (1) в виде оператора эволюции функциональной итерации  $R_{n+1} = \psi(R_n)$  удалось грамотно нарушить критерий возникновения каскада бесконечных удвоений периода цикла  $p = 2^i$ ,  $i \rightarrow \infty$ , сохранив единственный экстремум зависимости  $R_m = \max \psi(S)$  эффективности воспроизводства.

Путем организации непрерывно-дискретной системы получено необходимое для сложных биосистем свойство бистабильности для траекторий  $\{\psi^n(x_{0i})\}_{n=0}^{\infty}$  с разными начальными точками  $x_{0i}$ . Следовательно, для областей  $\Omega_1, \Omega_2 \in \mathfrak{R}^+$  таких, что выполняется  $(\Omega_1 \cap \Omega_2) = \emptyset$ , и граничной «репеллерной» точки  $R_1 \notin \Omega_1 \cup \Omega_2$  дополнительно справедливо условие

$$\begin{aligned} \forall x \in \Omega_1 \subset \mathfrak{R}^+ : \lim_{n \rightarrow \infty} \psi^n(x) = 0; \\ \forall y \in \Omega_2 \subset \mathfrak{R}^+ : \lim_{n \rightarrow \infty} \psi^n(y) = R^*; \\ \partial_{\mathfrak{R}} \Omega_1 \equiv \partial_{\mathfrak{R}} \Omega_2 = R_1 < R^*. \end{aligned}$$

Исследовалась в (1) потеря устойчивости стационарных точек как для критического случая  $|\psi'(R^*)| = -1$ , так и для соотношения производной  $|\psi'(R^*)| = 1$ , влекущего образование циклов порядка Шарковского:  $\psi^{n+p}(R^*) = \psi(R^*)$ ,  $p \neq 2^i$ ,  $i = 1 \dots \infty$ .

Серия нечетных циклов возникает после касательных бифуркаций у дискретной составляющей траектории гибридной динамической системы, которая включает событийную составляющую отсчетов времени  $\{\tau_1, \dots, \tau_i\} \in t$ . Дискретная

компонента времени указывает моменты  $\tau_i$  структурных изменений в онтогенезе рыб. Гибридное время  $t$  формируется в виде набора упорядоченных интервалов, куда вводится компонента событийности для фиксации изменений непрерывного процесса:

$$\mathfrak{D} = \bigcup_n \{L_{gap}, [t_{n-1}, t_n], R_{gap}\}, \quad (2)$$

где  $L_{gap}, R_{gap}$  — правая и левая «временная щель» для выделения событий с мгновенной длительностью. Так как исследуются метаморфозы дискретной составляющей траектории, то подход позволит координировать расчеты на конце интервала времени до начала нерестового цикла с пошаговой структурой сегментированного блока биогенных элементов.

### Агрегированная модель выживаемости молоди

Для рассматриваемой задачи моделирования одним из возможных методов вычислительного решения представляется сценарий, в котором показатель скорости развития рыб способен получить значимую роль. В случае искусственного выращивания молоди осетровых рыб существуют факты, которые трудно объяснить иначе, как последствиями существенного отклонения от гидрохимического оптимума во время развития молоди. По мере наращивания объемов выращиваемой молоди органика все больше осаждается в отложениях. Неизбежно происходят изменения трофического статуса использовавшихся водоемов, что осложняется неоптимальным повышением температуры. Накопление избыточной органики в илистом слое — процесс медленный, но, как часто бывает, медленное нарастание негативных факторов сложнее обнаружить и своевременно предотвратить. Типичный пример быстрых последствий медленного процесса — сценарий стремительного коллапса запасов трески Канады в 1992 г. спустя 15 лет после перелома. Ихтиологами отмечалось [9], что процент промыслового возврата при небольших объемах выпуска заводской молоди на естественной кормовой базе в 1970-е гг. был значительно выше, чем при массовой интродукции в 1980-е гг. В итоге из-за действия последовательности взаимосвязанных прямых и опосредованных факторов эффективность искусственной интродукции осетровых оказалась значительно меньше ожидаемой по планам рыбного хозяйства [10].

Положим, что в естественной среде есть оптимальная скорость развития, тогда как отклонения, вызываемые неблагоприятной трофической обстановкой, не способствуют выживаемости.

Помимо конкуренции внутри группы, на развитие оказывают влияние темпы восстановления кормовой базы и обеспеченность кислородом, напрямую зависящие от содержания биогенных элементов. Эталонные темпы мы зададим, взяв за основу известное уравнение Бергаланффи [11], где указан общий баланс для соотношения эффективности анаболизма  $\eta$  и катаболизма  $\vartheta$ :

$$\frac{dW}{dt} = \eta \sqrt[3]{W^\zeta(t)} - \vartheta W^\sigma(t). \quad (3)$$

Для вычислительных исследований уравнение (3) предоставляет достаточную вариативность. Оно используется обычно в частном решении, когда принимают значение  $\sigma = 1$ . Для рыб считают показатель анаболизма  $\zeta = 2$ :

$$W_t = \left( \eta / \vartheta - \left( \eta / \vartheta - \sqrt[3]{W_0} \right) e^{-\vartheta t / 3} \right)^3.$$

Описание прироста одной зависимостью накопления и распада биомассы на протяжении всего жизненного цикла вряд ли биологически обосновано, потому для ранних стадий онтогенеза молодки мы можем варьировать показатели, и  $\sigma$  может отличаться от единицы. Будем считать (3) идеальной моделью, с которой реально сравнивать вариации. Прежде всего, интересно рассмотреть влияние конкуренции внутри группы согласно теории «запас-пополнение» Рикера [12] на динамику индивидуального развития в контексте отклонения гидрохимической обстановки среды от оптимального диапазона. Математически отразим влияние, оказываемое плотностью скопления и динамикой биогенов на показатели эффективности анаболизма:

$$\frac{dw}{dt} = \frac{\eta}{\xi v_1(NVV)v_2(PVV)} \sqrt[3]{w^\zeta(t)} - \vartheta w^\sigma(t), \quad (4)$$

где давление конкуренции за пищевые ресурсы в группе мы отразим функциями и где будет учтено усиление конкуренции при неблагоприятной обстановке:

$$v_1(x) = \frac{x}{z_1 \exp(-bx(\gamma e^{-\rho x} + 1))};$$

$$v_2(x) = \frac{x}{z_2 \exp(-bx(\gamma_1 e^{-\rho x} + jxN(0)))}.$$

Значения, соответствующие минимумам  $v_1(NVV)$ ,  $v_2(PVV)$ , будут считаться оптимальными. Существуют противоречивые результаты исследований об ускорении темпов развития и увеличении сопутствующих морфометрических характеристик при малой плотности молодки

волжской севрюги в выростных водоемах, успех питания связан с групповым поведением.

Выразим необходимый нам показатель отклонения от идеального развития в виде, который заведомо не меняет знак слагаемого в правой части:

$\Delta W_t = \sqrt{(W(t) - w(t))^2}$ , модифицировав первое уравнение убыли, представленной в инструментальной среде моделирования в форме гибридной системы:

$$\frac{dN}{dt} = -(\alpha \Delta W_t N(t) + \beta \Psi(S)) N(t), \quad (5)$$

где триггерную функцию, отражающую действие эффекта Олли на эффективность нереста с необходимым свойством ограниченного действия  $\lim_{S \rightarrow \infty} \Psi(S) = 1$ , определим таким образом:

$$\Psi(S) = 1 + \exp(-\kappa S^2).$$

Базовую систему уравнений (2) можно расширить, преобразовав в форму динамически переопределяемой вычислительной структуры. Переопределение будет происходить на интервалах  $\chi$ , соответствующих эколого-физиологическим стадиям развития молодки, как показано нами ранее в первой работе цикла статей [13].

Вариант структуры модели с переопределением темпов размерного развития путем смены трех форм правой части дифференциального уравнения у второго уравнения в системе (2) выглядит мало обоснованным для модельных сценариев оценки эффективности искусственного воспроизводства рыб. Такой способ, скорее, подходит для особенностей онтогенеза насекомых-вредителей. Альтернативный способ формализации давления чрезмерной концентрации биогенов через влияние непостоянства интервала  $t \in [0, T = f(PVV)^{\rho} f_1(NVV)]$  более сложно реализуем при вычислениях моментов времени  $t_n$  с плавающей границей временных кадров.

## Заключение

Таким образом, сформирован блок динамики биогенных элементов, что позволило опосредованно, через показатель темпов развития, отразить влияние общего накопления органического фосфора и азота на итоговую выживаемость поколения при прохождении интервала уязвимости в онтогенезе рыб. Разработанная вычислительная модель не относится к наиболее общему типу феноменологических популяционных моделей, как классические уравнения математической биологии Ферхюльста или Вольтерра, асимптотика которых не зависела от начальных условий. Расширения базовой модели предназначены для вариативного сценарного исследования эволюции некоторого исходного экологического состояния,

задаваемого набором основных важнейших характеристик репродуктивного процесса и внешних воздействий, такого как промысловое изъятие. Действие промысла на популяцию задается при переопределении начальных условий. Из-за промысла происходит изъятие доли запаса  $h$ . Начальные условия в уравнении убыли определим для  $N(t)$  как  $N_{n+1}(0) = \lambda(1 - h)N_n(T)$ .

Перспективно в дальнейших проектах исследовать развитие состояний, приводящих к длительным нестационарным режимам в динамике моделируемой биосистемы, как, например, долгосрочное воздействие масштабной интродукции выращенной в искусственных условиях молоди осетровых рыб. Основным аспектом в развиваемом сценарном подходе к исследованию переопределяемых вычислительных структур является понятие о ситуации и наиболее вероятных путях ее развития — трендах, предполагающих парный сравнительный анализ. Сценарий

с повышением степени влияния двух основных биогенных элементов при их избытке относится к медленно проявляющимся трендам. Процесс перехода к эвтрофному состоянию иллюстрируется известным эффектом «лягушки в кипятке», когда медленное нарастание негативного фактора оказывается не очевидным для наблюдателя и не происходит своевременной реакции. Примером служит запоздалое решение о запрете коммерческого промысла осетровых видов Каспия [14]. Если межсезонное изменение гидрохимических показателей составляет единицы процентов, то их могут относить к погрешности метода и считать условия размножения постоянными, тогда как медленный негативный тренд биогенной нагрузки может вдруг резко проявить себя при сильном повышении температуры.

Работа выполнена в рамках проекта Российского фонда фундаментальных исследований № 15-07-01230 (СПИИРАН).

## Литература

1. Соловьева Т. Н., Переварюха А. Ю. Динамическая модель деградации запасов осетровых рыб со сложной внутривидовой структурой // Информационно-управляющие системы. 2016. № 4. С. 60–67. doi:10.15217/issn1684-8853.2016.4.60
2. Carpenter S. R., Caraco N. F., Smith V. H. Nonpoint Pollution of Surface Waters with Phosphorus and Nitrogen // Ecological Applications. 1998. Vol. 8. P. 559–568.
3. Михайлов В. В., Марлей В. Е., Быков Я. И., Тинг-дзо Фанг, Бин Конг, Дю-тун Донг, Зонг-мо Ма. Прогнозирование состояния озера Чао путем моделирования // Экологическая химия. 2006. Т. 15. Вып. 1. С. 39–46.
4. Vinberg G. G. Energy Flow in Aquatic Ecological System // Polskie Archiwum Hydrobiologii. 1970. Vol. 17. N 1. P. 11–19.
5. Пегов С. А., Хомяков П. М. Моделирование развития экологических систем. — Л.: Гидрометеоздат, 1991. — 222 с.
6. Бульон В. В. Закономерности первичной продукции в лимнических экосистемах. — СПб.: Наука, 1994. — 219 с.
7. Hakanson L., Boulion V. V. Regularities in Primary Production, Secchi Depth and Fish Yield and New System to Define Trophic and Humic State Indices for Lake Ecosystems // International Revue Hydrobiology. 2001. Vol. 86. P. 23–62.
8. Мартынова М. В., Михайлов В. В. Зависимость накопления органического вещества в донных отложениях от глубины и продуктивности водоемов // Докл. АН СССР. 1988. Т. 299. № 5. С. 1210–1212.
9. Khodorevskaya R. P., Kalmykov V. A. Formation of Populations of Acipenseridae Sturgeons in the Volga-Caspian Basin // Journal of Ichthyology. 2014. Vol. 54. Iss. 8. P. 576–583.
10. Veshchev P. V., Guteneva G. I. Efficiency of Natural Reproduction of Sturgeons in the Lower Volga under Current Conditions // Russian Journal of Ecology. 2012. Vol. 43. N 2. P. 142–147.
11. Bertalanffy L. Zur Geschichte Theoretischer Modelle in der Biologie // Studium Generale. 1965. Vol. 18. P. 290–298.
12. Ricker W. Stock and Recruitment // Journal Fisheries Research Board of Canada. 1954. N 11. P. 559–623.
13. Переварюха А. Ю. Нелинейная динамическая модель системы запас-пополнение // Информационно-управляющие системы. 2008. № 2. С. 9–14.
14. Ascher W., Mirovitskaya N. The Caspian Sea: A Quest for Environmental Security. — Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2000. — 364 p.

UDC 639.215.2

doi:10.15217/issn1684-8853.2017.4.103

**Modeling the Dynamics of Nutrient Loading in Assessing the Effectiveness of Replenishment of Biological Resources**Mikhailov V. V.<sup>a</sup>, Dr. Sc., Tech., Professor, mwwcari@gmail.comPerevarukha A. Ju.<sup>a</sup>, PhD, Tech., Senior Researcher, temp\_elf@mail.ru<sup>a</sup>Saint-Petersburg Institute for Informatics and Automation of RAS, 39, 14 Line, V. O., 199178, Saint-Petersburg, Russian Federation

**Introduction:** Sudden depletion of biological resources on the background of imaginary well-being is an important and unsolved problem. This determines the urgency of developing methods of mathematical modeling which would allow us to predict the condition of biological resources taking into account the interaction of complex environmental factors in a series of computational experiments. **Purpose:** We need to build complex models in order to study the population dynamics of commercial fish when the trophic status of their reservoir is changing. **Methods:** We synthesize discrete computer models of lake ecosystems, and a model of fish population dynamics, taking into account the peculiar life-cycle of environmental changes. This approach allows us to organize the joint use of models in our scenario experiments. **Results:** A complex model has been developed which binds a block describing the dynamics of nutrients influential for the generation survival when the fish ontogeny vulnerability interval is passed, with the block of population magnitude dynamics in which the above-mentioned influence is taken into account. The structure of the computational model for the generation decline dynamics on juvenile vulnerability interval is represented by a predicative redefinable system of differential equations and a system of finite difference equations describing the change in nitrogen and phosphorus concentrations, in production indicators and water transparency in their annual average. **Practical relevance:** The model can be applied to predict the abundance and species composition of fish population in water bodies when their trophic status is changing, and for choosing a rational strategy for the exploitation of fishing resources.

**Keywords** — Dynamic System, Phase Portrait, Attractors, Trophic Condition, Fish Life Cycle, Scenario Approach.

**References**

- Solov'eva T. N., Perevaryukha A. Y. Dynamic Model of Degradation of Sturgeon Stocks with a Complex Intrapopulation Structure. *Informatsionno-upravliaushchie sistemy* [Information and Control Systems], 2016, no. 4, pp. 60–67 (In Russian). doi:10.15217/issn1684-8853.2016.4.60
- Carpenter S. R., Caraco N. F., Smith V. H. Nonpoint Pollution of Surface Waters with Phosphorus and Nitrogen. *Ecological Applications*, 1998, vol. 8, pp. 559–568.
- Mikhailov V. V., Marley V. E., Bykov Y. I., Ting djo Fang, Bin Kong, Diu tu Dong, Zongmo Ma. Prediction of Chao Lake State by Modeling. *Ekologicheskaja khimiia*, 2006, vol. 16, no. 1, pp. 39–46 (In Russian).
- Vinberg G. G. Energy Flow in Aquatic Ecological System. *Pol'skie Archiwum Hydrobiologii*, 1970, vol. 17, no. 1, pp. 11–19.
- Pegov S. A., Khomyakov P. M. *Modelirovanie razvitiia ekologicheskikh sistem* [Modeling the Development of Ecological Systems]. Leningrad, Gidrometeoizdat Publ, 1991. 222 p. (In Russian).
- Boulion V. V. *Zakonomernosti pervichnoi produktsii v limnicheskikh ekosistemakh* [Regulation of the Primary Production in Lake Ecosystem]. Saint-Petersburg, Nauka Publ., 1994. 219 p. (In Russian).
- Hakanson L., Boulion V. V. Regularities in Primary Production, Secchi Depth and Fish Yield and a New System to Define Trophic and Humic State Indices for Lake Ecosystems. *International Revue Hydrobiology*, 2001, vol. 86, pp. 23–62.
- Martynova M. V., Mikhailov V. V. Dependence of the Accumulation of Organic Matter in Sediments from Depth and the Productivity of the Reservoirs. *Doklady AN SSSR*, vol. 299, no. 5, pp. 1210–1212 (In Russian).
- Khodorevskaya R. P., Kalmykov V. A. Formation of Populations of Acipenseridae Sturgeons in the Volga-Caspian Basin. *Journal of Ichthyology*, 2014, vol. 54, iss. 8, pp. 576–583.
- Veshchev P. V., Guteneva G. I. Efficiency of Natural Reproduction of Sturgeons in the Lower Volga under Current Conditions. *Russian Journal of Ecology*, 2012, vol. 43, no. 2, pp. 142–147.
- Bertalanffy L. Zur Geschichte Theoretischer Modelle in der Biologie. *Studium Generale*, 1965, vol. 18, pp. 290–298.
- Ricker W. Stock and Recruitment. *Journal Fisheries Research Board of Canada*, 1954, no. 1, pp. 559–623.
- Perevaryukha A. Y. Nonlinear Dynamic Model of the Reserve-Replenishment System. *Informatsionno-upravliaushchie sistemy* [Information and Control Systems], 2008, no. 2, pp. 9–14 (In Russian).
- Ascher W., Mirovitskaya N. *The Caspian Sea: A Quest for Environmental Security*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, 2000. 364 p.