

ГЛАВА 7. АНТРОПОГЕННЫЕ ИСТОЧНИКИ УГРОЗ В АЗОВСКОМ РЕГИОНЕ

УДК 577.38:574.34

DOI 10.23885/1993-6621-2020-8-181-198

7.1. ОПЫТ ОЦЕНКИ РИСКА КВАЗИВЫМИРАНИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ НА ОСНОВЕ ДОЛГОСРОЧНОГО МОДЕЛЬНОГО ПРОГНОЗА ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ

Ю.В. Тютюнов, Л.И. Титова, И.Н. Сенина, Л.В. Дашкевич

Аннотация. Адекватная формулировка задачи оптимизации промысла видов рыб, запасы которых подвержены значительным колебаниям, должна быть многокритериальной: наряду с традиционным экономическим критерием максимизации уловов следует рассматривать экологический критерий, обеспечивающий минимизацию риска падения размера стада ниже некоторого критического уровня или стабилизацию численности. Обзор модельных исследований, связанных с долгосрочным прогнозом динамики пелагических видов (хамсы и тюльки), а также полупроходного судака Азовского моря, показывает, что сделанные 20 лет назад выводы хорошо согласуются с последующими наблюдениями за этими видами. В частности, подтвердилась пессимистическая оценка высокой вероятности коллапса популяции азовского судака, падение запасов которого сегодня привело к необходимости введения полного запрета на промысел этого вида.

Ключевые слова: имитационная модель, популяционная динамика, стохастический эксперимент, метод Монте-Карло, оптимизация вылова, риск квазивымирания, судак, тюлька, хамса

1. Введение

Математические модели давно и эффективно используются в качестве инструментов экологических исследований. В частности, модели незаменимы при исследовании экосистем водоёмов, непосредственное экспериментирование с которыми невозможно из-за сложности и дороговизны водохозяйственных мероприятий с одной стороны, и их рискованности, неумения предвидеть последствия принимаемых решений во всей полноте и неоднозначности – с другой [Домбровский и др., 1991].

С помощью моделей удастся не только объяснить и компактно описать закономерности функционирования и эволюции сложных экологических систем, но и спрогнозировать динамику их развития во времени и пространстве в ответ на те или иные управляющие воздействия, в условиях рассматриваемых сценариев изменения внешних факторов. Разумеется, и качество прибли-

жения моделей к описываемым ими природным явлениям, и достоверность прогноза и оценок, полученных с помощью этих моделей, обуславливаются наличием, полнотой и точностью данных наблюдений за изучаемой экосистемой, а также пониманием основных процессов, определяющих изменения её характеристик. При этом детальность и структурная организация любой математической модели зависят в первую очередь от конкретных прикладных задач, для решения которых модель строится [Ляпунов, Багриновская, 1975; Шеннон, 1978; Горстко, 1979].

2. Мультикритериальность в задачах управления экосистемами

При рассмотрении такого сложного природного водного объекта, как Азовское море, задачи управления экосистемой могут преследовать разнообразные цели [Матишов и др., 2006]. Это, в частности, задачи, связанные с необходимостью решения проблем судоходства, обеспечения населения и хозяйственных объектов пресной и технической водой, проектирования, строительства и поддержания гидротехнических и энергетических сооружений, создания рекреационных территорий, рыболовства и рыбозаведения, охраны редких эндемичных видов животных и растений, предотвращения инвазии вредных видов. Такие задачи формулируются и решаются разными ведомствами, цели которых, как правило, противоречат друг другу. Примером может быть недавно принятое решение о начале строительства нового низконапорного Багаевского гидроузла, который по замыслу проектировщиков, позволит решить проблемы судоходства на обмелевшем за последние годы Нижнем Дону. Однако решение транспортной проблемы, если оно и будет достигнуто, неизбежно усугубит другую, уже существующую проблему, связанную с перекрытием путей миграций, сокращением запасов и ареалов обитания ценных проходных и полупроходных рыб Азовского моря. Более того, даже в рамках одной задачи, например, связанной с оптимизацией вылова определенного вида рыб, невозможно ограничиться одним единственным экономическим критерием. Повышение ожидаемых уловов может одновременно снизить их стабильность [Домбровский и др., 1991; Tyutyunov et al., 1993], увеличить риск коллапса эксплуатируемой популяции [Clark, 1976; Senina et al., 1999; Тютюнов и др., 2000; 2001; Tyutyunov et al., 2002] или изменить видовой состав существующего трофического сообщества [Ворович и др., 1989; Senina et al., 1999], например, за счёт вытеснения автохтонных видов менее ценными видами-вселенцами. Так, в соответствии с выводами Кларка [Clark, 1976], коллапс популяции тихоокеанской сардины в 40-х гг. XX в. произошёл вследствие перелома и межвидовой конкуренции. Заметим, что помимо других рыб, пищевыми конкурентами промысловых видов могут быть и представители иных таксонов. Например, после повышения солёности Азовского моря до 13 ‰ в 1976–1977 гг. обострилась пищевая конкуренция азовских планктофагов – тюльки и хамсы – с черноморскими медузами (*Rhizostoma pulmo*, *Aurelia*

aurita); ситуация ещё более осложнилась после 1988 г. в период массовой инвазии в Азовское море гребневика (*Mnemiopsis leydei*) [Луц, 2009; Матишов и др., 2006; Дроздов, 2010; Berdnikov et al., 1999].

Таким образом, управление сложными природными объектами, такими как Азовское море, предусматривающее воздействие либо на всю экосистему, либо на отдельную популяцию рыб, должно базироваться на всестороннем анализе последствий принимаемых решений, учитывая многокритериальность возникающих оптимизационных задач. Соответственно разработка модельных инструментов для обоснования управления экосистемой предусматривает построение не одной (универсальной) модели, а комплекса математических моделей, с различной детальностью описывающих разные стороны и аспекты функционирования объекта управления, при использовании разнообразного математического аппарата [Ворович и др., 1981; Фрисман и др., 2019].

2.1. Общая структура имитационной модели промысловой популяции

При решении задач, связанных с оптимизацией вылова рыбных популяций, следует иметь в виду, что нелинейности математических моделей динамики промысловых популяций могут порождать сложные периодические, квазипериодические и хаотические режимы даже в точечных системах небольшой размерности [Скалецкая и др., 1979; Горстко и др., 1984; Ашихмина и др., 2004; Ильичев, 2009; Неверова и др., 2016; Ricker, 1954; May, 1975]. Это тем более справедливо для детальных имитационных моделей пространственно-временной динамики рыбных популяций, в общем виде представляющих собой системы нелинейных уравнений, при помощи которых описываются процессы преобразования во времени вектора состояния моделируемой системы, в зависимости от динамически изменяющихся внешних (биотических, абиотических и антропогенных) факторов [Домбровский и др., 1991]. Ситуация дополнительно осложняется необходимостью учета в моделях промысла, размерной и возрастной структур [Меншуткин, 1971; Домбровский, 1979; Beddington, Taylor, 1973; Getz, Haight 1989; Arditi, Dacorogna, 1992; Dacorogna et al., 1994; Dragon et al., 2018; Senina et al., 2019a, б], а также открытостью популяционных систем внешним, в том числе стохастическим, воздействиям [Домбровский и др., 1991; Абакумов, 1993; 2001]. Общая схема такой модели представлена на рисунке 1.

Характерные черты задач долгосрочной оптимизации промысла – стохастичность и многокритериальность. Модели должны давать количественные оценки реакции популяции на изменяющиеся внешние воздействия (естественные и антропогенные), позволяя оценить эффективность мер управления (вылова, искусственного воспроизводства) как в отношении максимизации урожая, так и стабилизации динамики и минимизации риска вымирания популяции [Тютюнов и др., 1996; 2000]. Для решения многокритериальных

задач применим подход, предложенный Вильфредо Парето [Моисеев, 1979; 1981; Vincent, Grantham, 1981; Vincent, 1987], позволяющий находить множество неулучшаемых решений. В рассматриваемом случае это всевозможные компромиссные стратегии эксплуатации популяции, являющиеся материалом для дальнейшей экспертной оценки и принятия решения.



Рис. 1. Общая схема имитационной модели пространственно-временной динамики рыбной популяции

2.2. Оценка риска вымирания эксплуатируемых популяций

Впервые задача оценки риска вымирания изолированной популяции была сформулирована М. Бартлеттом [Bartlett, 1960]. Анализ живучести биологических популяций, динамика которых описывается достаточно простыми теоретическими математическими моделями, может быть, как правило, осуществлён аналитически, в рамках предварительного исследования устойчивости моделей к изменениям внутренних параметров и внешних факторов. При этом результаты анализа устойчивости интерпретируются в терминах популяционной живучести. Исследуются последствия того или иного воздействия на популяцию: не приведёт ли оно к гибели или к качественному изменению функционирования системы [Burgman et al., 1993]. С математической точки зрения устойчивость – атрибут не популяции, а динамического режима ее функционирования. Так как анализируемые уравнения описывают динамику численности популяции живых организмов, важно оценить вероятность перехода численности из зоны притяжения одного устойчивого режима в зону притяжения другого. Это обусловлено тем, что некоторые изменения с биологической точки зрения являются необратимыми. Так, попадание в зону притяжения тривиального равновесия модели популяционной динамики означает

гибель популяции. Продолжительность существования популяции в устойчивом режиме и вероятность перехода в другой режим определяются характером внешних факторов и состоянием популяции.

Практическая необходимость оценки риска гибели популяции привела к развитию вероятностных моделей, описывающих переходы между различными состояниями популяции. Простейшая модель такого типа – система, описывающая цепь Марковских переходов популяционной численности с поглощающим нулевым состоянием [Tyutyunov et al., 1996]. Более сложные модели этого класса могут учитывать разбиение популяции на возрастные, размерные, генетические или пространственные группы.

К сожалению, аналитические методы исследования популяционной живучести могут быть использованы лишь для крайне простых математических моделей, область использования которых ограничивается в основном педагогическими нуждами. Сколько-нибудь реалистические прикладные задачи, как правило, могут быть решены лишь при использовании техники вычислительного эксперимента. При этом для прогноза популяционной динамики и вероятности вымирания осуществляется множество расчетов по выбранной модели при различных значениях модельных параметров и разнообразных сценариях внешних воздействий (например, температурных или других условий). Для эксплуатируемых популяций должны проводиться расчеты динамики запасов и выловов при различных стратегиях и интенсивностях облова (изъятия урожая). В случае оценки популяционной живучести (риска вымирания) техника вычислительного эксперимента и использующиеся прикладные программы базируются, как правило, на концепции квазивымирания (*quasi-extinction*) популяции [Ginzburg et al., 1982; Akçakaya, Ginzburg, 1991; Burgman et al., 1993], т.е. вероятности того, что популяционная плотность упадет ниже некоторого заданного критического уровня [Roff, 1974; Домбровский, Тютюнов, 1985; 1987а, б].

Расширение списка оптимизируемых критериев, например рассмотрение традиционного экономического критерия максимизации вылова в паре с экологическим критерием максимизации минимального гарантированного размера промыслового стада, позволяет лучше понять последствия управляющих воздействий на эксплуатируемую популяцию даже при использовании простых теоретических моделей. Так, в работе [Тютюнов и др., 1996] проведен анализ модели со стратегией фиксированного промыслового усилия $N_{t+1} = f(N_t)(1-\phi)$ и классическими функциями воспроизводства Риккера [Ricker, 1954],

$$f(N_t) = rN_t e^{-\gamma N_t}, \quad (1)$$

и Бивертон – Холта [Beverton, Holt, 1957; Бивертон, Холт, 1969],

$$f(N_t) = rN_t / (1 + \gamma N_t).$$

Показано, что риск вымирания популяций, рост которых описывается моделями с состязательной (*contest*) конкуренцией, типа функции Бивертон – Холта, не может быть уменьшен за счёт увеличения промыслового изъятия. Однако в моделях с подавительной (*scramble*) конкуренцией, осно-

ванных на функциях воспроизводства типа функции Риккера (1) и имеющих динамические предпосылки для возникновения хаотических колебаний численности, это возможно. При достаточно высоком коэффициенте естественного прироста в модели Риккера, умеренный вылов позволяет стабилизировать популяцию, увеличивая как добычу рыбы, так и нижний предел межгодовых флуктуаций численности стада, что повышает живучесть популяции, снижая риск её коллапса при неблагоприятных случайных воздействиях.

В качестве примеров практических задач многокритериальной оптимизации промысла рассмотрим модели конкретных рыбных популяций Азовского моря. Географическое расположение, небольшая глубина (средняя – 7 м, максимальная – 13,5 м), а также большой объём пресного стока впадающих в него рек (более 40 куб. км/год до 1953 г.) обуславливали чрезвычайно высокую продуктивность данного водоёма, которая начала снижаться после строительства Цимлянского водохранилища в 1950-х годах XX века. После зарегулирования стока рек среднегодовая солёность моря повысилась с 10–12 ‰ до 13,9 ‰. Помимо ухудшения гидрологических, гидрохимических и биологических условий, комплекс изменений, индуцированных осолонением моря, отрицательно сказался на его рыбопродуктивности. Возникла необходимость проведения интенсивных исследований, включая разработку комплекса математических моделей, для того, чтобы объяснить влияние гидрологических и климатических факторов на экосистему моря и дать прогноз её развития при различных сценариях внешних, в том числе антропогенных, воздействий [Ворович и др., 1981; Матишов и др., 2006].

2.2.1. Модель промысла хамсы и тюльки Азовского моря

Азовская тюлька (она же азовская килька) (*Clupeonella delicatula delicatula* Nordm.) и хамса (анчоус) (*Engraulis encrasicolus maeoticus* Pus.) являются пищевыми конкурентами, динамика популяций которых в значительной степени определяется факторами внешней среды [Бронфман и др., 1979; Луц, 1986]. Это обусловило необходимость создания и исследования неавтономных моделей системы конкурирующих популяций этих двух видов [Ворович и др., 1989; Домбровский и др., 1991; Тютюнов и др., 1996; 2001; Senina et al., 1999].

При разработке последней модификации модели [Senina et al., 1999] в качестве данных использовались временные ряды оценок средних значений численностей годовиков и взрослых особей обоих видов, среднегодовые уловы, солёность моря и пресный сток рек Дона и Кубани. Время в модели дискретно меняется с годовым шагом: $t = 0, 1, 2, \dots$. Обе популяции разделены на две возрастные группы: взрослые воспроизводят сеголеток согласно функции Риккера (1). Два внешних фактора, среднегодовой сток рек Дон и Кубань Q' и среднегодовая солёность моря S' в модели учтены явно. Влияние на выживаемость мальков факторов среды, в соответствии с законом толерантности В.Е. Шелфорда [Shelford, 1913; Пианка, 1981; Ильичёв, 2009], для каждого

вида рыб описано при помощи множителей, имеющих вид функции распределения Гаусса:

$$G_Q(Q') = e^{-\frac{(Q - Q^{opt})^2}{\sigma_Q^2}}, \quad G_S(S') = e^{-\frac{(S - S^{opt})^2}{\sigma_S^2}},$$

где Q^{opt} и S^{opt} – оптимальные значения факторов среды, а параметры σ_Q и σ_S характеризуют толерантности популяций к вариациям данного фактора.

Хотя сток и соленость имеют значимую отрицательную корреляцию, существуют веские причины для того, чтобы включить оба этих фактора в модель. Несмотря на эвристичность, тюлька выбирает для нереста более опресненные районы моря, главным образом Таганрогский залив, что и обуславливает необходимость учета влияния солености на ее воспроизводство. Соленость влияет на подвижность сперматозоидов и, следовательно, на эффективность нереста. Слишком интенсивный сток сносит продукты нереста тюльки из Таганрогского залива в открытое море. Прямого влияния солености или стока на воспроизводство хамсы не наблюдается, но эти факторы оказывают воздействие на формирование ее кормовой базы [Луц, 1986; Гоптарев и др., 1991], что в равной мере справедливо и для тюльки. В отличие от тюльки, нерест анчоуса происходит на всей акватории Азовского моря, за исключением сильно опреснённого Таганрогского залива. Сразу после нереста начинается преднерестовый нагул, по окончании которого в сентябре хамса собирается в крупные косяки и подходит к Керченскому проливу. Подробное описание модели, оценка параметров и результаты исследования приведены в работе [Senina et al., 1999].

Модель была использована для численного решения задачи минимизации риска вымирания и одновременной максимизации промысла со стратегией фиксированного рыболовного усилия. При проведении имитационных экспериментов по методу Монте-Карло, случайные значения внешних факторов разыгрывались по моделям Ратковича [1977] и Бронфмана и Суркова [1976]: начиная с начальных условий первого года, временные ряды стока и солёности строятся случайным образом так, чтобы сохранялась корреляционная структура рядов данных.

При оценке риска квазивымирания критическое значение плотности популяций фиксировалось на величине 5 % от средних наблюдаемых численностей взрослых особей. Согласно результатам вычислительного эксперимента, представленным на рисунках 2 и 3, текущая для рассматриваемого периода политика промысла (изъятие 20 % хамсы и 30 % тюльки) могла быть улучшена без вреда для популяций. Как видно на рисунке 3, рыболовные усилия могут быть даже удвоены, при этом риск падения запасов тюльки и хамсы ниже заданного критического уровня квазивымирания остается ничтожно малым.

Возвращаясь к вопросу о влиянии вида-конкурента на оптимизацию промысловой стратегии [Clark, 1976], интересно заметить, что максимизация лишь экономического критерия (суммарного вылова двух популяций) может достигаться при полном изъятии менее продуктивной мигрирующей азово-черноморской хамсы и ежегодном вылове половины взрослой возрастной группы тюльки, обеспечивая максимальный стационарный урожай при отсутствии ее пищевого конкурента.

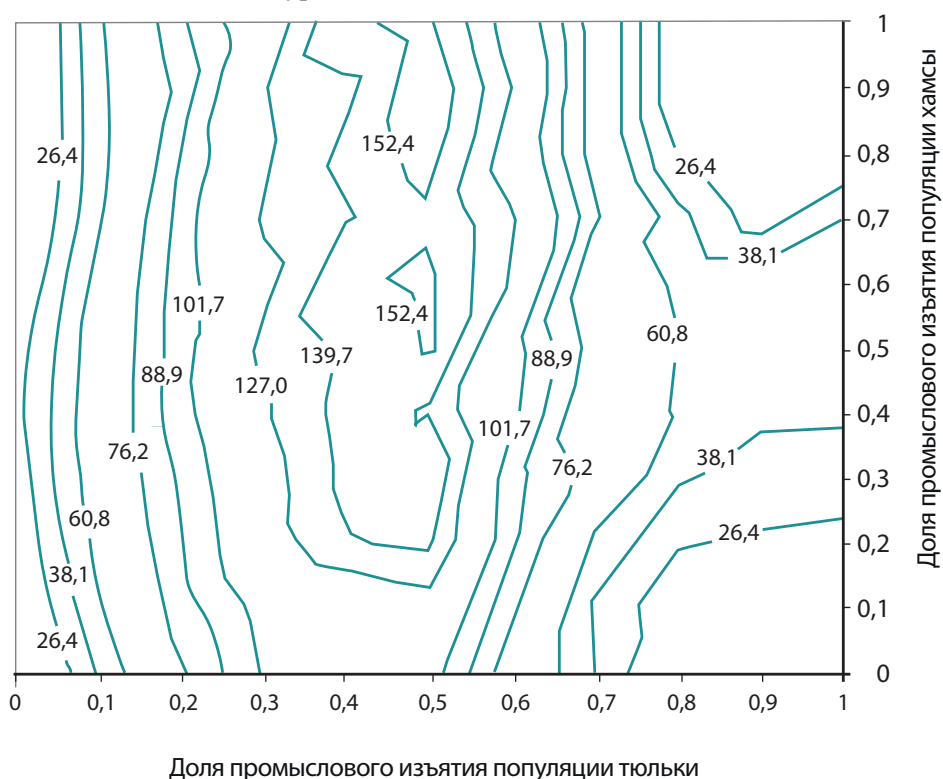


Рис. 2. Общий вылов тюльки и хамсы (тыс. тонн) в зависимости от промыслового изъятия популяций

Отметим, что, несмотря на снижение запасов тюльки и хамсы в Азовском море, выводы модельных исследований, сделанные 20 лет назад относительно достаточно высокой живучести этих пелагических рыб-планктофагов, хорошо согласуются с последующими наблюдениями и оценками ихтиологов. Так, даже в период интенсивной инвазии гребневика *Mnemiopsis leydei*, вспышка которого значительно деформировала трофическую структуру зоопланктонного сообщества Азовского моря и снизила кормовую обеспеченность тюльки и хамсы, их запасы уменьшились вдвое при падении уловов на порядок [Луц, 2009; Протокол ... 2013]. Хотя такое существенное снижение, несомненно, вызывает серьезную обеспокоенность, коллапс этим популяциям не грозит.

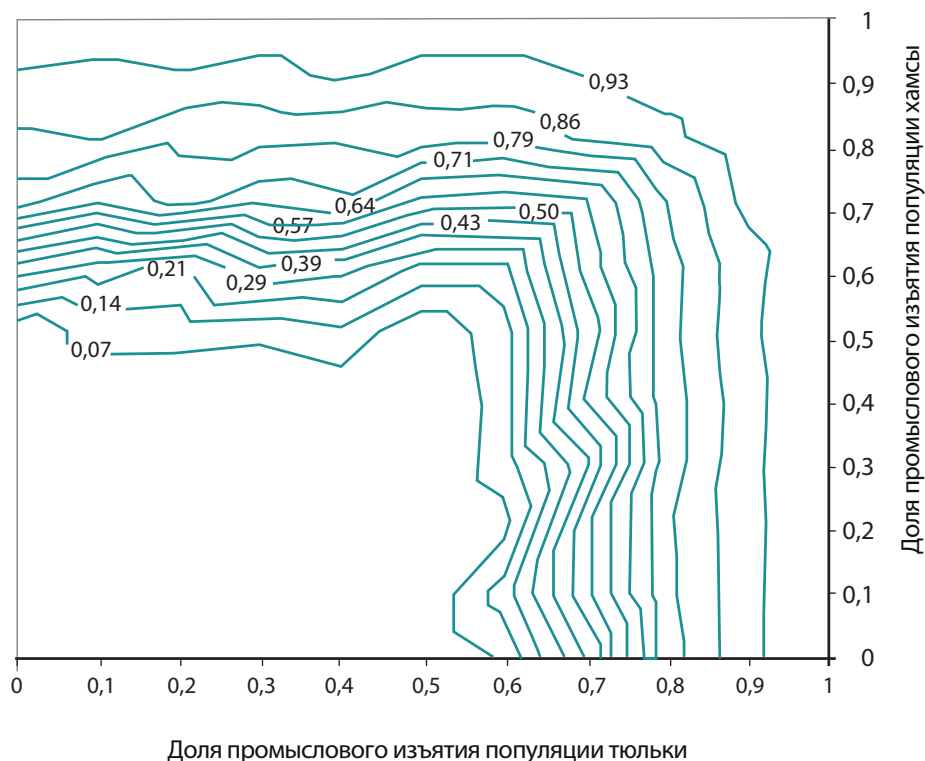


Рис. 3. Зависимость вероятности квазивывмирания хотя бы одной из популяций от промысловых изъятий

2.2.2. Долгосрочный прогноз динамики популяции азовского судака

Аналогичный подход использовался при построении модели для долгосрочного прогноза динамики и оценки риска квазивывмирания популяции азовского судака (*Stizostedion lucioperca* L.) [Тютюнов и др., 2000; Tyutyunov et al., 2002]. Модель представляет собой систему разностных уравнений, описывающую динамику трёх возрастных групп: сеголеток N_0^t , годовиков N_1^t , и взрослых особей, достигших возраста 2 года и старше, N_2^t , с годовым шагом, $t = 0, 1, 2, \dots$:

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

$$N_1^{t+1} = p_0 N_0^t (1 - h_1^{t+1}); \quad (3)$$

$$N_2^{t+1} = (p_1 N_1^t + p_2 N_2^t) (1 - h_2^{t+1}), \quad (4)$$

где p_i – доля выживших в течение временного шага особей i -ой возрастной группы ($i = 1, 2, 3$), а h_i – доля вылавливаемых в течение временного шага особей каждой возрастной группы. Как видно из (2), воспроизводство описывается модифицированной функцией Риккера (1) [Ricker, 1954]. Параметры a_1 и a_2 – соответственно коэффициенты плодовитости годовиков и взрослых особей; b – коэффициент внутривидовой конкуренции; S^{opt} и T^{opt} – оптимальные значения факторов, а σ_s и σ_T характеризуют толерантность вида к флуктуациям соответствующих характеристик среды. Суммарный улов года $t + 1$ вычисляется по формуле

$$C^{t+1} = w_1 h_1^{t+1} p_0 N_0^t + w_2 h_2^{t+1} (p_1 N_1^t + p_2 N_2^t), \quad (5)$$

где w_1 и w_2 – средний индивидуальный вес годовика и взрослой особи судака.

Основной задачей данного исследования являлось обоснование возможных ограничений промыслового изъятия, потенциально способных предотвратить чрезмерное падение запасов азовского судака, обусловленное продолжающимся осолонением моря. Модель (2)–(5) также позволяла оценить опасность непреднамеренного прилова годовиков, обусловленного недостаточной селективностью сетей. Параметры модели были идентифицированы с использованием данных, предоставленных Азовским НИИ рыбного хозяйства, образующими временные ряды, характеризующие динамику моделируемой экологической системы с 1950 по 1981 год (32 осреднённые по годовому периоду записи), а также литературных источников [Бронфман и др., 1979а, б; Гоптарев и др., 1991]. Ряды включали оценки численностей сеголеток, годовиков и взрослых особей судака, среднегодовые показатели солёности и температуры Азовского моря. Качество идентификации было оценено с использованием процедуры бутстрэппинга (*residual bootstrap*), описанной в работе [Efron, Tibshirani, 1993]. Детали идентификации представлены в работе [Tyutyunov et al., 2002].

С идентифицированной моделью проводились имитационные эксперименты по методу Монте-Карло, в которых для сгенерированных случайных значений температуры и солёности моря рассчитывался прогноз динамики численностей возрастных групп судака на заданное количество лет. Пучки траекторий, полученные таким образом для различных стратегий промыслового изъятия, использовались для оценки ожидаемых уловов, размеров стада, а также вероятностей события квазивывмирания популяции [Ginzburg et al., 1982; Akçakaya, Ginzburg, 1991]. На основе проведённых экспериментов с критическим уровнем квазивывмирания, равным 4,8 млн взрослых особей, что соответствует 10 % от максимального значения в ряду икhtiологических оценок запаса, нами был сделан достаточно пессимистично звучащий для конца 1990-х гг. вывод о высокой вероятности деградации популяции азовского судака в течение следующих 35 лет [Тютюнов и др., 2000; Tyutyunov et al., 2002]. А

именно, согласно модельным расчетам (см. рис. 4), даже при гипотетическом прекращении промысла риск квазивымирания популяции превышал 70 %. При ежегодном изъятии третьей части взрослых особей прогнозируемый риск квазивымирания азовского судака составлял 86 %.

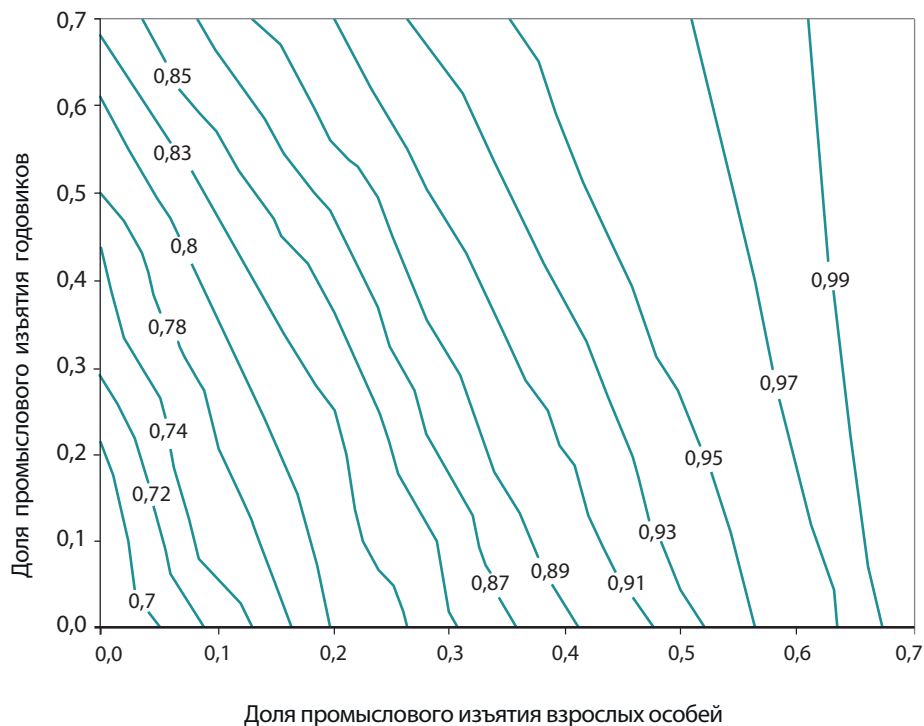


Рис. 4. Изоплетная диаграмма риска квазивымирания популяции судака как функции коэффициентов промыслового изъятия годовиков и взрослых

Сегодня можно констатировать, что данный пессимистический прогноз, к сожалению, оправдался: с 2005 г. оценка численности взрослых особей судака не превышает 4 млн штук [Подойницын, 2010а]. Более того, запрет промысла азовского судака, который рассматривался как гипотетический сценарий имитационного эксперимента, в соответствии с правилами рыболовства для Азово-Черноморского рыбохозяйственного бассейна, также стал реальностью: с января 2018 г. любой вылов этого вида (за исключением вылова для исследовательских целей) запрещён до восстановления популяции.

Ретроспективная валидация корректности работы модели (см. рис. 5), в которой использовались ряды фактических значений солёности и температуры с 1982 по 2008 гг., также показала хорошее (качественное и количественное) соответствие прогноза модели оценкам численностей возрастных групп судака в 1982–2008 гг. [Белоусов, 2000; 2002; 2004; 2004а; Подойницын, 2006; 2010а, б; Цуникова и др., 2008; Тютюнов и др., 2020].

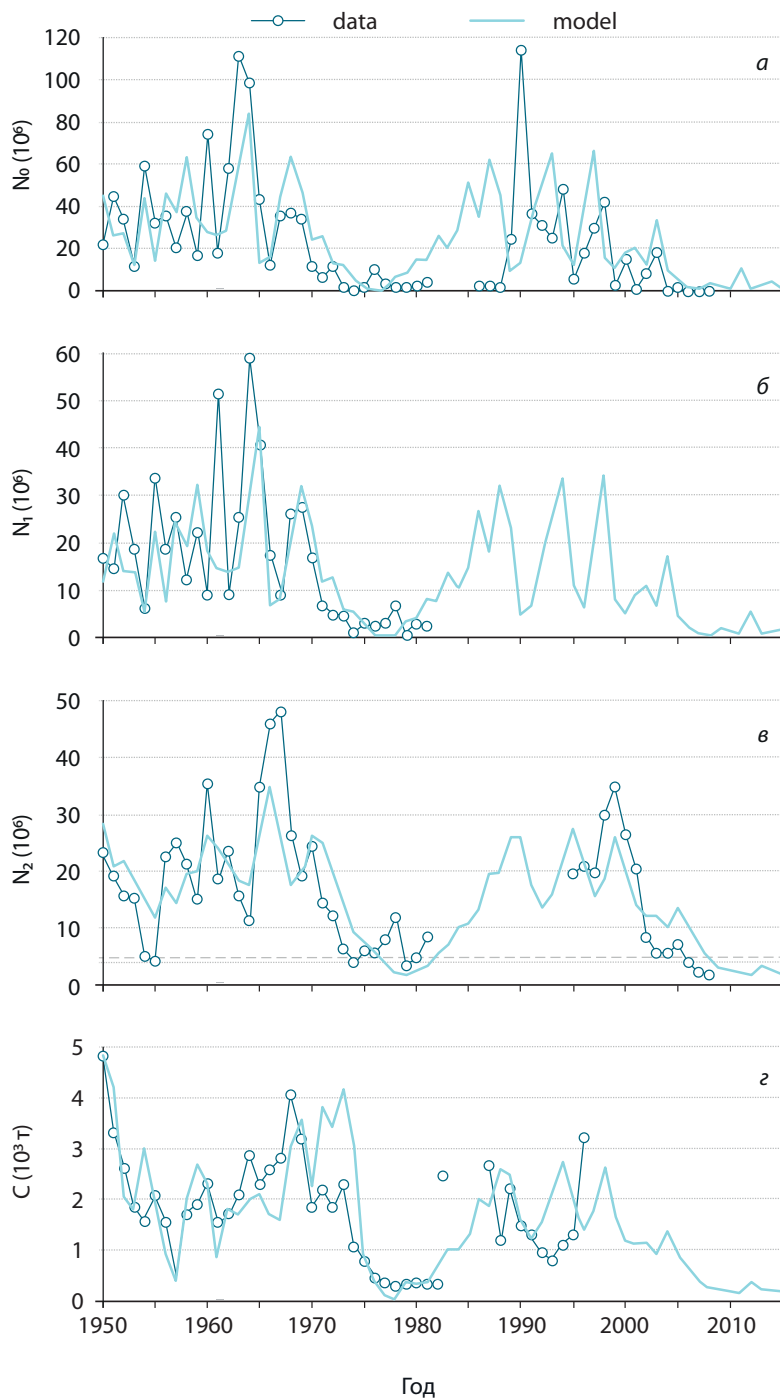


Рис. 5. Модельная и наблюдаемая динамика численности сеголеток (*a*), годовиков (*б*), взрослых особей (*в*) и вылова (*г*) азовского судака: 1950–1981 гг. – идентификация, с 1982 г. – валидация модели. Пунктиром показан уровень квазивывирания

При проведении расчетов, результаты которых представлены на рисунке 5, предполагалось, что ежегодно вылавливается 7 % годовиков и взрослых особей. В частности, как можно видеть, выполненные расчёты корректно отображают наметившееся в период 1982–2000 гг. восстановление популяции судака, обусловленное наблюдавшимся в данный период опреснением Азовского моря, однако с начала 2000-х гг. начинается новая фаза снижения численностей всех трёх возрастных групп судака.

3. Заключение

Преимуществом рассмотренных нами моделей динамики промысловых популяций является простота их структуры, включение минимального количества внешних факторов и сравнительно небольшое количество параметров. Полученные результаты согласуются с наблюдениями за моделируемыми видами рыб и независимыми оценками ихтиологов. В имитационных экспериментах для тюльки и хамсы получены более низкие, по сравнению с прогнозом по судаку, показатели риска квазивывымирания. Однако, несмотря на это качественное отличие в прогнозах, а также на потенциал быстрого восстановления обладающих коротким жизненным циклом пелагических рыб, не стоит недооценивать важность тюльки и хамсы для экосистемы Азовского моря. Как мигрирующая из Чёрного моря хамса, так и азовская тюлька составляют основу кормового рациона ценных рыб.

В настоящий период состояние популяций хамсы и тюльки характеризуется как угнетённое и является предметом беспокойства специалистов в области рыбохозяйственных и природоохранных исследований в Азово-Черноморском бассейне. Промысловые запасы тюльки и хамсы в Азовском море в 2019 г. оцениваются величинами 200 и 150 тыс. тонн соответственно [Протокол ... 2019], что приблизительно в два раза меньше, чем до зарегулирования пресного стока в 1952 г., и приближается к минимуму запасов, наблюдавшемуся в 1988–2001 гг., составляющему 333 тыс. тонн суммарного запаса хамсы и тюльки [Луц, 2009]. Оба эти вида подвержены характерным для последних десятилетий негативным воздействиям, которые связаны с уменьшением пресного стока Дона и Кубани, осолонением Азовского моря, и обусловленной осолонением инвазией планктофага-мнемиопсиса, подрывающего их кормовую базу [Луц, 2009; Глушенко, Боровская, 2013; Протокол ... 2017, 2019]. Кроме того, с 1983 г. наблюдается значительное повышение среднегодовых значений температуры моря. Аномально высокие температуры в таком мелком водоёме, как Азовское море являются причиной возникновения зон гипоксии, частота образования которых увеличилась в последнее десятилетие, в том числе в восточной части моря и Таганрогском заливе [Никитина и др., 2015; Кулыгин и др., 2018]. Формирование зон с дефицитом кислорода оказывает как прямое воздействие на выживаемость многих рыб, в том числе и судака, особенно его молоди, так и опосредованное, подрывая кормовую базу промысловых видов.

Несмотря на продемонстрированную эффективность применения стохастических моделей для долгосрочного прогнозирования динамики промысловых популяций, на сегодняшний день эти модели нуждаются в развитии и совершенствовании. Изменившиеся условия требуют проведения новых, как полевых, так и модельных исследований влияния на воспроизводство и выживаемость рыб климатических, гидрологических факторов, и перестройки структуры трофического сообщества моря. В частности, требуется разработать более совершенные, адекватные современному периоду статистические модели для генерирования временных рядов стока, солености и температуры, которые используются как внешние факторы при проведении стохастических экспериментов с имитационными моделями [Матишов и др., 2006; Дашкевич и др., 2017]. Значительный интерес представляет усовершенствование модели трофодинамики пелагической экосистемы Чёрного и Азовского морей [Berdnikov et al., 1999] для более полного понимания влияния инвазии желетельных организмов на популяционную динамику хамсы и тюльки в условиях продолжающегося осолонения Азовского моря. Не меньшее внимание следует уделять неконтролируемому, в частности браконьерскому, промыслу, проблемам перелова и непреднамеренного прилова молоди ценных видов рыб. Усовершенствованные математические модели могут использоваться при экологической экспертизе проектов, подобных проекту строительства нового Багаевского гидроузла на р. Дон, или решений об ограничении рыбного промысла. Их реализация позволяет предсказывать динамику рыбных популяций и эффективно оценивать риски нежелательных последствий от изменений факторов внешней среды или промысловой политики.

Публикация подготовлена в ходе реализации ГЗ ЮНЦ РАН, проект № 01201363188 (Тютюнов, Дашкевич), проекта РФФИ № 18-01-00453 А (Тютюнов).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абакумов А.И. Управление и оптимизация в моделях эксплуатируемых популяций. Владивосток: Дальнаука, 1993. 129 с.

Абакумов А.И. Моделирование сообществ с учетом неопределенности данных // Сибирский экологический журнал. 2001. №5. С. 559–563.

Ашихмина Е.В., Израильский Ю.Г., Фрисман Е.Я. Динамическое поведение модели Риккера при циклическом изменении одного из параметров // Вестник ДВО РАН. 2004. № 5. С. 19–28.

Белоусов В.Н. Динамика популяции азовского судака под влиянием антропогенных, биотических и абиотических факторов // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоёмов Азово-Черноморского бассейна. Сб. науч. тр. (1998–1999 гг.). Ростов н/Д.: Изд-во БКИ, 2000. С. 88–96.

Белоусов В.Н. Особенности миграций судака *Stizostedion lucioperca* Азовского моря в 1990–2000 гг. // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяй-

ственных водоёмов Азово-Черноморского бассейна. Сб. науч. тр. (2000–2001 гг.). М.: Вопросы рыболовства, 2002. С. 279–291.

Белоусов В.Н. Сезонные изменения пищевой активности и темпов прироста биомассы полупроходного судака *Stizostedion lucioperca* Азовского моря // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоёмов Азово-Черноморского бассейна. Сб. науч. тр. (2002–2003 гг.). Ростов н/Д.: Изд-во Медиа-Пресс, 2004. С. 131–137.

Белоусов В.Н. Формирование и использование запаса полупроходного судака *Stizostedion lucioperca* L. в условиях изменяющегося режима Азовского моря. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Краснодар: КубГАУ, 2004а. 24 с.

Бивертон Р., Холт С. Динамика численности промысловых рыб. М.: Пищевая промышленность, 1969. 248 с.

Бронфман А.М., Воловик С.П., Козлитина С.В., Попов И.В., Кучай Л.А. Статистическая структура океанологических и биологических параметров экосистемы Азовского моря. Ростов н/Д: Изд-во Рост. ун-та, 1979а. 160 с.

Бронфман А.М., Дубинина В.Г., Макарова Г.Д. Гидрологические и гидрохимические основы продуктивности Азовского моря. М.: Пищевая промышленность, 1979б. 288 с.

Бронфман А.М., Сурков Ф.А. Статистическая модель формирования солёности Азовского моря // Труды ВНИРО. 1976. Т. 118. С. 62–69.

Ворович И.И., Горелов А.С., Горстко А.Б., Домбровский Ю.А., Жданов Ю.А., Сурков Ф.А., Эпштейн Л.В. Рациональное использование водных ресурсов бассейна Азовского моря. Математические модели. М.: Наука. 1981. 360 с.

Ворович И.И., Домбровский Ю.А., Обущенко Н.И., Сурков Ф.А. Задача оптимального управления промыслом конкурирующих рыбных популяций Азовского моря // Докл. АН СССР. 1989. Т. 305. № 4. С. 790–793.

Глуценко Т.И., Боровская Р.В. Степень влияния аномалий температуры воды и численности гребневика *Mnemiopsis leidyi* на уровень пищевой обеспеченности шпрота в нагульный период 2000–2010 годов // Труды Южного научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. 2013. Т. 51. С. 22–26.

Гоптарев Н.П., Симонов А.И., Затучная Б.М., Гершанович Д.Е. Азовское море // Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. СПб.: Гидрометеиздат, 1991. Т. 5. 236 с.

Горстко А.Б. К вопросу о классификации имитационных систем // Труды международного симпозиума по проблемам математического моделирования процессов взаимодействия человеческой активности и окружающей среды. Т. 1. М.: Знание, 1979. С. 72–92.

Горстко А.Б., Домбровский Ю.А., Сурков Ф.А. Модели управления эколого-экономическими системами. М.: Наука. 1984. 119 с.

Дашкевич Л.В., Бердников С.В., Кулыгин В.В. Многолетнее изменение средней солёности Азовского моря // Водные Ресурсы. 2017. Т. 44. № 5. С. 563–572.

Домбровский Ю.А. Оптимальный сбор урожая в модели популяции с перерывающими поколениями // Вопросы кибернетики. 1979. Т. 52. С. 48–59.

Домбровский Ю.А., Обущенко Н.И., Тютюнов Ю.В. Рыбные популяции в стохастической среде: модели управления и выживаемости. Ростов н/Д: Изд-во РГУ, 1991. 160 с.

Домбровский Ю.А., Тютюнов Ю.В. Применение метода статистических испытаний к оценке живучести биологических популяций // Известия СКНЦ ВШ. Естественные науки. 1985. № 2. С. 78–81.

Домбровский Ю.А., Тютюнов Ю.В. Структура ареала, подвижность особей и живучесть популяций // Журнал общей биологии. 1987а. Т. 48. № 4. С. 493–498.

Домбровский Ю.А., Тютюнов Ю.В. О связи видового разнообразия с территориальными размерами изолятов // Экология. 1987б. № 3. С. 3–7.

Дроздов В.В. Особенности многолетней динамики экосистемы Азовского моря под влиянием климатических и антропогенных факторов // Учёные записки Российского государственного гидрометеорологического университета. 2010. Т. 15. С. 155–176.

Ильичев В.Г. Устойчивость, адаптация и управление в экологических системах. М.: Физматлит, 2009. 230 с.

Кулыгин В.В., Дашкевич Л.В., Герасюк В.С. Модельная оценка содержания растворенного кислорода в водах Таганрогского залива на основе спутниковой информации // Информация и космос. 2018. № 1. С. 120–126.

Ляпунов А.А., Багриновская Г.П. О методологических вопросах математической биологии. Математическое моделирование в биологии. М.: Наука, 1975. С. 5–18.

Луц Г.И. Экология и промысел азовской тюльки. Ростов н/Д.: Рост. книжное изд-во, 1986. 88 с.

Луц Г.И. Условия существования, особенности формирования запасов и промысел азовской тюльки. Ростов-н/Д.: ФГУП «АзНИИРХ», 2009. 118 с.

Матишов Г.Г., Гаргона Ю.М., Бердников С.В., Дженюк С.Л. Закономерности экосистемных процессов в Азовском море. М.: Наука, 2006. С. 304.

Менишуткин В.В. Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных. Л.: Наука, 1971. 196 с.

Моисеев Н.Н. Математика ставит эксперимент. М.: Наука, 1979. 223 с.

Моисеев Н.Н. Математические задачи системного анализа. М.: Наука, 1981. 488 с.

Неверова Г.П., Абакумов А.И., Фрисман Е.Я. Влияние промыслового изъятия на режимы динамики лимитированной популяции: результаты моделирования и численного исследования // Математическая биология и биоинформатика. 2016. Т. 11. № 1. С. 1–13.

Никитина А.В., Руднева Т.В., Камышеникова Т.В., Дулягина В.В., Бокарева Т.А. К вопросу о формировании заморных зон в восточной части Азовского моря // Современные проблемы науки и образования. 2015. № 1 (1). URL: <http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=19509>

Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.

Подойницын Д.А. Состояние популяции полупроходного судака (*Sander Lucio-perca* (L.)) в Азовском море в современный период // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоёмов Азово-Черноморского бассейна. Сб. науч. тр. (2004–2005 гг.). Ростов н/Д.: Изд-во Медиа-Пресс, 2006. С. 199–207.

Подойницын Д.А. Современное экологическое состояние популяции судака обыкновенного в Азовском море // Известия высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Естественные науки, 2010а. № 4. С. 111–112.

Подойницын Д.А. Эколого-биологическая оценка состояния популяции судака обыкновенного (*Sander Lucio-perca* L.) в условиях антропогенного преобразования Азово-Донского бассейна. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ростов-н/Д.: ЮФУ, 2010б. 22 с.

Протокол XXV сессии Российско-Украинской комиссии по вопросам рыболовства в Азовском море. Россия, пос. Рожок Рост. обл. 22–25 октября 2013 г. 27 с.

Протокол XXIX сессии Российско-Украинской комиссии по вопросам рыболовства в Азовском море. Россия, г. Ростов-на-Дону, 24–27 октября 2017 г. 23 с.

Протокол XXX сессии Украинско-Российской комиссии по вопросам рыболовства в Азовском море. 23-25 октября 2018 г., г. Киев (Украина), 11 февраля 2019 г., г. Ростов-на-Дону (Россия). 23 с.

Раткович Д.Я. Моделирование взаимозависимых гидрологических рядов (на примерах притока к Аральскому и Азовскому морям) // Водные ресурсы, 1977. № 1. С. 5–15.

Скалаецкая Е.И., Фрисман Е.Я., Шапиро А.П. Дискретные модели динамики численности и оптимизация промысла. М.: Наука, 1979. 168 с.

Тютюнов Ю.В., Домбровский Ю.А., Обущенко Н.И. Оптимальное управление эксплуатируемой популяцией при минимизации риска её вымирания в условиях стохастичности среды обитания // Обзорение прикладной и промышленной математики. М.: Научное изд-во ТВП, 1996. Т. 3. Вып. 3. С. 412–433.

Тютюнов Ю.В., Сенина И.Н., Титова Л.И. Экономический и экологический критерии оптимизации промысла Азовского судака. Опыт имитационного моделирования // Компьютерное моделирование. Экология: учебное пособие / под ред. Г.А. Угольницкого. М.: Вузовская книга, 2000. С. 58–78.

Тютюнов Ю.В., Сенина И.Н., Сурков Ф.А., Ардити Р. Модели оценки риска сокращения численности промысловых популяций рыб // Среда, биота и моделирование экологических процессов в Азовском море. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2001. С. 380–396.

Тютюнов Ю.В., Сенина И.Н., Титова Л.И., Дашкевич Л.В. Оправдался ли долгосрочный прогноз риска вымирания азовского судака? // Биофизика. 2020. Т. 65. № 2. С. 390–401.

Фрисман Е.Я., Кулаков М.П., Ревуцкая О.Л., Жданова О.Л., Неверова Г.П. Основные направления и обзор современного состояния исследований динамики структурированных и взаимодействующих популяций // Компьютерные исследования и моделирование. 2019. Т. 11. № 1. С. 119–151.

Цуникова Е.П., Попова Т.М., Порошина Е.А., Нефедова Е.А. Обеспеченность нерестово-выростных площадей Азово-Кубанского района производителями полупроходных рыб, их рыбоводно-биологическое состояние и масштабы воспроизводства судака и тарани в 2006–2007 гг. // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоёмов Азово-Черноморского бассейна. Сб. науч. тр. (2006–2007 гг.). Ростов н/Д.: Диапазон, 2008. С. 270–293.

Шеннон Р. Имитационное моделирование систем – искусство и наука. М.: Мир, 1978. 418 с.

Akçakaya H.R., Ginzburg L.R. Ecological risk analysis for single and multiple populations // Species conservation: a population biological approach / Eds. A. Seitz, V. Loeschke. Basel: Birkhäuser Verlag, 1991. P. 78–87.

Arditi R., Dacorogna B. Maximum sustainable yield of populations with continuous age-structure // Mathematical Biosciences. 1992. Vol. 110. P. 253–270.

Bartlett M.S. Stochastic population models in ecology and epidemiology. London: Methuen, 1960. 90 p.

Beddington J.R., Taylor D.B. Optimum age specific harvesting of a population // Biometrics. 1973. Vol. 29. P. 801–809.

Berdnikov S.V., Selyutin V.V., Vasilchenko V.V., Caddy J.F. Trophodynamic model of the Black and Azov sea pelagic ecosystem: consequences of the comb jelly, *Mnemiopsis leydei*, invasion // Fisheries Research. 1999. Vol. 42. No. 3. P. 261–289.

Beverton R.J.H., Holt S.J. On the dynamics of exploited fish populations. London: UK ministry of agriculture, fisheries and food: Fishery investigations. 1957. Vol. 19. No. 2. 533 p.

Burgman M.A., Ferson S., Akçakaya H.R. Risk assessment in conservation biology. London: Chapman and Hall, 1993. 314 p.

Clark C.W. The optimal management of renewable resources. New-York: Wiley-Interscience, 1976. 352 p.

Dacorogna B., Weissbaum F., Arditi R. Maximum sustainable yield with continuous age and density-dependent recruitment // Math. Biosci. 1994. Vol. 120. P. 99–126.

Dragon A.C., Senina I., Hintzen N.T., Lehodey P. Modelling South Pacific jack mackerel spatial population dynamics and fisheries // Fisheries oceanography. 2018. Vol. 27. No. 2. P. 97–113.

Efron B., Tibshirani R.J. An introduction to the bootstrap. London: Chapman and Hall, 1993. 143 p.

Getz W.M., Haight R.G. Population harvesting: demographic models of fishes, forest and animal resources. Princeton: Princeton University Press, 1989. 408 p.

Ginzburg L.R., Slobodkin L.B., Jonson K., Bindman A.G. Quasiextinction probabilities as a measure of impact on population growth // Risk Analysis. 1982. Vol. 2. P. 171–181.

May R.M. Biological populations obeying difference equations stable points, stable cycles and chaos // J. Theor. Biol. 1975. Vol. 51. P. 511–524.

Ricker W.E. Stock and recruitment // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. 1954. Vol. 11. P. 559–623.

Roff D.A. Spatial heterogeneity and the persistence of populations // Oecologia. 1974. Vol. 15. P. 245–258.

Senina I.N., Lehodey P., Hampton J., Sibert J. Quantitative modeling of south Pacific and Atlantic albacore populations spatial dynamics // Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography. 2019a. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2019.104667> (in press)

Senina I., Lehodey P., Sibert J., Hampton J. Integrating tagging and fisheries data into a spatial population dynamics model to improve its predictive skills // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2019b. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2018-0470> (in press)

Senina I., Tyutyunov Yu., Arditi R. Extinction risk assessment and optimal harvesting of anchovy and sprat in the Azov Sea // J. Appl. Ecol. 1999. Vol. 36. P. 297–306.

Shelford V.E. Animal communities in temperate America: as illustrated in the Chicago region: a study in animal ecology (No. 5). Chicago, Illinois: University of Chicago Press. 1913. 362 p.

Tyutyunov Yu., Arditi R., Büttiker B., Dombrovsky Yu., Staub E. Modelling fluctuation and optimal harvesting in perch population // Ecological Modelling. 1993. Vol. 69. P. 19–42.

Tyutyunov Yu., Dombrovsky Yu., Arditi R., Surkov F. The influence of dispersal behavior on metapopulation viability // Journal of Biological System. 1996. Vol. 4. No. 2. P. 227–290.

Tyutyunov Yu., Senina I., Jost C., Arditi R. Risk assessment of the harvested pike-perch population of the Azov Sea // Ecological Modelling. 2002. Vol. 149. P. 297–311.

Vincent T.L. Renewable resource management // Applications of Multicriteria Optimization in Engineering and Science / ed. by W. Stadler. New York: Plenum Press, 1987. P. 161–186.

Vincent T.L., Grantham W. Optimality in Parametric Systems. New York: Wiley, 1981. 243 p.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

Тютюнов Юрий Викторович – д.ф.-м.н., гл.н.с., ЮНЦ РАН; yuri.tyutyunov@yandex.ru

Титова Людмила Игоревна – с.н.с., Институт математики, механики и компьютерных наук им. И.И. Воровича, Южный федеральный университет; litova@sfedu.ru

Сенина Инна Николаевна – к.ф.-м.н., с.н.с. Collecte Localisation Satellites (CLS), Space Oceanography Division, France; isenina@groupcls.com

Дашкевич Людмила Владимировна – к.г.н., в.н.с., ЮНЦ РАН; ldashkev@ssc-ras.ru