



## ВЛИЯНИЕ ПРОМЫСЛА НА ПОПУЛЯЦИОННУЮ ДИНАМИКУ ПРОХОДНЫХ ВИДОВ РЫБ

*Е.В. Ласт, Е.Я. Фрисман*

Предлагается и обосновывается математическая модель (рекуррентное уравнение с запаздыванием) динамики численности неоднородной популяции проходных видов рыб. Найдены условия, при которых в системе возникают регулярные и хаотические колебания. Исследуется влияние на популяционную динамику двух различных стратегий промыслового изъятия. Предполагается, что объем изъятия зависит от величины промысловых усилий и текущего значения численности. Показано, что если величина промысловых усилий нелинейно зависит от численности популяции, то интенсификация такого промысла неизбежно приводит либо к колебаниям и хаотической динамике численности, либо к вырождению популяции.

### Введение

На современном этапе развития общества антропогенное воздействие на природные системы стало сравнимо по своим масштабам с естественными явлениями и процессами. Человек активно вмешивается в протекание глобальных геофизических процессов, причем в большинстве ситуаций это вмешательство носит негативный характер: нарушение озонового слоя, исчезновение лесов и полезных ископаемых, загрязнение мирового океана и т.д. В то же время человечество, несмотря на развитие техники и технологий, все так же зависит от окружающей среды.

Особенностью биологических систем является их способность к самоорганизации, то есть возникновению сложных динамических режимов при отсутствии внешних воздействий. Поэтому нельзя заниматься проблемами управления экосистемами и отдельными популяциями без предварительного качественного анализа. Уникальность природных систем не позволяет проводить крупномасштабные эксперименты, а последствия неверного решения могут оказаться катастрофическими. В связи с этим особое значение приобретает метод математического моделирования реальных систем с обязательным учетом особенностей и результатов их эксплуатации.

Проблеме моделирования динамики численности локальных однородных популяций, а также решению задачи оптимального управления для таких популяций посвящены сотни исследований. Над этой проблемой работали Р. Мэй,

А.П. Шапиро, Е.И. Скалецкая и многие другие. Классифицированы типы динамических режимов, исследованы сценарии переходов от регулярного поведения к хаотическому и обратно, для многих конкретных популяций выработаны стратегии эксплуатации, сохраняющие численность на оптимальном уровне из года в год (см., например, [1-3]). Однако наиболее ценные объекты промысла имеют, как правило, многолетние жизненные циклы и сложную возрастную структуру. В качестве примера здесь можно привести осетровых, сиговых и лососевых рыб, некоторые виды которых представлены двадцатью и более возрастными группами, имеющими различную промысловую ценность. Кроме того, для интенсивно эксплуатируемых популяций часто невозможно определить, какие динамические изменения вызваны внутривидовыми механизмами, а какие обусловлены именно антропогенным воздействием. Математическое моделирование в данной ситуации является основным методом, позволяющим изучить отдельно влияние биотических и абиотических факторов на популяционную динамику. В данной работе исследуется характер изменений в динамике численности проходных промысловых рыб, вызванных промыслом. Естественно, при этом необходимо провести предварительное исследование модели без учета промыслового изъятия. Работа носит теоретический характер и направлена, в первую очередь, на решение проблемы изучения влияния оптимального управления на динамику сложноструктурированной популяции.

### Вывод модельного уравнения

Опишем динамику численности свободной, неэксплуатируемой локальной популяции проходных рыб. Особенность таких видов состоит в том, что их жизненный цикл начинается в реке, затем особи скатываются в море (это может происходить в разном возрасте), а после нагула возвращаются на нерест в родную реку. Будем предполагать, что сразу после размножения все особи погибают. Популяцию считаем изолированной, то есть исключим возможность прихода на нерест рыб из других водоемов. Структуру такой популяции можно условно изобразить в виде схемы, приведенной на рис. 1. Здесь приняты следующие обозначения:

$x$  - количество личинок от икры, отложенной самками всех нерестовых групп;

$u_{ij}$ ,  $x_{ij}$  - неполовозрелые и нерестовые возрастные группы самок, соответственно;

$\gamma_{ij}$  - плодовитость соответствующей нерестовой возрастной группы, то есть среднее число икринок от одной самки;

$i \in [0, m]$ ,  $j \in [0, r]$  - количество лет, прожитых в реке и море, соответственно;

$p_{ij}$  и  $q_{ij}$  - коэффициенты перехода из одной возрастной группы в другую ( $q_{ij}$  - коэффициент перехода в нерестовую группу) представляют собой произведения соответствующего коэффициента выживания и доли распределения по соответственным ветвям схемы.

Долю самок в когорте возраста  $ij$  считаем равной  $\alpha_{ij}$ . Будем считать, что выживаемость личинок зависит от их количества, коэффициент выживаемости обозначим как  $f(x)$ . Параметр  $n$  определяет номер года, в который ведется наблюдение. Тогда количество личинок, вылупившихся из икры в  $n$ -ом году,

$$x_n = \sum_{\xi} \sum_{\eta} \gamma_{\xi\eta}(n) x_{\xi\eta}(n). \quad (1)$$

В соответствии со схемой можем записать

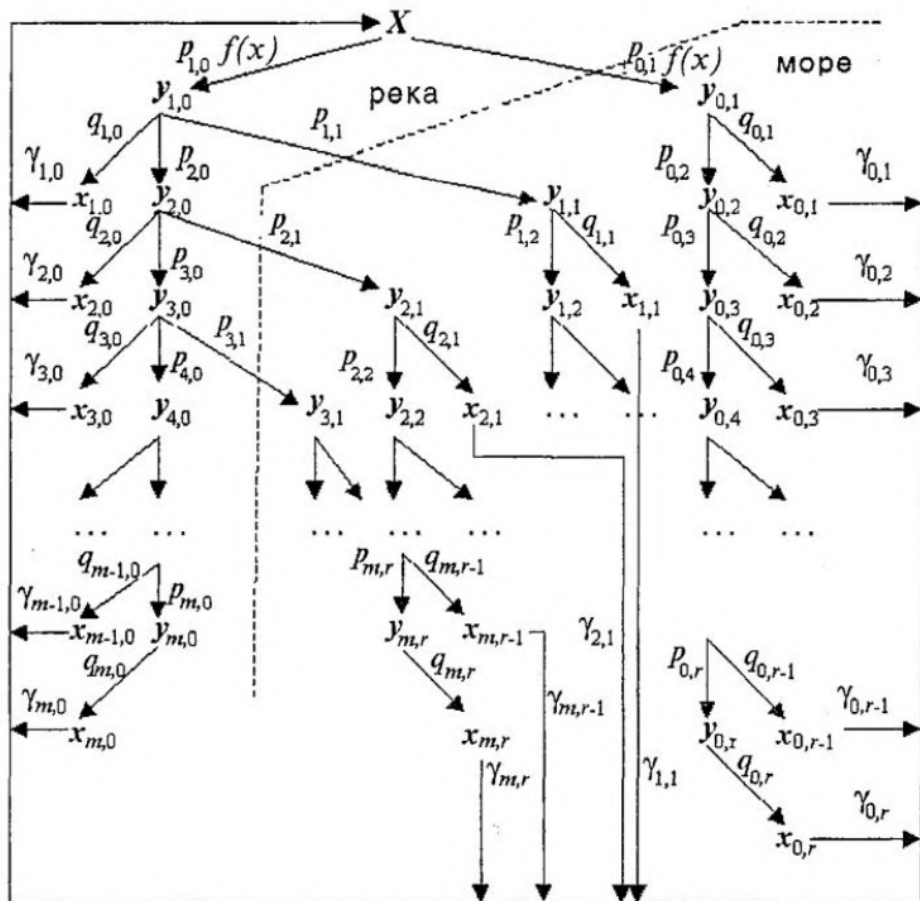


Рис.1. Схема возрастной структуры типичной популяции лососевого вида рыб

$$y_{1,0}(n) = p_{1,0} x_{n-1} f(x_{n-1}),$$

$$x_{1,0}(n) = \alpha_{1,0} q_{1,0} y_{1,0}(n) = \alpha_{1,0} q_{1,0} p_{1,0} x_{n-1} f(x_{n-1}),$$

$$y_{1,1}(n) = p_{1,1} y_{1,0}(n-1) = p_{1,1} p_{1,0} x_{n-2} f(x_{n-2}),$$

$$x_{1,1}(n) = \alpha_{1,1} q_{1,1} y_{1,1}(n) = \alpha_{1,1} q_{1,1} p_{1,1} p_{1,0} x_{n-2} f(x_{n-2}),$$

Выделим только нерестовые группы самок

$$x_{0,1}(n) = \alpha_{0,1} q_{0,1} p_{0,1} x_{n-1} f(x_{n-1}),$$

$$x_{0,2}(n) = \alpha_{0,2} q_{0,2} p_{0,2} p_{0,1} x_{n-2} f(x_{n-2}),$$

$$x_{0,r}(n) = \alpha_{0,r} q_{0,r} \prod_{l=1}^r p_{0,l} x_{n-r} f(x_{n-r}).$$

В случае, если рыба перед нагулом в море и последующим нерестом проводит один год в реке, имеем

$$x_{1,0}(n) = \alpha_{1,0} q_{1,0} p_{1,0} x_{n-1} f(x_{n-1}),$$

$$x_{1,1}(n) = \alpha_{1,1} q_{1,1} p_{1,1} p_{1,0} x_{n-2} f(x_{n-2}),$$

$$x_{1,r}(n) = \alpha_{1,r} q_{1,r} p_{1,r} \prod_{l=0}^r p_{1,l} x_{n-r-1} f(x_{n-r-1}).$$

В общей формуле численности нерестовой группы вида  $x_{2,j}(n)$  появится второе произведение коэффициентов вида  $p_{i,0}$

$$x_{2,r}(n) = \alpha_{2,r} q_{2,r} \prod_{l=0}^{r-1} p_{2,l} \prod_{s=1}^2 p_{s,0} x_{n-r-2} f(x_{n-r-2}).$$

Продолжая процесс далее по схеме, получим формулу численности произвольной группы

$$x_{m,r}(n) = \alpha_{m,r} q_{m,r} \prod_{l=0}^{r-1} p_{m,l} \prod_{s=1}^m p_{s,0} x_{n-r-m} f(x_{n-r-m}).$$

Теперь можно переписать уравнение (1) в виде

$$x_n = \sum_{\xi=0}^m \sum_{\substack{\eta=0 \\ \xi+\eta \geq 1}}^r \gamma_{\xi\eta} \alpha_{\xi\eta} q_{\xi\eta} \prod_{l=0}^{\xi-1} p_{\xi,l} \prod_{s=1}^{\xi} p_{s,0} x_{n-\xi-\eta} f(x_{n-\xi-\eta}).$$

Пусть  $k = m + r$  ( $k$  - максимально возможный возраст рыбы рассматриваемого вида), тогда получаем

$$x_{n+k} = \sum_{\xi=0}^m \sum_{\substack{\eta=0 \\ \xi+\eta \geq 1}}^r \gamma_{\xi\eta} \alpha_{\xi\eta} q_{\xi\eta} \prod_{l=0}^{\xi-1} p_{\xi,l} \prod_{s=1}^{\xi} p_{s,0} x_{n+i} f(x_{n+i}),$$

где  $i = k - \xi - \eta$ . Для данного диапазона изменения индексов  $\xi$  и  $\eta$  имеем  $i \in [0, k - 1]$ . Чтобы записать полученное общее уравнение динамики численности в более компактном виде, сделаем замену переменных

$$\sigma_i = \sum_{\substack{\xi+\eta=k-i}} \gamma_{\xi\eta} \alpha_{\xi\eta} q_{\xi\eta} \prod_{l=0}^{\xi-1} p_{\xi,l} \prod_{s=1}^{\xi} p_{s,0}, \quad a = \sum_{i=0}^{k-1} \sigma_i, \quad \alpha_i = \sigma_i / a.$$

Коэффициенты  $\alpha_i$  показывают долю в нерестовом стаде рыб возраста  $k - i$ , а их сумма равна 1. Биологический смысл мультипликативного параметра  $a$  - среднее число выживших мальков, вылупившихся из икры, отложенной одной самкой.

Итак, теперь можно записать окончательный вид модельного уравнения

$$x_{n+k} = a \sum_{i=0}^{k-1} \alpha_i x_{n+i} f(x_{n+i}). \quad (2)$$

В соответствии с моделью Рикера коэффициент выживаемости личинок  $f(x)$  можно выбрать, в частности, в виде

$$f(x) = \exp(-\beta x),$$

где параметр  $\beta$  характеризует внутривидовую конкуренцию. Такой вид зависимости был получен У.Е. Рикером при изучении связи запаса и пополнения в рыбных популяциях и получил хорошее экспериментальное подтверждение при исследованиях динамики лососевых видов рыб [4, 5]. Введем в рассмотрение относительные единицы численности, то есть сделаем замену  $\beta x \rightarrow x$ . Тогда коэффициент выживаемости примет вид

$$f(x) = \exp(-x). \quad (*)$$

В дальнейшем все общие результаты будем иллюстрировать на этом примере.

### Неподвижные точки и их устойчивость

Рассмотрим уравнение вида (2) при следующих предположениях:

- коэффициенты  $\alpha_i \geq 0$ ,  $\sum \alpha_i = 1$ ,  $a > 0$ ;

• функция  $f(x)$  монотонно убывает на  $[0, +\infty)$ ,  $f(0) = 1$ .

Точка  $x_0 = 0$  существует всегда. Ее устойчивость зависит от корней характеристического уравнения

$$\lambda^k = a \sum_{i=0}^{k-1} \alpha_i \lambda^i. \quad (3)$$

При  $a > 1$ , то среди корней есть превосходящий по величине 1, то есть тривиальная точка будет неустойчивой [6].

*Лемма 1.* Пусть  $\mu^k = \sum_{i=0}^{k-1} A_i \mu^i$ ,  $\sum |A_i| < 1$ . Тогда  $|\mu| < 1$ .

*Доказательство.* Предположим противное:  $|\mu| \geq 1 \Rightarrow 1/|\mu| \leq 1$ .

$$1 = |\sum A_i \mu^{i-k}| \leq \sum |A_i| < 1.$$

Таким образом, при  $0 < a < 1$  все корни уравнения (3) по модулю меньше 1, и нулевая неподвижная точка устойчива; при  $a = 1$  уравнение (3) имеет корень, равный 1. Данный корень простой, поэтому устойчивость теряется и в системе в этот момент «рождается» нетривиальная неподвижная точка [6]. Она задается уравнением

$$1 = af(x^*),$$

поэтому существует при  $a > 1$ . Положим

$$\varphi(x^*) = a(f(x^*) + x^*f'(x^*)) = 1 + x^*f'(x^*)/f(x^*) \leq 1.$$

Характеристическое уравнение принимает вид

$$\lambda^k = \varphi(x^*) \sum_{i=0}^{k-1} \alpha_i \lambda^i. \quad (4)$$

Функция  $x^*(a)$  монотонно возрастает при  $a \rightarrow \infty$ , поэтому для изучения  $x^*$  достаточно исследовать поведение корней уравнения вида

$$\lambda^k = \Phi \sum \alpha_i \lambda^i \quad (5)$$

при  $\Phi \leq 1$ . Из леммы 1 следует, что при  $|\Phi| < 1$  все корни этого уравнения по модулю меньше 1.

### Важный частный случай

В качестве примера рассмотрим подробно случай  $k=2$ , то есть максимально возможный возраст особи - 2 года. В природе примером такой ситуации могут служить популяции горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*). Этот случай можно разобрать до конца. Уравнение (5) принимает вид

$$\lambda^2 - \Phi \alpha_1 \lambda - \Phi \alpha_0 = 0.$$

Обозначим  $p = -\Phi \alpha_1$ ,  $q = -\Phi \alpha_0$  и изобразим в плоскости  $(p, q)$  область, внутри которой стационарная точка остается устойчивой. Она имеет вид треугольника (рис. 2). При выходе параметров модели за границы треугольника неподвижная точка теряет устойчивость, и динамика системы становится нелинейной. Потеря устойчивости происходит, когда корень характеристического уравнения становится больше (-1), в этом случае уравнение имеет вид:  $1 + \Phi \alpha_1 - \Phi \alpha_0 = 0$ , то есть  $\Phi = 1/(\alpha_0 - \alpha_1) = 1/[\alpha_0 - (1 - \alpha_0)] = 1/(2\alpha_0 - 1)$ . При комплексной потере устойчивости  $\Phi = -1/\alpha_0$ . Видно, что значения  $\Phi$  в этих двух случаях совпадают при  $\alpha_0 = 1/3$ . Итак, если  $\alpha_0 < 1/3$ , то потеря устойчивости происходит через -1; если  $\alpha_0 > 1/3$ , то она комплексная.

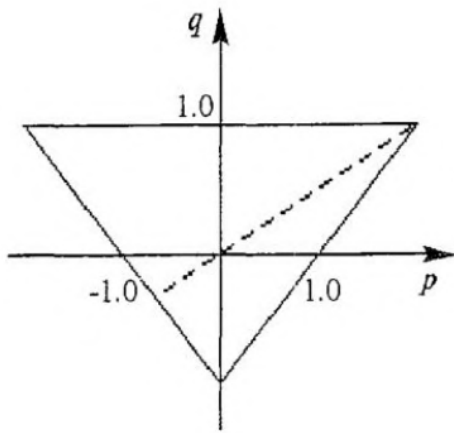


Рис. 2. Треугольник устойчивости в случае  $k=2$

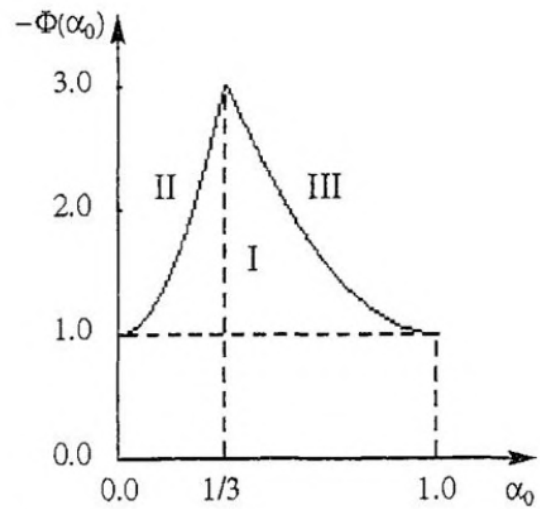


Рис. 3. Области устойчивости стационарной точки при  $k=2$

Области значений параметров, при которых стационарная точка устойчива, а также области, в которых известен тип популяционной динамики (циклы, инвариантные кривые и т.д.) представлены на рис. 3. Если параметры модели попадают в область I, стационарная точка будет устойчива; при переходе в область II в системе наблюдаются циклы периодов 2, 4, 8 и т.д.; при переходе из области I в область III в системе возникают колебания, а в фазовом пространстве - замкнутые инвариантные кривые.

Рассмотрим случай  $0 < \alpha_0 < 1/3$ . В момент потери устойчивости уравнение имеет вид  $\lambda^2 - (\Phi\alpha_0 - 1)\lambda - \Phi\alpha_0 = 0$ . Это квадратное уравнение, имеющее два различных действительных корня  $(-1)$  и  $\Phi\alpha_0 = \alpha_0 / (2\alpha_0 - 1) < 1$ . Следовательно,  $(-1)$  - простой корень и динамика системы будет представлена циклом с периодом в 2 года [6].

Самый простой случай комплексной потери устойчивости - через  $(1)^{1/3}$ . Он соответствует значениям параметров  $\alpha_0 = \alpha_1 = 1/2$ . При таких параметрах в системе  $x_{n+2} = a[1/2 x_{n+1} f(x_{n+1}) + 1/2 x_n f(x_n)]$  возникает цикл периода 3 [6]. Бифуркационная диаграмма системы (при варьировании параметра  $a$ ) для этого случая представлена на рис. 4. Как видно на диаграмме, стационарная точка теряет устойчивость при  $a \approx 7.89$  и в системе действительно реализуется цикл периода 3. Далее, после нескольких бифуркаций, динамика становится хаотической.

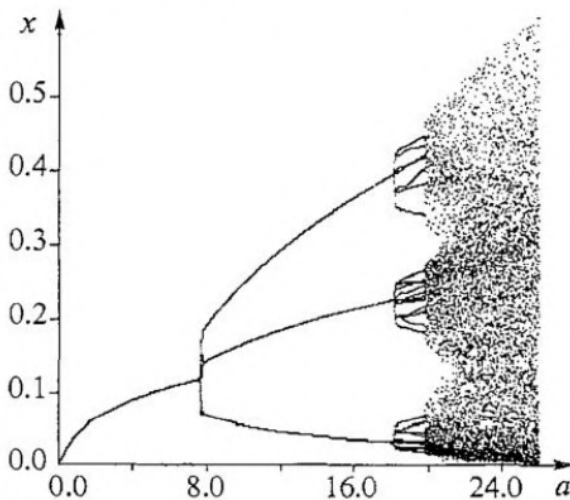


Рис. 4. Бифуркационная диаграмма системы при  $k=2, \alpha_0 = \alpha_1 = 0.5$

Построенная модель применялась для численного исследования динамики ряда реальных камчатских популяций лососевых, а именно: популяций кеты (*Oncorhynchus keta*), кижуча (*Oncorhynchus kizhutsch*) и чавычи (*Oncorhynchus tshawytscha*) р. Большая и нерки (*Oncorhynchus nerka*) оз. Азабачьего. Популяционная структура тихоокеанских лососей полностью соответствует схеме (см. рис. 1) и сделанным при выводе основного уравнения предположениям [7]. Оказалось, что популяции, обладающие совершенно различной возрастной структурой, тем не менее имеют сходное динамическое пове-

дение. Исследование выявило наличие у всех рассматриваемых популяций как предельных стационарных колебаний, так и весьма сложных хаотических режимов и странных аттракторов. Отметим, что хаотические изменения численности возникают при значениях параметра  $a$ , близких к реальным данным (для лососевых число выживших потомков от одной самки составляет в среднем 8-14 особей). Кроме того, оказалось, что устойчивые циклические траектории появляются в системе тем раньше (в зависимости от  $a$ ), чем больше возрастных групп в нерестовом стаде, независимо от процентного распределения особей по этим группам. Более подробно полученные результаты описаны в работах [7, 8].

### Решение задачи оптимального управления

Итак, мы исследовали динамику численности неэксплуатируемой популяции с возрастной структурой. Обратимся теперь к основной цели проводимого исследования: решим задачу оптимального управления и выявим изменения, происходящие в динамике модели под действием этого управления. Для биологических популяций термин «управление» означает внешнее вмешательство с целью регулирования численности. Одним из основных и при этом наиболее «гибких» методов такого вмешательства является ведение промысла. В этом случае под оптимальным управлением в стационарном случае мы понимаем изъятие такого числа особей, которое обеспечивает максимальную прибыль от их реализации, а численность популяции сохраняется неизменной с течением времени [1]. Рассмотрим две наиболее популярные методики промысла: изъятие фиксированной доли особей из каждой возрастной группы и стратегию, при которой доля вылавливаемых особей зависит от плотности нерестового стада.

*Случай постоянной доли промыслового изъятия.* Допустим, стратегия промысла такова, что из каждой возрастной группы изымается одна и та же доля  $U$  от численности группы, тогда уравнение (2) видоизменится

$$x_{n+k} = a(1 - U) \sum_{i=0}^{k-1} \alpha_i x_{n+i} f(x_{n+i}). \quad (6)$$

Стационарная точка задается уравнением

$$1 = a(1 - U)f(x^*). \quad (7)$$

Объем равновесного промысла определяется формулой

$$R = aUx^*f(x^*) \quad (**)$$

или, принимая во внимание (7), формулой

$$R = x^*[af(x^*) - 1]. \quad (***)$$

Из условия максимального объема равновесного промысла

$$dR/dx^* = af(x^*) - 1 + ax^*f'(x) = 0,$$

с учетом конкретного вида коэффициента выживаемости  $f(x^*)$  (\*) получаем уравнение для определения оптимального равновесного уровня численности  $x_m^*$ , обеспечивающего максимальный равновесный уровень изъятия,

$$a \exp(-x_m^*)(1 - x_m^*) = 1 \quad \text{или} \quad a = \exp(x_m^*)/(1 - x_m^*).$$

Используя полученное выражение для  $a$  в формуле (\*\*\*) для объема равновесного промысла, получаем

$$R = x_m^{*2}/(1 - x_m^*).$$

С другой стороны, подставляя выражение для  $a$  в (\*\*), получаем

$$R = Ux_m^*/(1 - x_m^*).$$

Приравнявая два выражения для  $R$ , получаем оптимальное значение доли изъятия

$$U_0 = x_m^*$$

в относительных единицах численности. Для других видов коэффициента выживаемости в первый год жизни значение  $U_0$  будет иным.

Исследуем полученное значение оптимальной равновесной численности на устойчивость. Характеристическое уравнение будет иметь вид

$$\lambda^k = \varphi(x^*) \sum_{i=0}^{k-1} \alpha_i \lambda^i, \quad (8)$$

где  $\varphi(x^*) = \varphi(x_m^*) = a(1 - U_0)(f(x_m^*) + x_m^* f'(x_m^*))$ .

Для выбранного вида коэффициента выживаемости (\*) получаем

$$\varphi(x_m^*) = \exp(x_m^*)/(1 - x_m^*)(1 - x_m^*)[\exp(-x_m^*) - x_m^* \exp(-x_m^*)] = 1 - x_m^*.$$

Отсюда  $|\varphi(x_m^*)| < 1$ , а из леммы 1 следует, что все корни уравнения (8) по модулю будут меньше единицы. Таким образом, стационарная точка устойчива во всей области значений параметров. Напомним, что в отсутствие промысла возрастание репродуктивного потенциала  $a$  вызывает появление колебательных режимов динамики (см. рис. 4). При оптимальном управлении такое возрастание приводит лишь к увеличению максимальной доли изъятия (и росту прибыли), численность популяции сохраняется на равновесном уровне.

**Случай переменной доли промыслового изъятия.** Однако обычно зависимость объемов промысла от численности является более сложной функцией, нежели прямая пропорциональность. Усиленный промысел ведется при большой плотности популяции, а в период спада численности он практически прекращается [3]. В рассмотренном случае постоянной доли изъятия никак не учитывается зависимость величины промыслового изъятия от интенсивности промысла, которая обычно измеряется величиной промысловых усилий. Под промысловыми усилиями понимается количество использованных стандартизированных орудий промысла (количество вынутых сетей, время траления, тоннаж рыболовецких судов и т.п.). Здесь могут возникнуть некоторые трудности, связанные с возможностью использования при промысле одного и того же вида весьма разных орудий и методик промысла, но будем считать эти трудности преодолимыми (в большинстве случаев так и бывает) и формализуем зависимость объема изъятия от величины промысловых усилий, которую обозначим буквой  $u$ . В зависимости от соотношения величин промысловых усилий и текущего значения численности объем промысла будет пропорционально зависеть либо только от численности популяции (если величина промысловых усилий велика, а численность популяции мала), либо только от величины промысловых усилий (при очень большой численности популяции и малом количестве усилий). Коэффициент пропорциональности при этом определяется биологическими особенностями вида и методами промысла.

Этим требованиям можно удовлетворить, если выбрать функцию объема промысла  $R(x^*)$  в виде «трофической» функции с насыщением как по стационарной численности популяции  $x^*$ , так и по числу усилий  $u$



$$R(x^*) = r u x^* / [(m + u)(1 + \mu x^*)].$$

Здесь  $r$  - максимально возможная доля изъятия (при  $u \rightarrow \infty, x^* \rightarrow 0$ ; ясно, что  $r \leq 1$ );  $m$  - 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. Такой вид функции  $R(x^*)$  отражает хорошо известный факт, заключающийся в том, что величина изъятия, приходящегося на одно промысловое усилие, падает с ростом числа усилий. В дальнейшем будем рассматривать частный случай этой зависимости, когда  $r = 1, \mu = 0$  (можно выловить все, а численность популяции не очень велика), то есть  $R = u x^* / (m + u)$  и доля изъятия однозначно определяется величиной промысловых усилий  $U = u / (m + u)$ . Статистические исследования показывают, что для некоторых видов (в частности, для минтая, палтуса, салаки и др.) оправданно выбирать число усилий в виде степенной функции от текущей численности популяции [3]. По-видимому, и для проходных многовозрастных рыб такая зависимость будет адекватной, поскольку их промысел подчиняется тем же экономическим и технологическим зависимостям. Итак, число промысловых усилий будем полагать степенной функцией от общей численности нерестового стада, то есть в стационарном случае  $u = [a x^* f(x^*)]^\alpha$ , где  $\alpha$  - параметр, показывающий зависимость интенсивности изъятия от численности популяции. Получаем функцию  $U$  в виде

$$U = [a x^* f(x^*)]^\alpha / \{m + [a x^* f(x^*)]^\alpha\}.$$

Итак, объем промысла определяется выражением

$$R = [a x^* f(x^*)]^\alpha / \{m + [a x^* f(x^*)]^\alpha\} = a x^* f(x^*) - x^*.$$

Объем максимален при

$$\partial R / \partial x^* = a [f(x^*) + x^* f'(x^*)] - 1 = 0.$$

Для конкретного вида коэффициента выживаемости получаем, как и в случае постоянного изъятия,

$$R = x^* [a \exp(-x^*) - 1] = x_m^{*2} / (1 - x_m^*).$$

С другой стороны,

$$R = [a x_m^* f(x_m^*)]^\alpha / \{m + [a x_m^* f(x_m^*)]^\alpha\}.$$

Приравнивая эти выражения, получаем оптимальные значения доли изъятия

$$U_0 = [x_m^* / (1 - x_m^*)]^\alpha / \{m + [x_m^* / (1 - x_m^*)]^\alpha\} = x_m^*$$

и промысловых усилий

$$m_0 = [x^* / (1 - x_m^*)]^\alpha.$$

Найдем области устойчивости стационарной точки при описанной стратегии промысла. Характеристическое уравнение, как и в предыдущем случае, имеет вид (8), но здесь

$$\varphi(x^*) = \varphi(x_m^*) = a(1 - U)[f(x_m^*) + x_m^* f'(x_m^*)] - U' a x_m^* f(x_m^*).$$

В этом случае

$$U' = \{[a x_m^* f(x_m^*)]^\alpha / \{m + (a x_m^* f(x_m^*))^\alpha\}\}' = \{[a x_m^* f(x_m^*)]^\alpha\}' / \{m + (a x_m^* f(x_m^*))^\alpha\} - [a x_m^* f(x_m^*)]^\alpha [(a x_m^* f(x_m^*))^\alpha]' / \{m + (a x_m^* f(x_m^*))^\alpha\}^2,$$

то есть

$$U'_0 = [a^\alpha m \alpha x_m^{*\alpha-1} f^{\alpha-1}(x_m^*)][f(x_m^*) + x_m^* f'(x_m^*)] / [m + [a x_m^* f(x_m^*)]^\alpha]^2.$$

Окончательно

$$\varphi(x_m^*) = 1 - x_m^* - [a^\alpha m \alpha x_m^{*\alpha} f^\alpha(x_m^*)] / [m + (a x_m^* f(x_m^*))^\alpha]^2 = (1 - x_m^*)(1 - \alpha x_m^*).$$

Стационарная точка устойчива при  $|\varphi(x^*)| < 1$  и теряет устойчивость при  $|\varphi(x^*)| = 1$ . Найдем, при каких значениях параметра  $\alpha$  выполняются эти условия.

$$|\varphi(x_m^*)| = |(1 - x_m^*)(1 - \alpha x_m^*)| \leq 1,$$

$$|1 - \alpha x_m^*| \leq 1 / (1 - x_m^*).$$

Итак, неподвижная точка будет устойчивой при

$$-1 / (1 - x_m^*) \leq \alpha < (2 - x_m^*) / [x_m^* (1 - x_m^*)].$$

На рис. 5 показаны области устойчивости стационарной точки на плоскости  $(x^*, \alpha)$ . Если значения  $x^*, \alpha$  попадают в область I, неподвижная точка при ведении

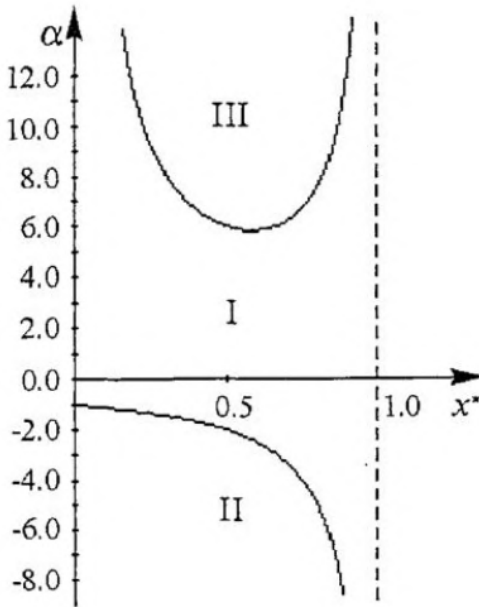
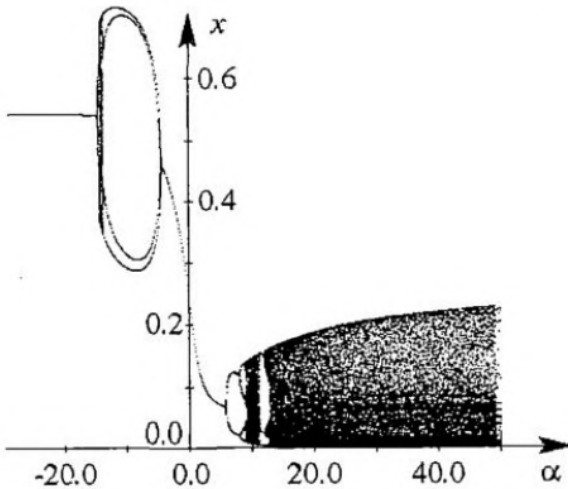


Рис. 5. Области регулярной и нерегулярной динамики при неравновесном промысле

промысла остается устойчивой; в области III в системе наблюдаются колебания, вызванные ведением промысла. При  $\alpha = -\varphi(x_m^*) / [1 - x_m^*] = 1$  и корень  $\lambda$  характеристического уравнения также равен 1. Следовательно, в области II промысел обеспечивает максимальную прибыль в неустойчивом равновесии  $x_m^*$ . Если начальный уровень численности  $x_0 < x_m^*$ , то при ведении промысла популяция вырождается, то есть численность  $x_n \rightarrow 0$ . Статистический анализ промысловых данных для некоторых популяций показывает, что реальные значения параметра  $\alpha$  обычно отрицательны и достаточно велики по модулю [3]. Таким образом, предположение о схожести промысловых характеристик для проходных и непроходных видов рыб приводит к выводу об опасности перелова при использовании такой стратегии.



На рис. 6 и 7 показаны бифуркационные диаграммы модели при изменении промыслового параметра  $\alpha$  для фиксированного значения  $m$  и для оптимального  $m$ , соответственно. Как видим (см. рис. 6), при  $m=0.5$  и отрицательных  $\alpha$  в системе существует стационарная точка; при увеличении  $\alpha$  появляется небольшая область аттракторов (нерегулярного поведения), которая далее «схлопывается» в цикл

Рис. 6. Бифуркационная диаграмма системы при  $k=2, a=11.0, m=0.5$

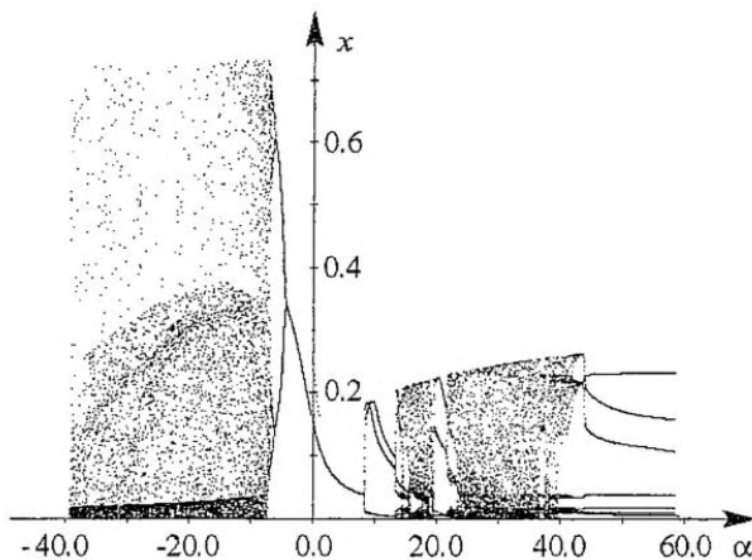


Рис. 7. Бифуркационная диаграмма системы при  $k=2$ ,  $a=11.0$  и оптимальном значении промыслового параметра  $m$

периода 4. Далее вновь появляется стационарная точка (значительно меньшая по абсолютному значению), при потере устойчивости которой возникает цикл периода 2, затем - 4 и т.д. При больших положительных  $\alpha$  наблюдается хаотическая динамика. В случае оптимального ведения промысла картина несколько иная (см. рис. 7). Сначала при отрицательных  $\alpha$  в системе наблюдается нерегулярная динамика, которая далее «порождает» цикл периода 2. Далее появляется стационарная точка, уменьшающаяся по абсолютному значению при увеличении  $\alpha$ , что свидетельствует о снижении репродуктивного потенциала популяции, вызванном оптимальным управлением; при потере устойчивости стационарной точки возникает цикл периода 3, что говорит о возможности хаотической динамики [6]. На рисунке видно, что при больших значениях параметра  $\alpha$  в системе действительно наблюдается хаос, перемежающийся участками регулярного циклического поведения. В отсутствие промысла снижение репродуктивного потенциала до  $a=1$  имеет стабилизирующий эффект; повышение же интенсивности промысла, влекущее за собой уменьшение  $a$ , напротив, приводит к усложнению динамики. Более того, при отрицательных  $\alpha$  оптимальное управление может привести к «перелому» и значениям параметра  $a < 1$ , то есть к вырождению популяции.

Таким образом, неравновесный промысел в неоднородной популяции проходных рыб может стабилизировать популяционную динамику, но может также и вызвать колебания численности, не связанные с естественными причинами, при выходе параметра  $\alpha$  за рамки определенного нами интервала. Если интенсивность промысла слишком велика, популяция либо попадает в хаотический режим, что делает невозможным предсказание ее дальнейшей судьбы, либо вообще вырождается.

### Заключение

Итак, нами построена и проанализирована модель динамики численности популяции со сложной возрастной структурой, в которой особи после размножения погибают. Для этой модели были найдены стационарные точки, получены критерии их устойчивости в зависимости от значения параметров системы. Для модельного примера - популяции с нерестовым стадом, представленным двумя возрастными, - исследованы все возможные случаи потери устойчивости

стационарной точкой. Выделены области значений параметров модели, при которых такая потеря устойчивости сопровождается каскадом бифуркаций удвоения периода, а также тех параметров, при которых потеря устойчивости происходит при комплексных значениях собственных чисел.

Рассмотрены изменения в популяционной динамике при антропологическом вмешательстве для двух различных стратегий промысла. При ведении промысла таким образом, что из каждой возрастной группы вылавливается одна и та же фиксированная доля от общей численности группы, популяция вводится в динамический режим, при котором исключена возможность как регулярных, так и хаотических колебаний численности. Это объясняется тем, что в стационарном случае при описанной стратегии промысла и оптимальной доле изъятия неподвижная точка остается устойчивой независимо от значения параметров системы. Кроме того, вычислена оптимальная доля изъятия в стационарном режиме. Оказалось, что для неоднородной популяции она не зависит явно от распределения возрастов в нерестовом стаде, а определяется общей численностью популяции и значением ее репродуктивного потенциала. Повышение потенциала  $a$  в этом случае приведет к увеличению прибыли при сохранении устойчивой равновесной численности.

Неравновесный промысел сам может дестабилизировать численность популяции, так как при выходе промыслового параметра  $\alpha$  за рамки определенного интервала стационарная точка теряет устойчивость. Для этого случая также были определены оптимальные параметры ведения промысла. Исследование динамических режимов при такой стратегии промыслового изъятия показало, что оптимальное управление полностью изменяет картину бифуркаций в зависимости от репродуктивного потенциала популяции: уменьшение  $a$  приводит не к упрощению и стабилизации, а напротив, - к появлению более сложных регулярных и хаотических колебаний. Кроме того, при слишком большой интенсивности промысла популяция может вообще выродиться.

Проведенное исследование носит академический характер и, вообще говоря, не предполагает непосредственное применение для описания природных популяций. Вместе с тем некоторые аргументы могут свидетельствовать о возможности использования модели с этой целью. Так, все управляющие параметры в модели имеют биологический смысл; кроме того, возрастная структура описанной популяции полностью соответствует структуре некоторых реальных рыбных популяций, например, Дальневосточных лососевых рыб. Функция, выбранная для описания промыслового изъятия, также соответствует реальным методикам ведения промысла для многих видов рыб. Полученные результаты представляются важными для дальнейшего изучения воздействия оптимального управления на динамику природных неоднородных популяций, а также для разработки оптимальных промысловых стратегий.

*Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 99-01-00633).*

### **Библиографический список**

1. Бивертон Р., Холт С. Динамика численности промысловых рыб. М.: Пищ. пром., 1969.
2. Абакумов А.И. Управление и оптимизация в моделях эксплуатируемых популяций. Владивосток: Дальнаука, 1993.
3. Фрисман Е.Я., Сычева Э.В., Израильский Ю.Г. Динамическая неустойчивость промыслового вида, связанная с воздействием промысла // Докл. РАН. 2001. Т. 380, № 3. С. 425.

4. Ricker W.E. Stock and recruitment// J. Fish. Res. Board Canada. 1960. Vol. 20. P. 559.

5. Рикер У.Е. Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяции рыб. М.: Пищ. пром., 1979.

6. Шапиро А.П., Луннов С.П. Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии. М. : Наука, 1983.

7. Ласт Е.В., Луннов С.П., Фрисман Е.Я. Динамическая неустойчивость в математической модели динамики численности популяций лососевых видов рыб // Дальневосточный математический журнал. 2001. Т. 2, №1. С. 114.

8. Frisman E.Ya., Last E.V. Oscillations and Chaos in the Model of the Pacific Salmon's Number Dynamics // Proceedings of the 2nd International Conference «Control of Oscillations and Chaos». Institute of Electrical and Electronics Engineers, St. Petersburg, 2000. Vol. 3 , №3. P. 573.

Институт автоматизации и процессов  
управления Дальневосточного  
отделения РАН

Поступила в редакцию 20.07.02  
после переработки 18.02.01

## CRAFT INFLUENCE ON POPULATION DYNAMICS OF ANADROM FISHES

*E.V. Last, E.Ya. Frisman*

The following mathematical model (recurrent equation with time lag) for describing of the non-uniform anadrom fish population number dynamics is suggested. Conditions causing regular and chaotic fluctuations in the system were found. The influence of two different craft methods on the population dynamics is investigated. It is supposed that volume of a craft depends on trade efforts and current value of number. It is shown that if the value of trade efforts depends on number nonlinearly then intensification of such craft inevitably brings the population either into oscillation (or chaotic) regim or to degeneration.



*Ласт Елена Валерьевна* - родилась в пос. Кировском Приморского края (1976), окончила факультет прикладной математики Дальневосточного государственного технического университета (1999). В настоящее время учится в аспирантуре института автоматизации и процессов управления ДВО РАН по специальности «Биофизика», работает младшим научным сотрудником в лаборатории математического моделирования экологических систем ИАПУ ДВО РАН. Область научных интересов - математическое моделирование популяционных процессов, теория колебаний и хаоса в экологических системах. Результаты по этим направлениям представлялись на 5-ти международных и 8 всероссийских научных конференциях. Соросовский аспирант.



*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 зав. лабораторией математического моделирования экологических систем ИАПУ ДВО РАН. Защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата биологических наук (1982, Институт цитологии и генетики СО АН, Новосибирск) и доктора биологических наук (1989, Институт биофизики ДВО АН, Красноярск) в области математической теории эволюции. Автор 4-х 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.