



ВОЗДЕЙСТВИЕ НЕЛИНЕЙНОГО ПРОМЫСЛА НА ДИНАМИКУ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

Е.В. Ласт, Э.В. Сычева, Е.Я. Фрисман

Работа посвящена построению и исследованию математической модели динамики численности биологических популяций, подверженных сезонному промыслу. Особое внимание уделяется формализации зависимости величины изъятия от текущей численности популяции и технических характеристик промысла, а также анализу противоречий между стремлением к максимальному равновесному улову и устойчивостью популяционной динамики. Результаты моделирования сопоставляются с данными промысловой статистики для ряда конкретных видов рыб и беспозвоночных.

Введение

Природные популяции подвержены воздействию множества факторов как биотической, так и абиотической природы. В результате динамика численности биологических видов оказывается весьма нелинейной. В рассмотрении механизмов сложных флуктуаций численности одно из центральных положений занимает метод математического моделирования популяционной динамики. Математические модели сегодня используются для объяснения механизмов популяционной динамики, для анализа роли факторов различной природы в изменениях, происходящих в экосистемах. В условиях, когда вмешательство человека становится все более определяющим в развитии биоценозов, при моделировании крайне необходимо специально учитывать роль антропогенных воздействий. Целенаправленная регуляция численности промысловых животных - необходимое условие продуманного, рачительного использования их природных запасов. Такая регуляция должна быть направлена на поддержание оптимальных размеров популяции, создание и сохранение оптимальной возрастной и половой структуры, то есть на обеспечение условий стабильного получения возможно большего количества биологической продукции при эксплуатации популяций [1].

Для эксплуатируемых популяций периодический процесс антропогенного изъятия является неотъемлемой частью жизненного цикла. При этом промысловое изъятие осуществляется по другим закономерностям, нежели снижение численности популяции в ходе естественной смертности. Вместе с тем, интенсивность промысла сама по себе может весьма сложно зависеть от плотности популяции добываемых животных. Так, для мелких пушных зверей, особенно белки, оказывается, характерна сложная зависимость интенсивности

охоты (количества промышленяющих охотников) от численности животных в данный охотничий сезон. Охотники ведут интенсивный промысел при большой плотности зверей и практически отказываются от промысла в периоды депрессии численности [1-3]. Нелинейная зависимость величины промыслового изъятия от численности популяции оказывается одним из основных факторов, определяющих характер динамики заготовок маньчжурской белки [4]. Еще более сильно и сложно зависит от численности (плотности) популяций (стад и скоплений) интенсивность рыбного промысла [5-7]. Именно это является одной из центральных причин хорошо известных трудностей и неудач при получении прогнозов улова. Таким образом, при анализе механизмов динамики численности промысловых видов рыб необходимо явно учитывать особенности и результаты их промысла.

В связи с этим возникает ряд интересных как в теоретическом, так и в практическом плане задач. Так, задача оптимального управления заключается в получении максимальной прибыли и сохранении эксплуатируемой части популяции на оптимальном уровне. В свою очередь, это требует разработки наилучших стратегий эксплуатации для различных популяций. Список работ в этой области обширен (см., например, [8-10]). Вместе с тем, многие прикладные аспекты остаются неизученными. Так, на наш взгляд, до сих пор недостаточно внимания уделялось противоречию между получением максимальной прибыли и устойчивостью популяционной динамики. Для структурированных популяций открытым остается вопрос о влиянии промысла на популяционную динамику. Отметим, что эта задача может быть решена исключительно с помощью моделирования, так как для многих ценных промысловых видов все популяции данного вида подвергаются регулярному изъятию и характер их «естественной» динамики не может быть изучен посредством наблюдений.

Данная работа продолжает направление исследований, сформулированное А.П. Шапиро [9,11,12] и Р.М. Мэем [13,14]. Предлагается простая математическая модель динамики численности промысловых популяций с сезонным размножением, ориентированная на описание и исследование результатов промыслового воздействия. Приводятся результаты аналитического исследования некоторых вариантов этой модели и оценки их параметров на основании данных промысловой статистики. Особое внимание уделяется анализу характера и устойчивости динамики эксплуатируемой популяции.

Математическая модель динамики численности локальной однородной популяции, подверженной промыслу

Полагаем, что изменение численности локальной популяции за время жизненного цикла определяется следующими процессами: размножением, естественной смертностью и промыслом. Опишем изменение численности за время годового цикла в соответствии с общими принципами построения моделей популяционной динамики в дискретном времени [9-13].

Обозначим через X_n численность популяции в n -м году, оставшуюся после естественной убыли и промысла. С этой численностью популяция вступает в размножение. Пусть в результате размножения появилось $B(X_n)$ новых особей (B - функция, описывающая зависимость численности потомков от числа родителей), которые после выживания пополняют численность популяции в $(n+1)$ -м году на величину $S_1(B(X_n))$ (S_1 - функция, описывающая зависимость численности выживших особей от числа родившихся). Кроме того, из X_n особей, вступивших в размножение в n -м году, до $(n+1)$ -го года доживет какая-то часть, которую мы

обозначим через $S_2(X_n)$. Ясно, что разности $B(X_n)-S_1(B(X_n))$ и $X_n-S_2(X_n)$ - это число особей, потерянных в результате естественной смертности. Следовательно, численность популяции в отсутствие промысла $(n+1)$ -го года составила бы

$$Z_{n+1} = F(X_n) = S_1(B(X_n)) + S_2(X_n). \quad (1)$$

При этом предполагается, что особи, пополнившие популяцию за счет размножения, уже не отличаются по популяционным параметрам от взрослых особей, участвующих в размножении, то есть популяция считается однородной и не обладающей возрастной структурой. Функцию $F(X)$ и ее график принято называть соответственно функцией и кривой воспроизводства [5-7]. Первое слагаемое в выражении для $F(X)$ принято называть пополнением, а величину X - родительским запасом. График функции $R(X)=S_1(B(X))$ в этом случае называется кривой пополнения [6,7]. Для промысловых популяций рыб, например, наиболее часто используются кривые Бивертон - Холта $R=X/(a+bX)$ и Рикера $R=a_1Xe^{-bX}$. Последняя зависимость выведена У.Е. Рикером [6] при изучении связи запаса и пополнения у лососевых, имеющих, как известно, весьма сложную возрастную структуру. Вместе с тем, данная модель позволяет получить хорошие результаты и при описании динамики популяций с одновозрастным стадом [9], поэтому в дальнейшем все общие результаты мы будем иллюстрировать на примере модели Рикера.

Второе слагаемое в $F(X)$ описывает процесс выживания родительской части популяции. Естественно выбрать его в виде $S_2(X)=s(X)X$, где $s(X)<1$ - коэффициент выживаемости. Обычно этот коэффициент считается либо постоянным, либо убывающим с ростом численности. (Важным частным случаем однородной популяции является популяция вида с неперекрывающимися поколениями, для которой $S_2(X)=0$. В этом случае кривые пополнения и воспроизводства совпадают.)

Для однородных популяций с пополнением, описываемым кривой Рикера, коэффициент выживаемости удобно принять равным $s(X)=a_2e^{-bX}$ и соответственно $S_2(X)=a_2Xe^{-bX}$. В этом случае функция воспроизводства также оказывается «рикеровской»: $F(X)=aXe^{-bX}$ (где $a=a_1+a_2$), а соответствующие модели имеют простой вид и неплохо отражают особенности динамики реальных рыбных популяций [6,7].

В общем случае функцию воспроизводства можно представить в виде

$$F(X) = aX\varphi(X), \quad (2)$$

где $\varphi(X)$ - функция, характеризующая изменение приспособленности с увеличением численности. Обычно предполагается, что функция $\varphi(X)$ является монотонно убывающей, то есть $\varphi'(X)<0$ и $\varphi(0)=1$, что связано с лимитирующим воздействием среды обитания [8]. Отметим, что при наличии так называемой общественной агрегации в популяциях высших животных функция $\varphi(X)$ может и не быть монотонной [15,16], однако этот случай требует специального рассмотрения и лежит несколько в стороне от целей данной работы. Параметр a играет роль репродуктивного потенциала популяции - он равен максимально возможной скорости роста численности, которая (при отсутствии общественной агрегации) достигается при начальной численности, близкой к нулю.

Формализация зависимости промыслового изъятия от величины промысловых усилий и численности популяции

Учтем теперь влияние промысла. Считаем, что в результате промысла

изымается некоторое количество особей Y , причем величина изъятия зависит от текущего значения численности. Поскольку к моменту промысла $(n+1)$ -го года численность популяции равна $Z_{n+1}=F(X_n)$, то

$$Y_{n+1} = G(Z_{n+1}) = G(F(X_n)). \quad (3)$$

Зависимость $G(Z)$ будем называть функцией промысла. Наиболее часто рассматривается случай, когда величина изъятия либо фиксирована, либо пропорциональна текущему значению численности $Y=G(Z)=uZ$, причем доля изъятия u постоянна (см., например, [8-10]). Однако в реальной ситуации очень трудно добиться независимости величины или доли изъятия от численности популяции (точнее, от величины облавливаемого стада). Функция промысла может быть достаточно сложной, в частности, она может зависеть от различных параметров, определяемых условиями и интенсивностью промысла, которая, в свою очередь, измеряется величиной промысловых усилий. Под промысловыми усилиями здесь понимается количество использованных стандартизированных орудий промысла (количество вынуженных сетей, время траления, тоннаж рыболовецких судов и т.п.). Обозначим эту величину буквой f . Формализуем зависимость объема изъятия от величины промысловых усилий. Для этого воспользуемся хорошо разработанной методологией описания процессов взаимодействия в системе «хищник - жертва» или «ресурс - потребитель» [16,17].

В соответствии с концепцией парных взаимодействий естественно считать объем изъятия пропорциональным произведению величины промысловых усилий и текущего значения численности. Однако такая зависимость (фактически постулируемая в работах М.Б. Шефера [18] и его последователей [19]) хороша только при сопоставимых (малых) значениях запасов и усилий. Если же величина промысловых усилий велика, а численность популяции мала, объем промысла будет зависеть только от численности популяции (пропорционален ей с коэффициентом, определяемым биологическими особенностями вида и методами промысла). В свою очередь, при большой численности популяции (и малом количестве усилий) объем промысла будет зависеть только от величины промысловых усилий (пропорционален этой величине). Этим требованиям удовлетворяет функция $G(F)$, выбранная в виде «трофической» функции [16] с насыщением как по численности популяции F , так и по числу усилий f ,

$$G(F) = \rho f F / [(m+f)(1+\mu F)]. \quad (4)$$

Используемые здесь параметры носят ясный содержательный смысл: ρ - максимально возможная доля изъятия (при $f \rightarrow \infty$, $F \rightarrow 0$ ясно, что $\rho \leq 1$); m - величина промысловых усилий, обеспечивающая долю изъятия, равную половине от максимально возможной при заданном уровне численности; $1/\mu$ - величина численности популяции, при которой изымаемая доля равна половине от максимально возможной при заданных промысловых усилиях.

Исследованию эффектов насыщения в биологических моделях много внимания уделял А.Д. Базыкин [15,16]. Именно его схему рассуждений мы использовали при выводе формулы (4). Однако нам не известны работы, в которых в явном виде применялись бы подобные формулы, учитывающие эффекты насыщения при формализации зависимости величины улова от количества применяемых усилий. Заметим, наконец, что вид функции (4) хорошо отражает известный в промысловой статистике факт, заключающийся в том, что величина изъятия, приходящегося на одно промысловое усилие (G/f), падает с ростом числа усилий.

В дальнейшем мы сосредоточимся на рассмотрении частного случая

зависимости (4): $\rho=1, \mu=0$ (можно выловить все, и нет насыщения по численности популяции), то есть

$$G(F) = fF/(m+f) \quad (5)$$

и доля изъятия однозначно определяется величиной промысловых усилий.

Учитывая, что численность популяции, с которой она вступает в размножение в $(n+1)$ -м году, равна разности между численностью популяции до промысла и величиной промыслового изъятия, получим

$$X_{n+1} = Z_{n+1} - Y_{n+1}. \quad (6)$$

С учетом соотношений (1) и (3)

$$X_{n+1} = F(X_n) - G(F(X_n)) = \Phi(X_n). \quad (7)$$

Подставляя (5) в (7), получаем следующий вид модели динамики численности однородной промысловой популяции, ориентированной на описание и исследование результатов промыслового воздействия:

$$X_{n+1} = F(X_n) - f_n F(X_n)/(m+f_n) = mF(X_n)/(m+f_n). \quad (8)$$

Если функцию воспроизводства выбрать в соответствии с моделью Рикера $F(X) = aXe^{-bX}$, то уравнение (8) будет иметь вид

$$X_{n+1} = maX_n e^{-bX_n}/(m+f_n). \quad (9)$$

Переходя к относительным единицам численности $x=bX$, получаем простейшую модель динамики промысловой популяции

$$x_{n+1} = amx_n e^{-x_n}/(m+f_n). \quad (10)$$

Определение максимального равновесного уровня изъятия

Заметим, что значения величин промысловых усилий во многих случаях известны для достаточно длительного временного промежутка, причем зачастую они сильно меняются от года к году.

Если бы величину промысловых усилий можно было определять директивно, то задача оптимизации изъятия свелась бы к определению оптимальной величины усилий. Для модели (10) величина промысловых усилий однозначно определяет долю изъятия из популяции $u=f/(m+f)$. В работе [20] было показано, что для модели Рикера оптимальная доля изъятия, обеспечивающая максимальный равновесный уровень изъятия, равна соответствующему значению *устойчивой* равновесной относительной численности ($u_M = x_M^* = bX_M^*$) и однозначно определяется параметром a из уравнения $a = e^{u_M}/(1-u_M)$. Зная эту долю изъятия, мы могли бы определить оптимальную (обеспечивающую максимальный равновесный уровень изъятия) величину промысловых усилий: $f_M = mu_M/(1+u_M)$, директивно зафиксировать усилия на этой величине и перевести популяцию в оптимальное устойчивое положение равновесия. Основная трудность здесь связана с тем, что промысловые усилия не удается фиксировать. Их динамика во времени определяется рядом факторов, связанных как с технической обеспеченностью промысла, так и с состоянием промысловой популяции. По-видимому, большую роль играет зависимость величины промысловых усилий от численности облавливаемой популяции.

Будем считать величину усилий функцией численности $f_n = f(x_n)$ (помня, что, возможно, это сложная функция $f_n = f(F(x_n))$), поскольку усилия, скорее всего,

зависят от текущего значения численности), параметры которой определяются техническими условиями промысла. В этом случае ненулевые равновесные решения уравнения (10) неявно определяются соотношением

$$m + f(x^*) = am e^{-x^*}, \quad (11)$$

а условия их устойчивости $|d/dx[amxe^{-x}/(m+f(x))]|_{x=x^*} < 1$, учитывая (11), можно записать в виде

$$|1 - x^* - x^* f'(x^*) / (m + f(x^*))| < 1$$

или

$$-1 < f'(x^*) / (m + f(x^*)) < (2 - x^*) / x^*. \quad (12)$$

Исследование модели при степенной зависимости усилий от численности популяции

Численные исследования динамики некоторых промысловых видов рыб [21] показывают, что зависимость величины усилий от численности популяции может быть формализована степенной функцией $f = \gamma[F(x)]^\alpha$. В этом случае уравнение (10) преобразуется к виду

$$x_{n+1} = am_0 x_n e^{-x_n} / \{m_0 + [ax_n e^{-x_n}]^\alpha\} = \Phi(x), \quad (13)$$

где $m_0 = m/\gamma$.

При $\alpha > 0$ график функции $\Phi(x)$ пересекает биссектрису первого координатного угла в двух точках: нулевой и ненулевой (рис. 1), причем нулевое равновесие неустойчиво, если $a > 1$ ($\Phi'(0) = a$), а ненулевое может быть как устойчивым, так и неустойчивым. При $\alpha < 0$ естественно положить $\Phi(0) = \lim_{x \rightarrow 0} \Phi(x) = 0$. В этом случае график функции пересекает биссектрису либо в одной нулевой точке и целиком лежит под биссектрисой, либо в трех точках: нулевой и двух ненулевых (рис. 2), причем нулевое равновесие всегда устойчиво: $\Phi'(x) \rightarrow 0$ при $x \rightarrow 0$. Из двух ненулевых равновесий одно, меньшее, всегда неустойчиво (в нем $\Phi' > 1$), а второе - устойчиво. Таким образом, в рамках данной

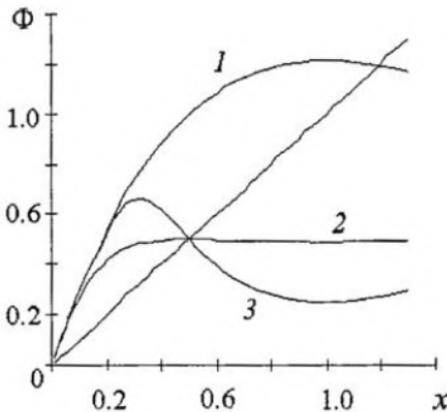


Рис. 1. График функции $\Phi(x)$ при $\alpha > 0$. Кривые соответствуют следующим значениям параметров: 1 - отсутствие промысла; 2 - $m=1$, $\alpha=2$; 3 - $m=1$, $\alpha=7$

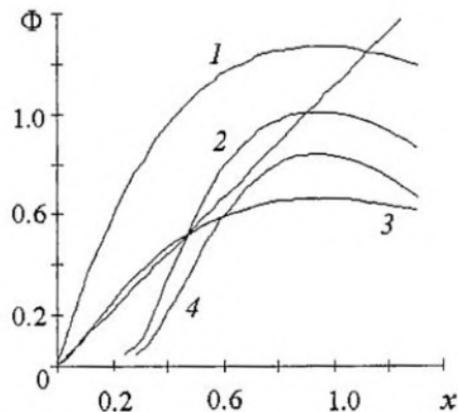


Рис. 2. График функции $\Phi(x)$ при $\alpha < 0$. Кривые соответствуют следующим значениям параметров: 1 - отсутствие промысла; 2 - $m=1$, $\alpha=-0.5$; 3 - $m=1$, $\alpha=-0.7$; 4 - $m=0.5$, $\alpha=-7$

модели при $\alpha > 0$ монотонное вымирание популяции оказывается невозможным, однако при $\alpha < 0$ оно произойдет, если численность окажется ниже некоторого критического уровня (равного значению меньшего ненулевого положения равновесия).

Существование и устойчивость стационарного значения численности

Рассмотрим вопрос о существовании стационарного значения численности популяции для модели (13), обеспечивающего максимальный уровень изъятия в равновесном режиме. Все нетривиальные стационарные точки (13) удовлетворяют уравнению

$$m_0 + (ax^*e^{-x^*})^\alpha = am_0e^{-x^*}. \quad (14)$$

Равновесный объем популяции, обеспечивающий максимальный уровень изъятия, определяется равенством $a = e^{x_M^*}/(1-x_M^*)$, как показано выше. Подставляя это значение в (14), получим $m_0 + (x_M^*/(1-x_M^*))^\alpha = m_0/(1-x_M^*)$, откуда

$$m_0 = (x_M^*/(1-x_M^*))^{\alpha-1}. \quad (15)$$

Это соотношение определяет связь между параметрами m_0 , α и x_M^* (причем x_M^* взаимно-однозначно связано с параметром a) для модели (13). Зафиксировав любые два параметра, можно определить значение третьего, которое гарантирует существование оптимального состояния равновесия, обеспечивающего максимум стационарного вылова.

Предположим, что равенство (15) выполняется, и исследуем положение равновесия на устойчивость. Несложные выкладки показывают, что величина $f'(x_M^*)/(m+f(x_M^*))$ для модели (13) оказывается равной $\alpha(1-x_M^*)$. Подставляя это в (12), получаем искомые условия устойчивости для модели (13) в виде ограничений на параметр α

$$-1/(1-x_M^*) = \alpha_1 < \alpha < \alpha_2 = (2-x_M^*)/[x_M^*(1-x_M^*)]. \quad (16)$$

При выполнении условий (15) и (16) для модели (13) (рис. 3) промысел приводит численность популяции к устойчивому оптимальному равновесию. Однако, если α превосходит α_2 , то $\Phi'(x_M^*)$ оказывается меньше (-1), оптимальное равновесие x_M^* неустойчиво и возникают колебания численности, вызванные «оптимальным» промыслом с переменной долей изъятия.

При $\alpha < \alpha_1$ $\Phi'(x_M^*)$ оказывается больше 1 и оптимальное равновесие x_M^* вновь неустойчиво. Если численность популяции оказывается больше x_M^* , то промысел выведет популяцию на ненулевое стационарное состояние $x^* > x_M^*$. Если же численность популяции оказывается меньше x_M^* , то популяция под действием промысла вырождается. Разность между устойчивым равновесным состоянием x^* и неустойчивым x_M^* может служить в этом случае мерой устойчивости популяции по отношению к промыслу. Она показывает, какое снижение

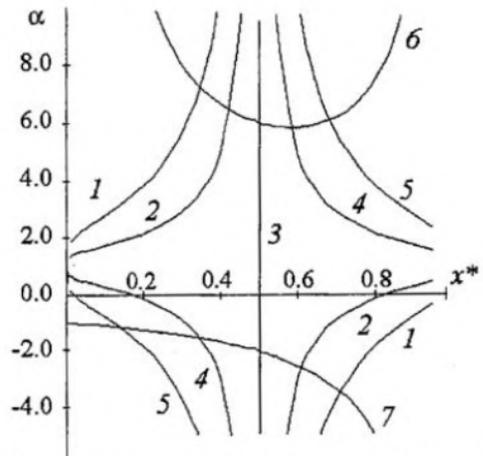


Рис. 3. Области существования и устойчивости оптимальных равновесий. Кривые 1-5 соответствуют равенству (15) при разных m : 1 - 0.02; 2 - 0.2; 3 - 1.0; 4 - 5.0; 5 - 50.0; кривая 6 соответствует верхней (α_2), а 7 - нижней (α_1) границам устойчивости

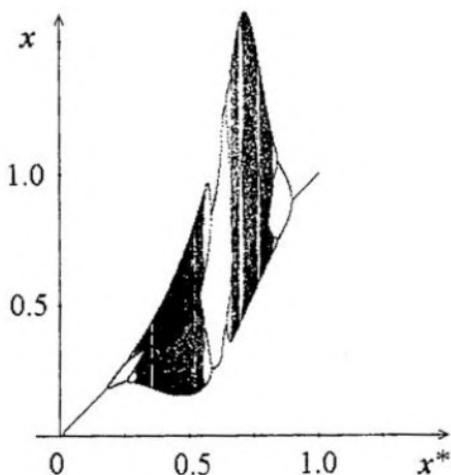


Рис. 4. Бифуркации численности при оптимальном промысле в модели (13)

2, 4) и хаосу. Дальнейший рост x_M^* приводит к обратной редукции хаоса до циклов конечной длины (8, 4, 2). Цикл длины 2 наблюдается в достаточно большом интервале значений x_M^* , включающем $x_M^*=0.6$, а затем примерно при $x_M^*=0.65$ бифурцирует в цикл длины 4, который (по-видимому, после серии бифуркаций, не наблюдаемых в данном масштабе графиков) сменяется хаотической динамикой. Этот хаос в свою очередь (при $x_M^*\approx 0.8$), редуцируется до циклов длины 8, 4, 2, причем последний сменяется устойчивой стационарной точкой. Следует подчеркнуть, что стационарная точка x_M^* существует всегда (на бифуркационной диаграмме она лежит на биссектрисе первого координатного угла), но в областях циклов и хаоса она является неустойчивой и на диаграмме не выявляется.

Это означает, что устойчивость оптимальной промысловой стратегии при фиксированных высоких значениях параметра α (интенсивности изменения промысловых усилий с ростом численности) весьма немонотонно зависит от оптимального равновесного уровня численности x_M^* и, соответственно, от репродуктивного потенциала популяции a . Эта стратегия оказывается устойчивой только при низких или весьма высоких значениях репродуктивного потенциала, но не устойчива при средних его значениях.

Оценки параметров модели по данным промысловой статистики

Были проведены оценки параметров модели (10) для ряда конкретных популяций промысловых видов рыб и беспозвоночных: калифорнийского желтоперого тунца *Thunnus albacares* салаки *Clupea harengus membras* Рижского залива, западно-камчатского минтая *Theragra chalcogramma* и камчатского краба *Paralithodes camtschatica*. Исходными данными служили сведения о величинах годовых уловов и затраченных усилиях [19], обозначим их Y_n^* и f_n^* , соответственно. Заметим, что под величиной усилий в данном случае понимается суммарное за год (точнее, за путину) количество стандартизированных усилий, специализированных для каждого объекта промысла: для тунца и салаки - количество неводов, для минтая - время траления, для краба - число поднятых сетей-ловушек. В соответствии с (5) и (10) модельные величины уловов

$$Y_n = f_n F(X_{n-1}) / (m + f_n) = f_n a X_{n-1} e^{-bX_{n-1}} / (m + f_n) = \kappa f_n a x_{n-1} e^{-x_{n-1}} / (m + f_n),$$

численности популяции относительно равновесного уровня оказывается фатальным и приводит к ее вырождению.

Бифуркационная диаграмма для уравнения (13) в зависимости от равновесной численности x_M^* приведена на рис. 4. Параметр α зафиксирован на уровне $\alpha=12.0$; m_0 пересчитывается по формуле (15) на каждом шаге в предположении, что промысел происходит «оптимально» и обеспечивает существование текущего значения x_M^* . Как видно на графике, рост x_M^* от 0 до 0.5 (то есть рост a в соответствии с формулой $a=e^{\alpha m} / (1-x_M^*)$ от 1 до $2e^{0.5}$) приводит к переходу от стабильной динамики к колебаниям (циклам длины

где $\kappa=1/b$.

Задача оценки параметров модели заключается в подборе таких значений a , m , κ и x_0 , при которых последовательность $\{Y_n\}$ наилучшим образом аппроксимирует известную последовательность $\{Y_n^*\}$. При этом относительные численности x_n определяются из уравнения (10), а величины промысловых усилий считаются заданными $f_n=f_n^*$. Основная трудность в решении этой задачи состоит в том, что модель нелинейна как по переменным, так и по параметрам. В связи с этим может возникнуть проблема неоднозначности при определении оценок, интерпретации модели и т.д. [22]. Поскольку оценка коэффициентов в данном случае имеет в большей степени иллюстративное, нежели практическое значение, то можно ограничиться поиском локального минимума целевой функции с учетом априорных представлений о величинах подбираемых параметров. Так, например, число усилий m не может быть отрицательным, репродуктивный потенциал не должен быть слишком большим и т.д. Задача решалась численно методом Левенберга - Марквардта [22], реализованным в пакете MathCAD 2001 Pro. Целью расчета были наборы параметров, обеспечивающие минимум целевой функции $LU=\sum(\ln Y_n^* - \ln Y_n)^2$.

Для проверки качества реконструкции на основе предлагаемой модели был применен метод «ретропрогнозирования» [23]. Для этого при подборе параметров из рассмотрения были исключены последние пять значений последовательностей $\{Y_n^*\}$ и $\{f_n^*\}$, а затем делался прогноз на тот же период времени. Для оценки качества прогноза, в свою очередь, вычислялась средняя относительная ошибка δ .

В табл. 1 приведены вычисленные значения параметров, а также значения коэффициента детерминации R^2 для реального и модельного рядов данных и величина δ . В скобках указаны значения, полученные при ретропрогнозировании.

Графики реальной (сплошная линия) и модельной (штриховая линия) динамики уловов для каждого из рассмотренных случаев приведены на рис. 5. Пунктирной линией представлены результаты реконструирования укороченного ряда и прогноз, сделанный на основе этой оценки. Как видно из графиков, модельная и фактическая динамика уловов достаточно близки, что свидетельствует в пользу применимости модели. Кроме того, при исключении из рассмотрения нескольких точек вычисления приводят практически к тем же оценкам параметров, что свидетельствует в пользу определенной устойчивости модели по отношению к ошибкам и случайным отклонениям в данных. Вместе с

Таблица 1

Значения параметров модели (10), полученные по данным реального промысла

Вид	Тунец	Салака	Минтай	Краб
a	4.08 (4.08)	2.38 (2.39)	2.21 (2.17)	2.58 (2.58)
m	0.03 (0.03)	793.54 (790.70)	73.86 (75.06)	2.80 (2.85)
κ	274.90 (274.82)	657.96 (661.36)	4591 (4495)	95.59 (95.59)
x_0	0.8 (0.8)	1.5 (1.5)	0.2 (0.2)	0.95 (0.95)
R^2	0.81 (0.82)	0.63 (0.63)	0.87 (0.87)	0.81 (0.82)
δ	16.5%	9.8%	22%	9.2%

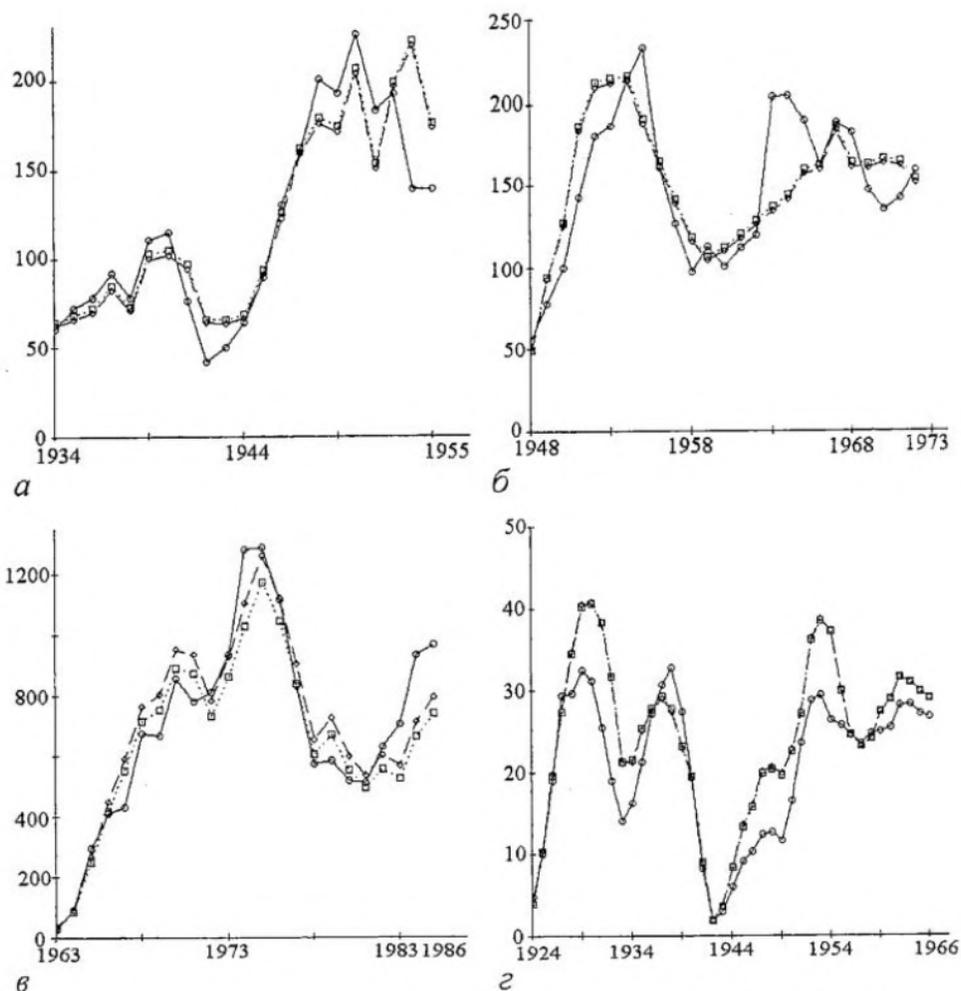


Рис. 5. Реальная, модельная динамика и ретропрогноз уловов: а - тунца, млн. фунтов; б - салаки, тыс. ц; в - минтая, тыс. т; г - краба, млн. шт. По оси абсцисс - годы

тем, средняя относительная ошибка прогноза достаточно велика, следовательно, модель может быть улучшена, например, включением дополнительных характеристик (климатических факторов, данных о кормовой базе и т.д.).

Наличие возрастной структуры

До сих пор рассматривалась ситуация, при которой все выжившие на первом году жизни особи «пополняли» родительскую популяцию (или стадо производителей) и уже не отличались от них по популяционным параметрам. Однако в большинстве случаев формирование нерестового стада осуществляется за счет разновозрастных классов особей, каждая из которых прошла свой путь развития от рождения до вступления в размножение. В предположении, что основное действие плотностно зависимых факторов сосредоточено на первом году жизни и после нереста все особи родительского стада погибают (как это происходит, например, у лососевых), уравнение динамики численности родительского стада в отсутствие промысла можно записать в виде

$$X_{n+k} = \sum_{i=0}^{k-1} a_{k-i} X_{n+i} \varphi(X_{n+i}).$$

Здесь k - максимальный возраст особей в родительском стаде; a_i - коэффициент, характеризующий вклад в репродуктивный потенциал соответствующего возрастного класса. Это уравнение удобно представить в виде

$$X_{n+k} = a \sum_{i=0}^{k-1} \gamma_{k-i} X_{n+i} \varphi(X_{n+i}) = F(X_n, X_{n+1}, \dots, X_{n+k-1}), \quad (17)$$

где $a = \sum a_i$, $\gamma_i = a_i/a$, $\sum \gamma_i = 1$. Величина a соответствует репродуктивному потенциалу популяции; коэффициенты γ_i характеризуют равновесную возрастную структуру родительского стада (это доли соответствующих возрастов, умноженные на относительную продуктивность данного возраста). Если продуктивность (прежде всего количество и качество икры и мальков) не зависит от возраста родителей, то γ_i точно равны долям соответствующих возрастов в родительском стаде и могут быть оценены на основе репрезентативных промысловых выборов.

Как и в предыдущем случае, будем считать $\varphi(X)$ экспонентой, а зависимость усилий от численности описывать степенной функцией $f = \gamma [F(x)]^\alpha$, тогда для промысловой популяции с функцией воспроизводства (17) получим следующее уравнение динамики:

$$x_{n+k} = am_0 \sum_{i=0}^{k-1} \gamma_{k-i} x_{n+i} e^{-x_{n+i}} / \{m_0 + [a \sum_{i=0}^{k-1} \gamma_{k-i} x_{n+i} e^{-x_{n+i}}]^\alpha\}. \quad (18)$$

Заметим, что в случае, когда родительское стадо гибнет после нереста, как уже указывалось, кривая воспроизводства и кривая пополнения совпадают. Поскольку дальнейшие результаты будут иллюстрироваться данными по динамике промысла лососевых видов рыб, выбор функции воспроизводства в виде (17) определяется еще и тем обстоятельством, что именно для этих видов У.Е. Рикер ввел и обосновал зависимость между величинами запаса и пополнения [6].

Уравнение (18) аналогично (13) и его стационарные решения удовлетворяют соотношению $x^* = am_0 x^* e^{-x^*} / \{m_0 + [ax^* e^{-x^*}]^\alpha\}$, что в точности совпадает со стационарным решением модели (13). Подробное исследование модели (18),

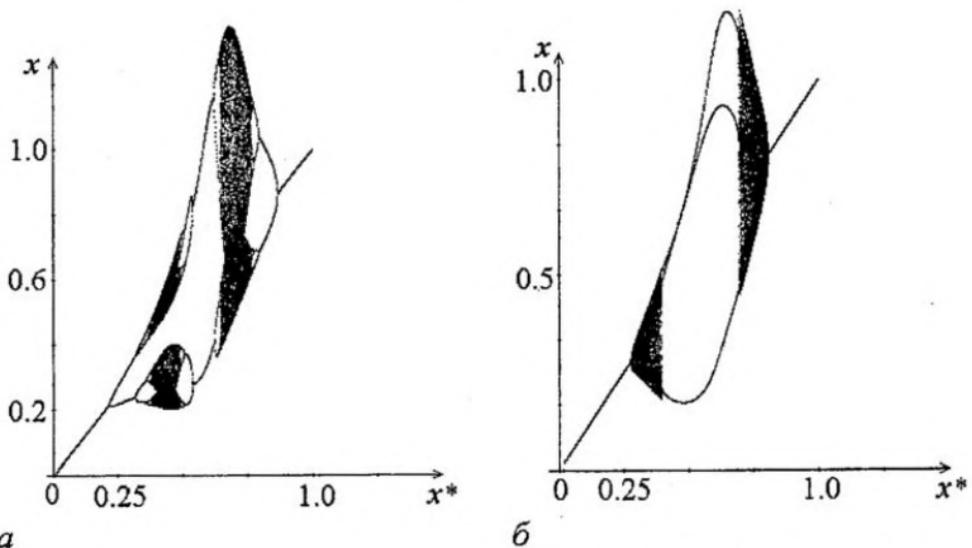


Рис. 6. Бифуркации численности популяции с двухвозрастным нерестовым стадом при оптимальном промысле для разных значений γ_2 : а - 0.1; б - 0.6

проведенное в работе [14], показывает, что одинаковыми оказываются и области значений параметров, в которых эти решения являются устойчивыми.

Таким образом, большинство результатов анализа воздействия промысла на популяционную динамику, полученных для (13), автоматически переносятся на модель (18). Вместе с тем, следует отметить, что на характер бифуркационных переходов существенное влияние будет оказывать возрастная структура популяции [24,25]. На рис. 6 приведены бифуркационные диаграммы системы (18) в зависимости от x_M^* при оптимальном m и $k=2$ для различных значений возрастных коэффициентов. Как видно из рисунков, тип возникающих при потере устойчивости колебаний зависит от структуры репродуктивной части популяции. Так, появление первой серии бифуркаций здесь происходит лишь в том случае, если численность старшей возрастной группы не превышает 30% от общей численности нерестового стада, в противном случае при потере устойчивости начинается нерегулярная динамика, в зоне которой есть также «окна» с циклами конечной длины.

Оценка коэффициентов модели по данным реального промысла

Основное внимание мы сосредоточим теперь на попытке сопоставления результатов моделирования с данными о промысле лососевых видов рыб. Для численного подбора коэффициентов модели (18) были взяты данные об общих американских уловах тихоокеанских лососей (нерки, кеты, кижуча и чавычи) в Беринговом море у Западной Аляски [26].

Обозначим величины реальных уловов в i -м году как Y_i^* , а модельных - Y_i . Модельные величины абсолютных уловов для популяции, обладающей возрастной структурой, динамика которой описывается уравнением (18), удовлетворяют соотношению

$$Y_{n+k-1} = p y_{n+k-1} = p (a \sum_{i=0}^{k-1} \gamma_{k-i} x_{n+i} e^{-x_{n+i}})^{\alpha+1} / \{m_0 + [a \sum_{i=0}^{k-1} \gamma_{k-i} x_{n+i} e^{-x_{n+i}}]^{\alpha}\}, \quad (19)$$

Здесь $p=1/b$ - коэффициент пересчета относительных численностей в абсолютные.

Задача оценки параметров модели состоит в определении таких значений коэффициентов a , p , m_0 , α и γ_i , а также начальных значений численности, при которых последовательность $\{Y_i\}$ наилучшим образом аппроксимировала бы известную последовательность $\{Y_i^*\}$. Оценка столь большого числа параметров по достаточно ограниченной выборке представлялась нецелесообразной. Было решено определить значения возрастных коэффициентов γ_i из косвенных соображений. Поскольку есть данные о возрастной структуре ряда локальных популяций (нерки, кеты, кижуча и чавычи), то мы выбрали значения возрастных коэффициентов в соответствии с этими данными. Ясно, что произвол здесь достаточно велик, но все же это сильно сократило число параметров, которые мы оценивали по динамике промысла.

Таблица 2

Возрастная структура камчатских популяций лососевых

Вид	γ_1	γ_2	γ_3	γ_4	γ_5	γ_6	γ_7
Кета	0	0	0.649	0.333	0.018	-	-
Нерка	0	0	0.044	0.487	0.469	-	-
Кижуч	0	0	0.413	0.01	0.553	0.013	0.011
Чавыча	0	0	0	0.126	0.368	0.465	0.041

Параметры модели (18), полученные на основе данных
реального промысла

Вид	Нерка	Кета	Кижуч	Чавыча
a	11.26 (11.26)	2.27 (2.62)	5.19 (5.13)	13.30 (13.30)
p	24.60 (22.77)	53.73 (52.3)	4.84 (4.96)	26.12 (17.98)
m	91.06 (139.06)	6.27 (5.37)	0.5 (0.5)	6.79 (3.27)
α	3.76 (4.34)	-2.67 (-2.77)	-5.14 (-5.3)	-1.52 (-1.77)
R^2	0.81 (0.81)	0.61 (0.76)	0.80 (0.84)	0.73 (0.69)
δ	26.1%	17.8%	31.3%	13.3%

Исходя из эмпирических данных о жизненных циклах лососей, параметр k модели (5) был принят для нерки и кеты равным 5, для кижуча и чавычи равным 7. Значения возрастных коэффициентов чавычи, кеты и кижуча были зафиксированы на уровне, характерном для популяций р. Большая, нерки - на уровне популяции оз. Азабачьего на Камчатке [27,28], эти коэффициенты приведены в табл. 2.

Подбор остальных коэффициентов модели (a , p , m_0 и α), как и в случае с однородной популяцией, велся по методу наименьших квадратов, реализованному в пакете MathCAD 2001 Pro на основе метода Левенберга - Марквардта. Минимизировалась функция $LU = \sum_n (\ln Y_n^* - \ln Y_n)^2$. Для модели возрастной популяции также был применен метод ретропрогнозирования. Из рассмотрения исключались последние пять значений последовательности $\{Y_n^*\}$, а затем делался прогноз на тот же период времени. Для оценки качества прогноза, в свою очередь, вычислялась средняя относительная ошибка δ .

Полученные значения параметров модели, дающие наилучшую аппроксимацию, приведены в табл. 3, в скобках приведены значения, полученные при ретропрогнозировании. Как видно из таблицы, коэффициент детерминации R^2 для реального и модельного рядов данных оказывается достаточно высоким, что показывает наличие сильной взаимосвязи между статистическими данными и модельным приближением к ним. Оценки, полученные по полному и укороченному ряду, отличаются незначительно, что позволяет говорить об определенной устойчивости модели по отношению к ошибкам в данных.

Графики реальной (сплошная линия) и модельной (штриховая линия) динамики уловов для каждого из рассмотренных случаев приведены на рис. 7. Пунктирной линией представлены результаты реконструирования укороченного ряда и прогноз, сделанный на основе этой оценки. Как видно из графиков, модельная и фактическая динамика уловов достаточно близки, что также свидетельствует в пользу применимости модели. Вместе с тем, средняя относительная ошибка прогноза достаточно велика, следовательно, эта модель также может быть улучшена включением дополнительных характеристик.

Ранее данная модель без учета эксплуатации была подробно исследована аналитическими методами на предмет существования и устойчивости стационарных точек [25]. Обращаясь к результатам этой работы, находим, что полученные значения возрастных коэффициентов и репродуктивного потенциала кеты и кижуча соответствуют устойчивому стационарному состоянию в популяции, не подверженной промыслу. Таким образом, может быть сделано предположение, что реальная нерегулярная динамика этих видов в значительной

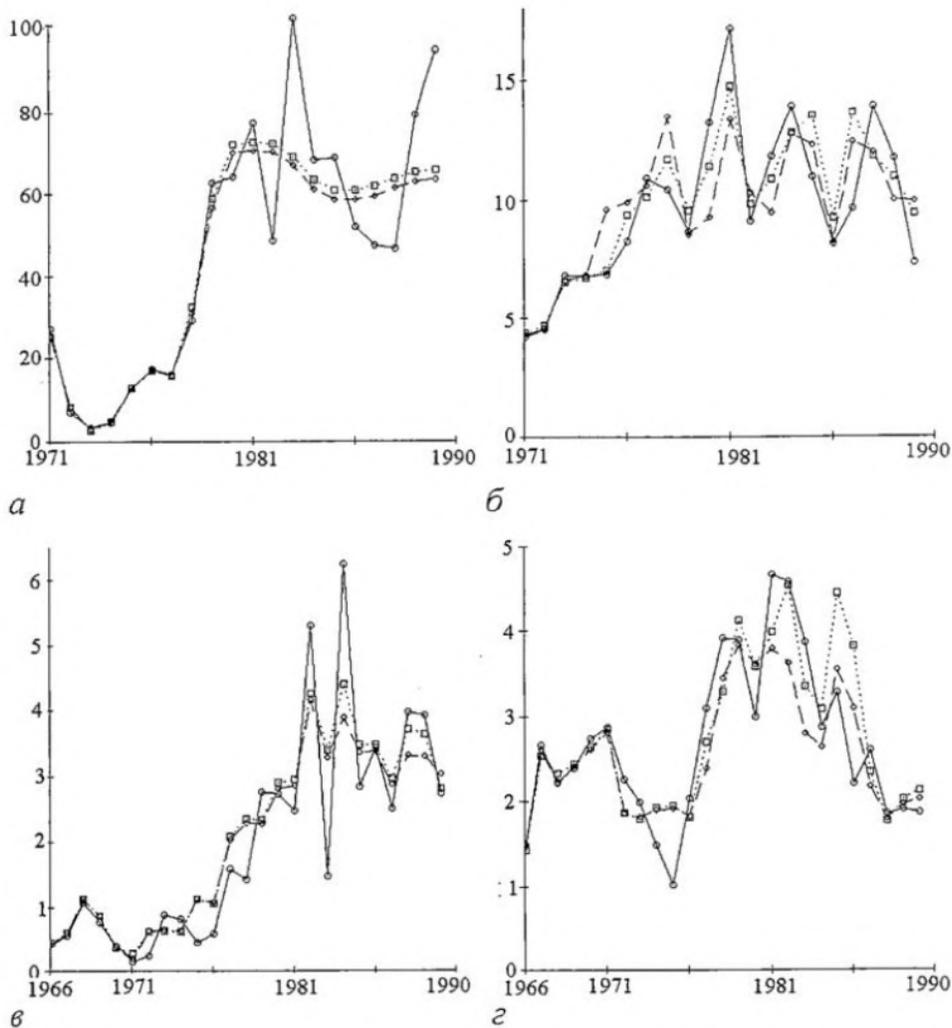


Рис. 7. Реальная, модельная динамика и ретропрогноз уловов: а - нерки; б - кеты; в - кижуча; г - чавычи, тыс. т. По оси абсцисс - годы

мере оказывается связанной именно с многолетним промыслом. Однако проверка этой гипотезы требует дальнейших исследований. Значения коэффициентов, полученные для нерки и чавычи, соответствуют нерегулярной динамике и в неэксплуатируемых популяциях, следовательно, существующие колебания могут быть обусловлены как естественными факторами, так и ведением промысла, либо совокупностью различных факторов.

Заключение

Построена и исследована обобщенная дискретная математическая модель динамики численности локальных популяций, ориентированная на описание динамических перестроек, происходящих под воздействием нелинейного промысла. Предложенная модель позволяет исследовать динамику как однородных, так и возрастных популяций.

Формализована зависимость промыслового изъятия от величины промысловых усилий и текущей численности популяции. Показано, что, если величина усилий нелинейно зависит от численности, то интенсификация промысла

неизбежно приводит либо к вырождению популяции, либо к возникновению сложных динамических режимов, в том числе хаотических.

Получены условия существования и устойчивости стационарных значений численности, обеспечивающих максимальный равновесный улов. Определены типы динамических режимов, возникающих при выходе параметров за границы областей устойчивости.

Оценены параметры модели для нескольких конкретных видов рыб и беспозвоночных по данным промысловой статистики.

Следует подчеркнуть, что отказ от любого из основных предположений, таких как выбранный качественный вид функции воспроизводства или нелинейность зависимости величины улова от усилий, приводит к существенному рассогласованию модельных результатов и данных наблюдений. При этом конкретные функциональные зависимости, по-видимому, здесь не очень принципиальны и отражают скорее пристрастие авторов, чем существо дела. Так, мы пытались вместо модели Рикера при описании воспроизводства использовать модель Хассела [13,14]; при описании функции промысла - учитывать насыщение по численности [29], а также использовать другие виды трофической функции [16,17]. Число параметров при этом, как правило, возрастало, причем не пропорционально увеличению адекватности и точности модели, однако основным выводом о том, что промысел существенным образом влияет на популяционную динамику и часто препятствует ее регуляризации, оставался неизменен. В тех моделях, где удавалось добиться согласования результатов моделирования с данными промысловой статистики, вылов нелинейно зависел от величины промысловых усилий, а усилия - от численности популяции. Именно это мы и пытались продемонстрировать в данной работе на самых простых популяционных моделях.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, гранты № 99-01-00633, 03-01-00044.

Библиографический список

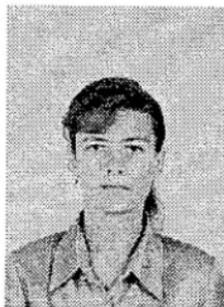
1. *Русанов Я.С.* Охота и охрана фауны: Влияние охоты на структуру популяций охотничьих угодий. М.: Лесн. пром-сть, 1973.
2. *Формозов А.Н.* Колебания численности промысловых животных. М.; Л.: Коиз, 1935.
3. *Кириц И.Д.* Белка. Киров: Волго-Вят. кн. изд-во. Кировское отделение, 1973.
4. *Ashikmina E.V., Frisman E.Ya., Skaletskaya E.I., Kulikov A.N.* Mathematical model for dynamics of the number of pelf products from the local population of Manchurian squirrels // *Ecological Modelling*. 1985. Vol. 30. P. 145.
5. *Бивертон Р., Холт С.* Динамика численности промысловых рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1969.
6. *Richer W.E.* Stock and recruitment // *Th. J. Fisheries Res. Bard. Can.* 1954. Vol. 11, № 5. P. 559.
7. *Рикер У.Е.* Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1979.
8. *Гимельфарб А.А., Гинзбург Л.Р., Полуэктов Р.А. и др.* Динамическая теория биологических популяций. М.: Наука, 1974.
9. *Скалецкая Е.И., Фрисман Е.Я., Шапиро А.П.* Дискретные модели динамики численности популяций и оптимизация промысла. М.: Наука, 1979.

10. *Абакумов А.И.* Управление и оптимизация в моделях эксплуатируемых популяций. Владивосток: Дальнаука, 1993.
11. *Шапиро А.П.* Математические модели конкуренции // В сб.: Управление и информация. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1974. Вып. 10. С.5.
12. *Шапиро А.П., Луппов С.П.* Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии. М.: Наука, 1983.
13. *May R.M.* Simple mathematical models with very complicated dynamics // Nature. 1976. Vol. 261. № 5560. P. 459.
14. *May R.M.* When two and two make four: nonlinear phenomena in ecology// Proc. R. Soc. London, 1986. В 228, № 1252. P. 241.
15. *Базыкин А.Д.* Модель динамики численности и проблема сосуществования близких видов // Журнал общей биологии. 1969. Т. 30, № 3. С.259.
16. *Базыкин А.Д.* Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М.: Наука, 1985.
17. *Holling C.S.* The functional response of predator to prey density and its role in mimicry and population regulation. // Mem. Entomol. Soc. Canada. 1965. Vol. 45. P. 1.
18. *Schaefer M.B.* Some aspects of the dynamics of population important to the management of the commercial marine fisheries // Bull. Inter-Am. Trop. Tuna Comm. 1(2). 1954. P. 27.
19. *Локишина И.Е.* Динамика промысла и оценка вылова. М.: Пищ. пром-сть, 1978.
20. *Фрисман Е.Я., Сычева Э.В., Израильский Ю.Г.* Математическое моделирование динамики численности однородных популяций промысловых видов рыб // Дальневосточный математический сборник. Владивосток: Дальнаука, 2002. Т. 3, № 1. С. 108.
21. *Фрисман Е.Я., Сычева Э.В., Израильский Ю.Г.* Динамическая неустойчивость популяции промыслового вида, связанная с воздействием промысла // Докл. РАН. 2001. Т. 380, № 3. С. 425.
22. *Бард Й.* Нелинейное оценивание параметров / Пер. с англ. М.: Статистика, 1979.
23. *Грешилов А.А., Стакун В.А., Стакун А.А.* Математические методы построения прогнозов. М.: Радио и связь, 1997.
24. *Ласт Е.В., Фрисман Е.Я.* Влияние промысла на популяционную динамику проходных видов рыб // Изв. вузов. Прикладная нелинейная динамика. 2002. Т. 10, № 1-2. С. 157.
25. *Ласт Е.В., Луппов С.П., Фрисман Е.Я.* Динамическая неустойчивость в математической модели динамики численности популяций лососевых видов рыб // Дальневосточный математический журнал. Владивосток: Дальнаука, 2001. Т. 2, №1. С. 114.
26. *Чигиринский А.И.* Промысел тихоокеанских лососей в Беринговом море // Экология и трофические связи промысловых рыб дальневосточных морей: Известия ТИНРО. 1994. Т. 116. С. 142.
27. *Чигиринский А.И.* Глобальные природные факторы, промысел и численность лососевых // Рыбное хозяйство. 1993. № 2. С.19.
28. *Кравченко П.З.* Дискретная модель динамики численности возрастных групп самок нерки // В сб. научных трудов: Математическое управление в популяционной биологии. ДВНЦ АН СССР. Владивосток, 1985. С. 21.
29. *Сычева Э.В.* Характеристики промысла, определяющие устойчивость равновесной численности эксплуатируемой популяции // Юбилейный сборник научных трудов: к 30-летию ИАПУ ДВО РАН. Владивосток, 2001. С. 367.

INFLUENCE OF A NONLINEAR TRADE ON NATURAL POPULATIONS' DYNAMICS

E.V. Last, E.V. Sycheva, E.Ya. Frisman

This work is devoted to construction and research of mathematical model of number dynamics of biological populations subjected to seasonal trade. The special attention is given to formalization of dependence the catch size from present number of a population and trading characteristics, and also to analysis of contradictions between aspiration for maximum profit and stability of population dynamics. Simulation data are compared with fishery statistics for some concrete species of fishes and invertebrates.



Ласт Елена Валерьевна - родилась в пос. Кировском Приморского края (1976), окончила факультет прикладной математики Дальневосточного государственного технического университета (1999). Защитила диссертацию на соискание ученой степени кандидата физико-математических наук (2002) в Институте автоматизации и процессов управления ДВО РАН (Владивосток) по специальности «биофизика». Работает научным сотрудником в лаборатории математического моделирования экологических систем ИАПУ ДВО РАН. Основные научные интересы сосредоточены в области математического моделирования популяционных процессов, теории колебаний и хаоса в экологических системах. Опубликовала 16 работ по этим направлениям.

E-mail: last@iacp.dvo.ru



Сычева Элина Владимировна - родилась в Воронеже (1971), окончила технологический факультет Дальневосточного государственного института рыбной промышленности и хозяйства (Дальрыбвтуз) (1994). Защитила диссертацию на соискание ученой степени кандидата биологических наук (1999) в Институте автоматизации и процессов управления ДВО РАН (Владивосток) по специальности «биофизика». Работает научным сотрудником в лаборатории математического моделирования экологических систем ИАПУ ДВО РАН. Основные научные интересы связаны с исследованием детерминированных колебаний и хаоса в экологических системах, математическим моделированием динамики промысловых популяций. Опубликовала 42 работы по этой тематике.

E-mail: sycheva@iacp.dvo.ru



Фрисман Ефим Яковлевич - родился в 1948 году в Сталинабаде (ныне Душанбе), окончил Новосибирский государственный университет (1971). После окончания НГУ работает в Институте автоматизации и процессов управления ДВО РАН. С 1988 года является заведующим лабораторией математического моделирования экологических систем ИАПУ ДВО РАН. Защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата биологических наук (1982, Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск) и доктора биологических наук (1989, Институт биофизики ДВО РАН, Красноярск) в области математической теории эволюции. Автор 4 монографий (Изд-во «Наука» и Изд-во ДВО АН СССР). Опубликовал более

120 научных работ по общим вопросам математического моделирования и по конкретным моделям экологических и популяционных систем. Соросовский профессор.

E-mail: frisman@mail.ru