

1. Введение

В современной популяционной экологии проблема моделирования численности промысловых видов животных и прогнозирование уловов занимает одно из центральных положений. Для популяций, интенсивно эксплуатируемых в течение длительного периода времени, процесс промыслового изъятия является неотъемлемой составляющей биологического цикла, что не позволяет рассматривать его отдельно от процессов естественной смертности или размножения. При этом снижение численности популяции под действием промысла происходит по другим закономерностям, нежели в ходе естественной смертности. Стратегия промысла, осуществляемая людьми, отличается от "стратегии" воздействия природных факторов, будь то абиогенные воздействия или выедание хищником.

Вместе с тем интенсивность промысла сама по себе может весьма сложно зависеть от плотности популяции добываемых животных. Так, для мелких пушных зверей характерна сложная зависимость интенсивности охоты от численности животных в данный охотничий сезон [8, 16, 19]. Охотники ведут интенсивный промысел при большой плотности особей и практически отказываются от промысла в периоды депрессии численности. Еще более сильно и сложно зависит от численности (плотности) популяций интенсивность рыбного промысла, что является одной из центральных причин хорошо известных трудностей и неудач при прогнозировании уловов [5, 15, 31]. Таким образом, при анализе механизмов динамики численности промысловых видов рыб необходимо явно учитывать особенности и результаты их промысла.

Изучение законов динамики должно сопровождаться разработкой определенных стратегий промысла, направленных на поддержание популяций на уровне, обеспечивающем максимально возможный устойчивый "урожай", т.е. объем продукции, получаемый в ходе промысла. Задача оптимального управления численностью облавливаемой популяции как правило решается путем установления определенной нормы изъятия, регулированием продолжительности и сроков промысла, разрешением или запрещением отдельных способов лова и,

возможно, дифференциацией характера промысла для различных возрастных групп (например, регулированием размеров ячеи сетей). Основная цель управления заключается в том, чтобы довести численность популяции до такого оптимального уровня, определяемого естественной емкостью среды обитания (запасом корма, размером ареала, наличием мест для нереста и нагула), при котором происходит наибольший ежегодный прирост численности эксплуатируемой части популяции, и из года в год сохранять ее размер на этом уровне [1, 17].

Решение задачи оптимизации естественно проводить параллельно с построением и анализом математических моделей динамики численности популяции при сопоставлении везде, где это возможно, результатов моделирования с фактическими данными, полученными в ходе коммерческого или экспериментального промысла. Такое направление исследований стало уже каноническим и развито в сотнях публикаций (например, [1, 6, 17]).

Цель данного исследования заключалась в построении и подробном анализе обобщенной математической модели динамики численности промысловых популяций, отражающей периодичность процесса размножения и ориентированной на описание и изучение результатов промыслового воздействия. Приводятся результаты аналитического и численного исследования вариантов модели и оценки параметров на основании данных промысловой статистики. Основные усилия сосредоточены на анализе противоречий между стремлением к оптимальному изъятию и устойчивостью популяционной динамики. Нам представляется, что до сих пор этому противоречию не было уделено должного внимания.

2. Математическая модель динамики численности локальной однородной популяции, находящейся под воздействием промысла

Будем предполагать, 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 [1, 17, 25, 26, 29].

2.1. Изменение численности неэксплуатируемой популяции

Обозначим через X_n численность популяции в n -ом 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 $(n+1)$ -ом 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 -ом 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 величину

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

При этом предполагается, что особи, пополнившие популяцию за счет размножения, уже не отличаются по популяционным параметрам от взрослых особей, участвующих в размножении, т.е. популяция считается однородной и не обладающей возрастной структурой.

Функцию $F(X)$ и ее график принято называть функцией и кривой воспроизводства соответственно [5, 15, 31]. 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 [15, 31]. Для промысловых популяций рыб, например, наиболее часто используются кривые Бивертон-Холта $R = X/(a + bX)$ и Рикера $R = a_1 X e^{-bX}$. У.Е. Рикер вывел эту зависимость при изучении связи запаса и пополнения у лососевых [15], имеющих, как известно, весьма сложную возрастную структуру. Вместе с тем данная модель позволяет получить хорошие результаты и при описании динамики популяций с одновозрастным стадом [17], 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. (Важными частными случаями однородной популяции являются популяции видов с не перекрывающимися поколениями, для которых $S_2(X) = 0$. В этом случае кривые пополнения и воспроизводства совпадают).

Для однородных популяций с пополнением, описываемым кривой Рикера, коэффициент выживаемости удобно принять равным $s(X) = a_2 e^{-bX}$ и соответственно $S_2(X) = a_2 X e^{-bX}$. В этом случае функция воспроизводства также оказывается «рикеровской»: $F(X) = a X e^{-bX}$ (где $a = a_1 + a_2$), а соответствующие модели имеют простой вид и неплохо отражают особенности динамики реальных рыбных популяций [15, 31].

В общем виде 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, т.е. $\varphi'(X) < 0$, и $\varphi(0) = 1$, что связано с лимитирующим воздействием среды обитания [6]. Отметим, что при наличии так называемой

общественной агрегации в популяциях высших животных, функция $\varphi(X)$ может и не быть монотонной [2, 3], 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 росте популяции в пустоту, т.е. при начальной численности, близкой к нулю.

2.2. Изменение численности популяции, находящейся под действием промысла

Учтем теперь влияние промысла. Будем считать, 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 пропорциональна текущему значению численности $Y = G(Z) = uZ$, причем доля изъятия (u) постоянна. Однако в реальной ситуации очень трудно добиться независимости 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. В последующих разделах работы мы сосредоточим наши усилия на описании и формализации некоторого конкретного вида функции промысла, а пока выпишем общее уравнение динамики (уравнение связи между значениями численностей в смежных поколениях).

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

$$X_{n+1} = Z_{n+1} - Y_{n+1}, \quad (4)$$

и воспользовавшись соотношениями (1) и (3), получаем:

$$X_{n+1} = F(X_n) - G(F(X_n)) = \Phi(X_n). \quad (5)$$

Заметим, что если в качестве основной переменной выбрать величину Z , то соотношения (1), (3) и баланс (4) для n -го года дадут уравнение динамики

$$Z_{n+1} = F(Z_n - G(F(Z_n))) = \Phi_1(Z_n). \quad (5')$$

Однако уравнение (5) предпочтительней для исследования, поскольку оно переходит в уравнение (5') после формального применения к нему преобразования $F : F(X_{n+1}) = F(F(X_n) - G(F(X_n)))$. Действительно, учитывая (1), получаем: $Z_{n+2} = F(Z_{n+1} - G(F(Z_{n+1})))$. Вместе с тем, поскольку функции F и G не обязательно строго монотонны, однозначного обратного перехода от (5') к (5) может и не быть.

2.3. Определение максимального равновесного улова

Рассмотрим задачу определения стационарного значения численности популяции, обеспечивающего *максимальный уровень изъятия в равновесном режиме*. Согласно (5) равновесное значение численности удовлетворяет уравнению

$$\bar{X} = F(\bar{X}) - G(F(\bar{X})), \quad (6)$$

и оно обеспечивает равновесный уровень изъятия

$$\bar{Y} = G(F(\bar{X})) = F(\bar{X}) - \bar{X}.$$

Как само равновесное значение численности, так и равновесный уровень изъятия естественно определяются и параметрами функции воспроизводства (например, параметрами a и b в уравнении Рикера), и параметрами функции промысла. Первые обычно считаются фиксированными и определяемыми биологическими особенностями промысловой популяции, вторые могут меняться с изменением условий и политики промысла [14, 18].

Предположим, что функция промысла G содержит некоторый набор параметров $\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_l$, тогда уравнение (6) можно записать в виде

$$\bar{X} = F(\bar{X}) - G(F(\bar{X}), \alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_l).$$

Это соотношение определяет неявно значение равновесной численности популяции, как функцию параметров $\bar{X} = \bar{X}(\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_l)$. Соответственно, величина равновесного изъятия также будет функцией данных параметров:

$$\bar{Y} = F(\bar{X}(\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_l)) - \bar{X}(\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_l).$$

Ясно, что разным наборам параметров соответствуют разные равновесные значения численности и, соответственно, разные равновесные уровни изъятия, причем для конкретного набора параметров может быть несколько равновесных значений. Таким образом, *равновесные численность и изъятие существенно зависят от вида и значений параметров функции промысла.*

Определим такое равновесное значение численности популяции (и, соответственно, такие значения параметров функция промысла), при котором величина равновесного изъятия \bar{Y} достигала бы своего *максимального* значения.

Имеем:

$$\frac{\partial \bar{Y}}{\partial \alpha_i} = \frac{\partial}{\partial \bar{X}} (F(\bar{X}(\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_l)) - \bar{X}(\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_l)) \frac{\partial \bar{X}}{\partial \alpha_i}$$

или

$$\frac{\partial \bar{Y}}{\partial \alpha_i} = (F'(\bar{X}) - 1) \frac{\partial \bar{X}}{\partial \alpha_i},$$

откуда следует, что в точке экстремума \bar{Y} либо

$$F'(\bar{X}) = 1, \tag{7}$$

либо $\frac{\partial \bar{X}}{\partial \alpha_i} = 0$. Обозначим решение уравнения (7) через \bar{X}_M . (Геометрически,

\bar{X}_M - это такое значение численности, при котором касательная к функции воспроизводства параллельна биссектрисе первого координатного угла). Теперь мы можем определить в пространстве параметров поверхность уровня:

$$\bar{X}(\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_l) = \bar{X}_M, \tag{8}$$

на которой равновесное значение численности равно \bar{X}_M , а равновесное значение улова постоянно и, возможно, достигает экстремального значения. Поскольку (8) является уравнением связи между параметрами, то для анализа ха-

рактера экстремума достаточно вычислить вторую производную \bar{Y} по любому из них. Имеем:

$$\left. \frac{\partial^2 \bar{Y}}{\partial \alpha_i^2} \right|_{\bar{X}(\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_l) = \bar{X}_M} = F''(\bar{X}_M) \left(\left. \frac{\partial \bar{X}}{\partial \alpha_i} \right|_{\bar{X}(\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_l) = \bar{X}_M} \right)^2,$$

отсюда следует, что если функция воспроизводства в точке \bar{X}_M выпукла ($F''(\bar{X}_M) < 0$), то равновесный улов достигает на поверхности (8) своего максимального значения, равного

$$\bar{Y}_M = F(\bar{X}_M) - \bar{X}_M. \quad (9)$$

Таким образом, *равновесное значение численности популяции, обеспечивающее теоретически возможный максимум равновесного улова*, а также величина соответствующего максимального равновесного улова определяется *только функцией воспроизводства* и может быть определено из уравнения (7). С биологической точки зрения это вполне естественно, поскольку *теоретически возможный максимум* равновесного улова определяется биологией вида и экологическими особенностями данной популяции, величиной ее продукции, а не особенностями промысла. От характера и параметров промысла зависит, возможно ли достижение этого максимума и удержание популяции на таком уровне, а не сам факт и условия его существования.

2.4. Максимизация изъятия из «рикеровской» популяции

В качестве примера рассмотрим задачу определения максимума равновесного улова и соответствующего равновесного значения численности для модели Рикера.

Имеем $F(X) = aXe^{-bX}$, $F'(X) = ae^{-bX}(1 - bX)$, откуда согласно (6) получаем $ae^{-b\bar{X}_M}(1 - b\bar{X}_M) = 1$. К сожалению, из этого уравнения \bar{X}_M аналитически не выражается, однако может быть получено численно. Для этого уравнение удобно записать в виде $a = e^{b\bar{X}_M} / (1 - b\bar{X}_M)$ и рассмотреть изменение функции a от аргумента $\bar{x}_M = b\bar{X}_M$. Эта функция монотонно возрастает от 1 до беско-

нечности при изменении аргумента от 0 до 1. Поэтому каждому значению параметра a соответствует единственное значение $b\bar{X}_M$, и соответственно каждой паре (a, b) - единственное значение \bar{X}_M , причем $b\bar{X}_M < 1$, а $\bar{X}_M < 1/b$. Далее находим $F(\bar{X}_M) = \bar{X}_M / (1 - b\bar{X}_M)$ и, подставляя это в уравнение (9), получаем: $\bar{Y}_M = b\bar{X}_M^2 / (1 - b\bar{X}_M)$.

2.5. Устойчивость равновесного значения численности

Вернемся к общему случаю. Предположим, что функция воспроизводства обеспечивает существование \bar{X}_M , и определим условия его устойчивости. Согласно (5) и (7) имеем:

$$\Phi'(\bar{X}_M) = F'(\bar{X}_M) - G'(F(\bar{X}_M))F'(\bar{X}_M) = 1 - G'(F(\bar{X}_M)), \quad (10)$$

следовательно, величина этой производной, характеризующей устойчивость \bar{X}_M , определяется исключительно *функцией промысла* (точнее, ее производной в точке $F(\bar{X}_M)$).

Если вблизи равновесия величина изъятия *очень резко* возрастает при *увеличении* численности популяции ($G'(F(\bar{X}_M)) > 2$, подобное может быть для массовых промысловых видов, например, мелких пушных зверей), то $\Phi'(\bar{X}_M) < -1$ и \bar{X}_M неустойчиво. При таком промысле численность популяции будет испытывать колебания, причем эти колебания будут вызваны именно воздействием промысла.

Если вблизи равновесия величина изъятия возрастает *при снижении* численности популяции ($G'(F(\bar{X}_M)) < 0$, подобное вполне возможно для ценных промысловых видов), то $\Phi'(\bar{X}_M) > 1$ и \bar{X}_M неустойчиво. При таком промысле популяция либо выйдет на более низкий уровень численности, либо вымрет.

Заметим, что в случае, когда величина промыслового изъятия пропорциональна численности $G(F(X)) = uF(X)$, оптимальный промысел (обеспечивающий максимум равновесного изъятия) стабилизирует численность популяции

[12, 13, 20]. Действительно, в этом случае уравнения (5) и (6) могут быть записаны в виде:

$$X_{n+1} = (1-u)F(X_n) = \Phi(X_n),$$

$$\bar{X} = (1-u)F(\bar{X}).$$

Подставляя в последнее уравнение \bar{X}_M (определенное из (7)) и решая его относительно u , можно найти оптимальное значение доли изъятия, обеспечивающее максимум равновесного улова:

$$u_M = 1 - \frac{\bar{X}_M}{F(\bar{X}_M)}.$$

Поскольку \bar{X}_M меньше $F(\bar{X}_M)$, то $u_M < 1$. Далее имеем $G'(F(\bar{X}_M)) = u_M$, $\Phi'(\bar{X}_M) = 1 - u_M$, следовательно, \bar{X}_M является устойчивым состоянием равновесия и промысел с постоянной долей изъятия $u = u_M$ должен стабилизировать численность популяции. В частности, для модели Рикера $F(\bar{X}_M) = \bar{X}_M / (1 - b\bar{X}_M)$, поэтому оптимальная доля изъятия $u_M = \bar{x}_M = b\bar{X}_M$ однозначно определяется параметром a .

3. Формализация зависимости промыслового изъятия от величины промысловых усилий и численности популяции

При предположении о постоянной доле изъятия не учитывается (по крайней мере, явно) зависимость величины промыслового изъятия от интенсивности промысла, которая, как правило, 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 возникают определенные трудности, связанные с возможностью использования при промысле одного и того же промыслового объекта весьма разных орудий и методик промысла. Будем считать эти трудности преодолимыми (в большинстве случаев так и бывает) и формализуем зависимость объема изъятия от величины промысловых усилий, которую обозначим через f .

В соответствии с концепцией парных взаимодействий естественно считать объем изъятия пропорциональным произведению величины промысловых усилий и текущего значения численности. Фактически такая зависимость уловов от усилий предполагается, например, при расчетах оптимальных усилий, выполняемых по методу Шефера [14, 32]. Однако эта зависимость хороша только при сопоставимых (малых) значениях переменных (запасов и усилий).

В случае, когда величина промысловых усилий велика, а численность популяции мала, объем промысла будет зависеть только от численности популяции. Практически он будет пропорционален ей с коэффициентом пропорциональности, определяемым биологическими особенностями вида и методами промысла [21, 22].

В свою очередь, при очень большой численности популяции (и малом количестве усилий) объем промысла будет фактически зависеть только от величины промысловых усилий (пропорционален этой величине) [21, 22].

Всем этим требованиям можно удовлетворить, если выбрать функцию $G(F)$ в виде “трофической” функции [16] с насыщением как по численности популяции F , так и по числу усилий f . Наиболее удобной представляется следующая формализация этой функции:

$$G(F) = \frac{\rho f F}{(m + f)(1 + \mu F)}. \quad (11)$$

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. Функция $G(F)$ отражает, в частности, хорошо известный факт, заключающийся в том, что величина изъятия, приходящегося на одно промысловое усилие, падает с ростом числа усилий.

3.1. Оптимизация эксплуатации однородной популяции

В дальнейшем сосредоточимся на рассмотрении частного случая зависимости (11), когда $\rho=1$, $\mu=0$ (можно выловить все и нет насыщения по численности популяции??), т.е.

$$G(F) = \frac{fF}{m+f} \quad (12)$$

и доля изъятия однозначно определяется величиной промысловых усилий.

Подставляя (12) в (5) и учитывая изменение величины промысловых усилий от года к году, получаем следующий вид модели динамики численности однородной промысловой популяции, ориентированной на описание и исследование результатов промыслового воздействия

$$X_{n+1} = F(X_n) - \frac{f_n F(X_n)}{m+f_n} = \frac{mF(X_n)}{m+f_n}. \quad (13)$$

Если в качестве исходной функции воспроизводства использовать модель Рикера $F(X) = aXe^{-bX}$, то уравнение (13) принимает конкретный вид:

$$X_{n+1} = \frac{maX_n e^{-bX_n}}{m+f_n}. \quad (14)$$

Умножив обе части этого уравнения на b и перейдя к новой переменной $x=bX$, которую будем называть относительной численностью, получаем:

$$x_{n+1} = \frac{amx_n e^{-x_n}}{m+f_n}. \quad (15)$$

Заметим, что значения величин промысловых усилий во многих случаях известны для достаточно большого временного промежутка, причем они как правило сильно изменяются 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 (15) величина промысловых усилий однозначно определяет долю изъятия из популяции $u = f/(m+f)$. Вместе с тем, как уже указывалось, для модели Рикера оптимальная доля изъятия, обеспечивающая

максимальный равновесный уровень изъятия, равна соответствующему значению *устойчивой* равновесной относительной численности ($u_M = \bar{x}_M = b\bar{X}_M$) и однозначно определяется параметром a из уравнения $a = e^{u_M} / (1 - u_M)$. Зная долю изъятия, мы могли бы определить оптимальную величину промысловых усилий: $f_M = tu_M / (1 + u_M)$, 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 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 (15) неявно определяются соотношением

$$m + f(\bar{x}) = ame^{-\bar{x}}, \quad (16)$$

а условия их устойчивости: $\left| \frac{d}{dx} \left(\frac{amxe^{-x}}{m + f(x)} \right) \right|_{x=\bar{x}} < 1$, учитывая (16), можно записать в виде

$\left| 1 - \bar{x} - \frac{\bar{x}f'(\bar{x})}{m + f(\bar{x})} \right| < 1$ или

$$-1 < \frac{f'(\bar{x})}{m + f(\bar{x})} < \frac{2 - \bar{x}}{\bar{x}}. \quad (17)$$

3.2. Оценки параметров модели по данным промысловой статистики

Для конкретизации зависимости величины промысловых усилий от численности была проведена оценка параметров модели (15) для ряда конкретных популяций промысловых видов рыб и беспозвоночных: калифорнийского желтоперого тунца *Thunnus albacares*, салаки *Clupea harengus membras* Рижского

залива, западнокамчатского минтая *Theragra chalcogramma*, Камчатского краба *Paralithodes camtschatica*. Исходными данными служили сведения о величинах годовых уловов и величинах затраченных усилий [14], т.е. в наших обозначениях это данные о реальных величинах Y_n и f_n , 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 поднятых неводов, для минтая - время траления, для краба - число поднятых сетей-ловушек. В соответствии с (12) и (15) модельные величины уловов равны

$$Y_n = \frac{f_n F(X_{n-1})}{m + f_n} = \frac{f_n a X_{n-1} e^{-b X_{n-1}}}{m + f_n} = \frac{k f_n a x_{n-1} e^{-x_{n-1}}}{m + f_n},$$

где $k=1/b$.

Задача оценки параметров модели сводится к подбору значений a , m , k и x_0 , при которых последовательность Y_n наилучшим образом аппроксимирует известную последовательность Y_n^* , причем относительные численности x_n определяются из уравнения (15), а величины промысловых усилий считаются заданными $f_n = f_n^*$. Эта задача решалась численно методом Левенберга-Маркварда [4]. Искались наборы указанных параметров, обеспечивающие минимумы величины $LU = \sum (\ln Y_n^* - \ln Y_n)^2$. В приложении 1 приведен полный текст программы с комментариями в среде MathCAD, предназначенной для оценки коэффициентов модели по данным об уловах тунца.

Для проверки качества реконструкции на основе предлагаемой модели был применен метод «ретро-прогнозирования» [7]. 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 таблице 1 приведены вычисленные значения параметров, а также значения коэффициента детерминации (R^2) для реального и модельного рядов данных. В скобках указаны значения, полученные при ретро-прогнозировании. Коэффициент детерминации является мерой качества аппроксимации, т.е. чем больше R^2 , тем сильнее взаимосвязь между статистическими данными и модельным приближением к ним.

Таблица 1

Значения параметров модели (15), 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 ()
m	0.03 (0.03)	793.54 (790.70)	73.86 (75.06)	2.80 (2.85)
k	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%

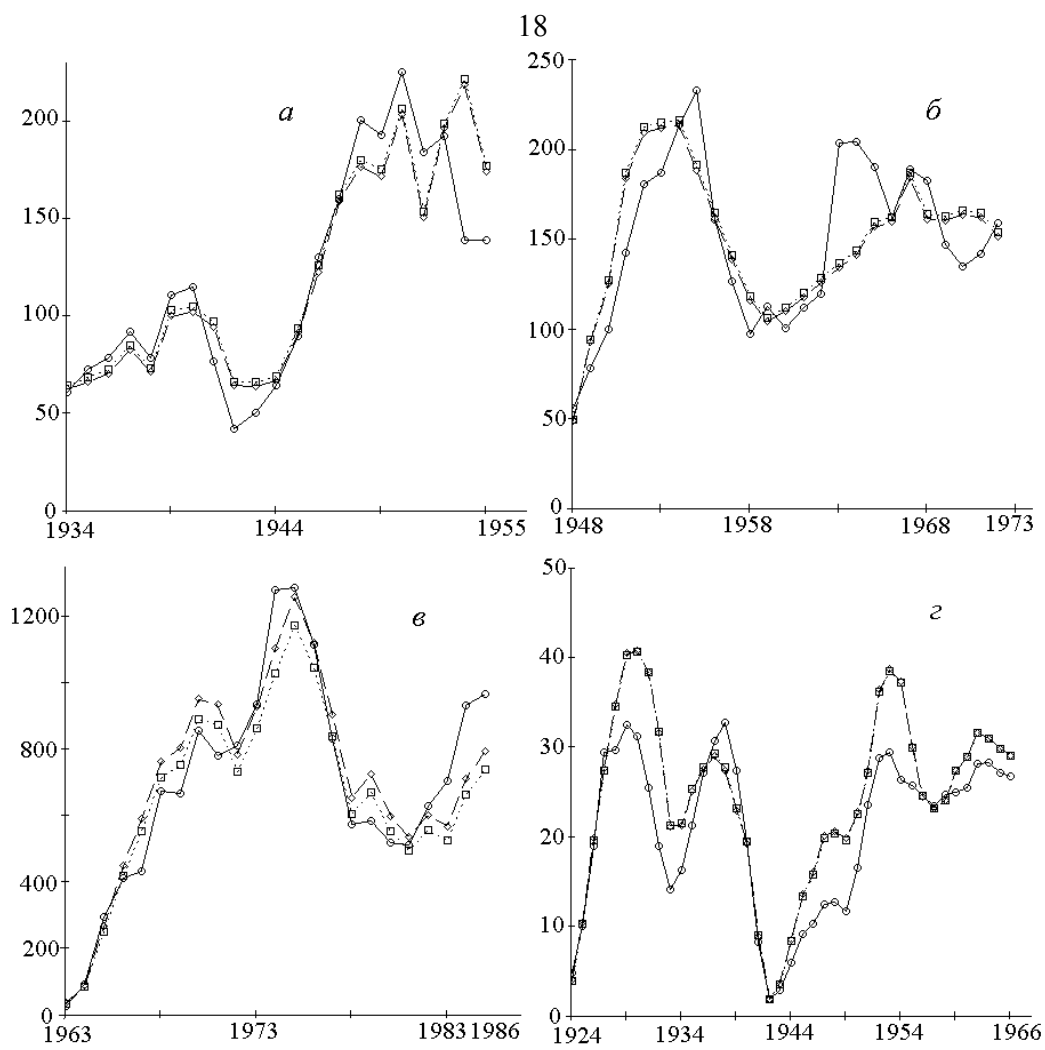


Рис. 1. Реальная и модельная динамика уловов тунца (а), салаки (б), минтая (в) и краба (г). По оси абсцисс: годы; по оси ординат: улов, млн. фунтов (а), тыс. ц (б), тыс. т. (в), млн. шт. (г).

Графики реальной (сплошная линия на рисунке) и модельной (штриховая линия) динамики уловов для каждого из рассмотренных случаев приведены на рис. 1. Точечной 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 к практически тем же

оценкам параметров, что свидетельствует об определенной устойчивости модели по отношению к ошибкам и случайным отклонениям в данных.

Теперь, зная параметры модели, можно для каждого случая рассчитать по формуле (15) значения относительных численностей в каждом из годов промысла, а затем значения величин $F(x) = axe^{-x}$. По этим рядам можно исследовать статистические зависимости между величинами промысловых усилий f и значениями текущих (F) или исходных (x) численностей.

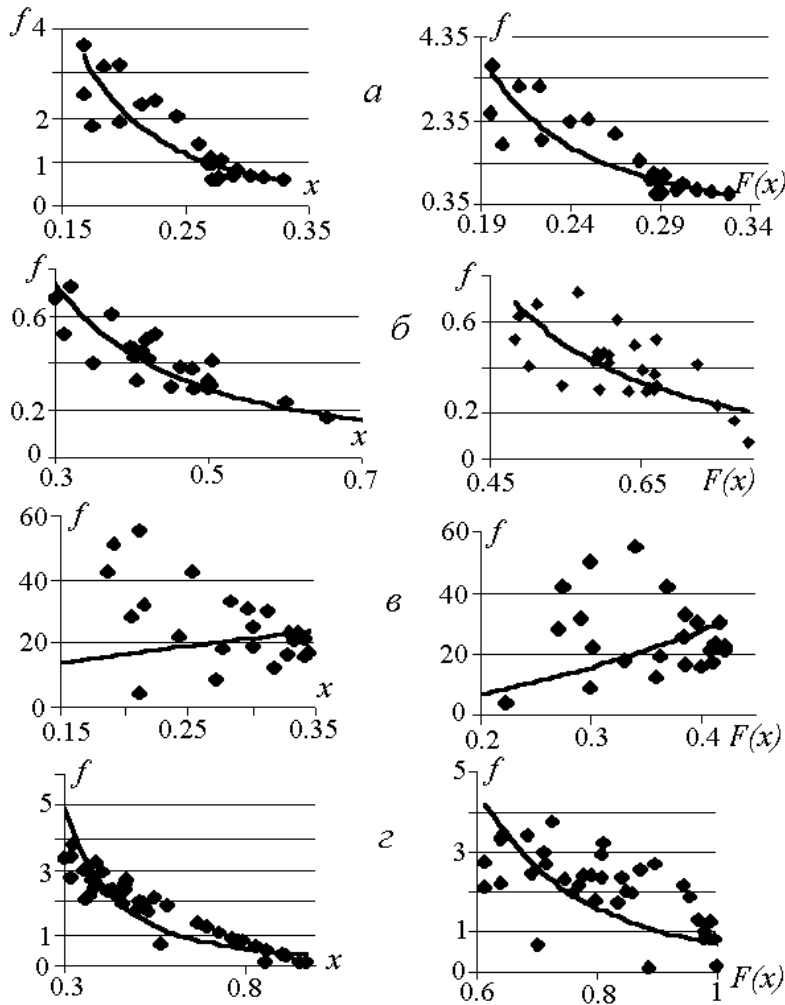


Рис. 2. Аппроксимация зависимостей $f(x)$ и $f(F)$ степенными функциями для тунца (а), салаки (б), минтая (в) и краба (г).

На рис. 2 приведены распределения точек $(x_i; f_i)$ и $(F_i; f_i)$, а также аппроксимации зависимостей $f(x)$ или $f(F)$ степенными функциями вида $f = \gamma x^\alpha$ или $f = \gamma [F(x)]^\alpha$. Значения параметров γ и α , а также соответствующих коэффициентов детерминации (R^2) для каждого случая приведены в таблице 2.

Таблица 2

Результаты аппроксимации зависимости усилий от численности степенными функциями

Вид	$f = \gamma x^\alpha$			$f = \gamma [F(x)]^\alpha$		
	γ	α	R^2	γ	α	R^2
Тунец	300.48	-2.65	0.79	128.52	-3.43	0.78
Салака	83.08	-1.82	0.78	121.67	-2.37	0.47
Минтай	46.64	0.64	0.04	167.23	1.95	0.37
Краб	0.33	-2.26	0.78	0.72	-3.64	0.41

Как видно из этих данных, усилия в большинстве рассмотренных случаев более или менее закономерно изменяются с ростом численности, причем это изменение достаточно хорошо описывается степенной функцией (величина R^2 достаточно высока). Заметим, что величина усилий при этом, как правило, растет с падением численности популяции, т.е. параметр α оказывается отрицательным. Это, по-видимому, связано с тем, что при снижении численности облавливаемой популяции промысловик, стремясь обеспечить требуемые объемы уловов, наращивает усилия [18, 21, 22].

3.3. Исследование модели при степенной зависимости усилий от численности популяции

Итак, есть основания предположить, что величина усилий зависит от численности популяции и формализовать эту зависимость степенными функциями $f = \gamma x^\alpha$ или $f = \gamma [F(x)]^\alpha$. В первом случае ($f = \gamma x^\alpha$) уравнение (15)

преобразуется к виду

$$x_{n+1} = \frac{am_0 x_n e^{-x_n}}{m_0 + x_n^\alpha} = \Phi_1(x), \quad (18)$$

во втором ($f = \gamma[F(x)]^\alpha$) - к виду

$$x_{n+1} = \frac{am_0 x_n e^{-x_n}}{m_0 + [ax_n e^{-x_n}]^\alpha} = \Phi_2(x) \quad (19)$$

где $m_0 = m/\gamma$.

Уравнения (18) и (19) имеют сходное качественное поведение.

При $\alpha > 0$ графики функций $\Phi_1(x)$ и $\Phi_2(x)$ пересекают биссектрису первого координатного угла в двух точках: нулевой и ненулевой (рис. 3). При этом нулевое равновесие неустойчиво, если $a > 1$ ($\Phi_i'(0) = a$), а ненулевое может быть как устойчивым, так и неустойчивым.

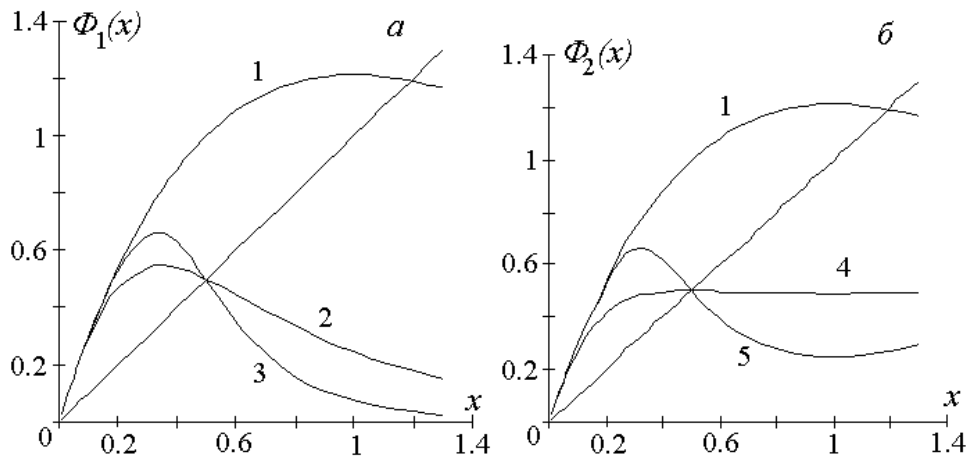


Рис. 3. Графики функций $\Phi_1(x)$ (а) и $\Phi_2(x)$ (б) при $\alpha > 0$. Кривые соответствуют следующим значениям параметров: 1- отсутствие промысла; 2 - $m=0.25, \alpha=2$; 3 - $m=0.0625, \alpha=4$; 4 - $m=1, \alpha=2$; 5 - $m=1, \alpha=7$.

При $\alpha < 0$ естественно положить $\Phi_i(0) = \lim_{x \rightarrow 0} \Phi_i(x) = 0$. В этом случае графики функций пересекают биссектрису либо в одной нулевой точке и целиком лежат под биссектрисой, либо в трех точках: нулевой и двух ненулевых (рис. 4),

причем нулевое равновесие всегда **устойчиво**: $\Phi'_i(x) \rightarrow 0$ при $x \rightarrow 0$. Из двух ненулевых равновесий одно, меньшее, всегда неустойчиво (в нем $\Phi'_i > 1$), а второе устойчиво.

Таким образом, в рамках данных моделей при $\alpha > 0$ монотонное вымирание популяции оказывается невозможным, однако при $\alpha < 0$ оно произойдет,

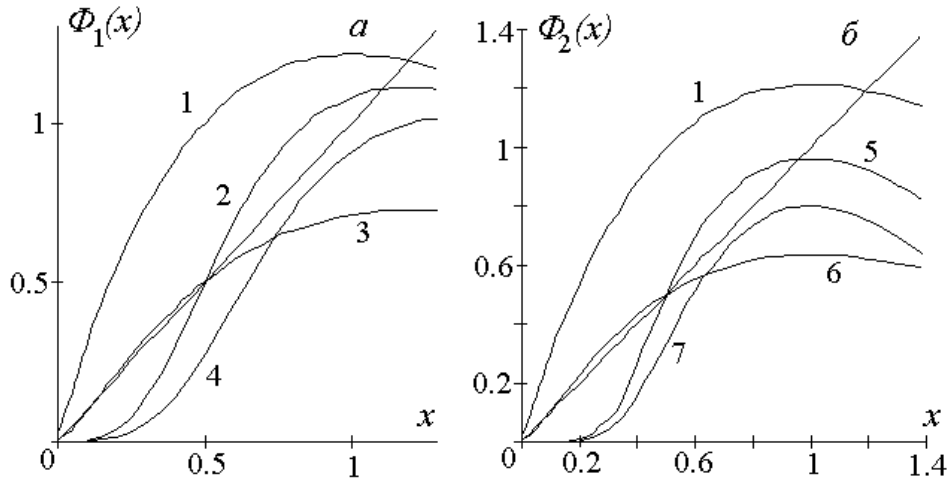


Рис. 4. Графики функций $\Phi_1(x)$ (а) и $\Phi_2(x)$ (б) при $\alpha < 0$. Кривые соответствуют следующим значениям параметров: 1- отсутствие промысла; 2 - $m=8, \alpha=-3$; 3 - $m=1.42, \alpha=-0.5$; 4 - $m=3, \alpha=-3$; 5 - $m=1, \alpha=-0.5$; 6 - $m=1, \alpha=-7$; 7 - $m=0.5, \alpha=-7$.

если численность окажется ниже некоторого критического уровня (равного значению меньшего ненулевого положения равновесия).

3.3.1. Существование максимального уровня изъятия в стационарном состоянии

Рассмотрим вопрос о существовании стационарного значения численности популяции для моделей (18) и (19), обеспечивающего *максимальный уровень изъятия в равновесном режиме*. Все нетривиальные стационарные точки (18) и (19) удовлетворяют уравнениям

$$m_0 + \bar{x}^\alpha = am_0 e^{-\bar{x}}, \quad (20)$$

$$m_0 + (a\bar{x}e^{-\bar{x}})^\alpha = am_0 e^{-\bar{x}}, \quad (21)$$

соответственно. Как было установлено ранее, равновесный объем популяции, обеспечивающий максимальный уровень изъятия при рикеровской функции воспроизводства, определяется равенством $a = \frac{e^{\bar{x}_M}}{1 - \bar{x}_M}$. Подставляя это значение

в (20) и (21), получим: $m_0 + \bar{x}_M^\alpha = \frac{m_0}{1 - \bar{x}_M}$ и

$$m_0 + \left(\frac{\bar{x}_M}{1 - \bar{x}_M} \right)^\alpha = \frac{m_0}{1 - \bar{x}_M}, \text{ откуда}$$

$$m_0 = (1 - \bar{x}_M) \bar{x}_M^{\alpha-1}, \quad (22)$$

$$m_0 = \left(\frac{\bar{x}_M}{1 - \bar{x}_M} \right)^{\alpha-1}. \quad (23)$$

Эти соотношения определяют связь между параметрами m_0 , α и \bar{x}_M (причем \bar{x}_M взаимно однозначно связано с параметром a) для моделей (16) и (17), соответственно. Зафиксировав любые два параметра, можно определить значение третьего, которое гарантирует существование оптимального состояния равновесия, обеспечивающего максимум стационарного вылова.

3.3.2. Устойчивость стационарного состояния

Предположим, что равенства (22) и (23) выполняются и исследуем данные положения равновесия на устойчивость.

Несложные выкладки показывают, что величина $\frac{f'(\bar{x}_M)}{m + f(\bar{x}_M)}$ для модели (18) оказывается равна α , а для модели (19) равна $\alpha(1 - \bar{x}_M)$. Подставляя это выражение в (17), получаем искомые условия устойчивости для моделей (18) и (19) соответственно в виде ограничений на параметр α :

$$-1 = \alpha_1 < \alpha < \alpha_2 = \frac{2 - \bar{x}_M}{\bar{x}_M} \quad (24)$$

$$-\frac{1}{1 - \bar{x}_M} = \alpha_1 < \alpha < \alpha_2 = \frac{2 - \bar{x}_M}{\bar{x}_M(1 - \bar{x}_M)}. \quad (25)$$

При выполнении равенства (22) для модели (18) или (23) для модели (19) и при значениях α от α_1 до α_2 (рис. 5 и 6) промысел приводит численность популяции к устойчивому оптимальному равновесию. Однако, если α превосходит α_2 , то $\Phi'_i(\bar{x}_M)$ оказывается меньше -1, оптимальное равновесие \bar{x}_M неустойчиво и возникают колебания численности, вызванные “оптимальным” промыслом с переменной долей изъятия.

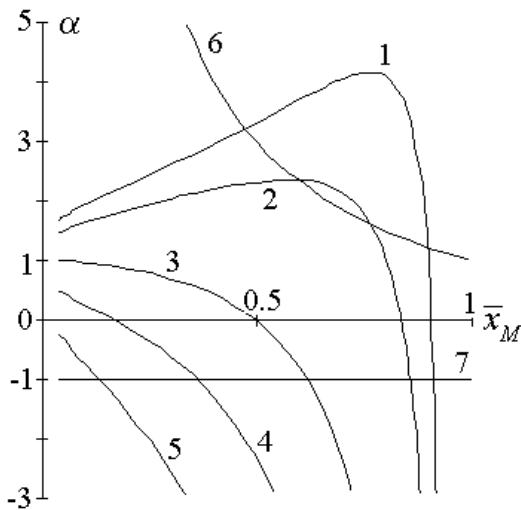


Рис. 5. Области существования и устойчивости оптимальных равновесий в модели (18). Кривые 1-5 соответствуют равенству (15) при $m=0.1$ (1), $m=0.2$ (2), $m=1$ (3), $m=5$ (4), $m=50$ (5); кривые 6 и 7 соответствуют верхней (α_2) и нижней (α_1) границам устойчивости соответственно.

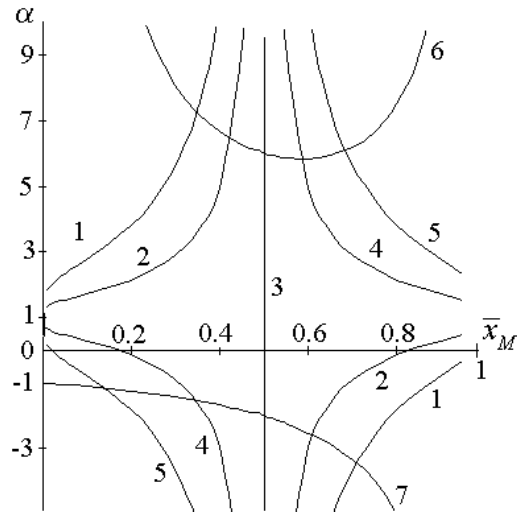


Рис. 6. Области существования и устойчивости оптимальных равновесий в модели (19). Кривые 1-5 соответствуют равенству (15) при $m=0.02$ (1), $m=0.2$ (2), $m=1$ (3), $m=5$ (4), $m=50$ (5); кривые 6 и 7 соответствуют верхней (α_2) и нижней (α_1) границам устойчивости соответственно.

При $\alpha < \alpha_1$ $\Phi'_i(\bar{x}_M)$ оказывается больше 1 и оптимальное равновесие \bar{x}_M вновь неустойчиво. Если численность популяции оказывается больше \bar{x}_M , то промысел выведет популяцию на ненулевое стационарное состояние $\bar{x} > \bar{x}_M$. Если же численность популяции оказывается меньше \bar{x}_M , то популяция под

действием промысла вырождается. Разность между устойчивым равновесным состоянием \bar{x} и неустойчивым \bar{x}_M может служить в этом случае мерой устойчивости популяции по отношению к промыслу. Она показывает, какое снижение численности популяции относительно равновесного уровня оказывается фатальным и приводит к ее вырождению.

4. Бифуркационные диаграммы

Для уравнений (18) и (19) были построены бифуркационные диаграммы, характеризующие предельные режимы динамики в зависимости от различных параметров. Изменяя значение выбранного параметра (α, \bar{x}_M, m_0) с достаточно малым шагом, мы вычисляли большое число (N) членов последовательности x_n . Далее строился график, по оси абсцисс которого откладывались значения параметра, и для каждого такого значения наносились L точек с ординатами, равными величинам последних членов последовательности x_n . Поскольку число итераций выбирается достаточно большим (N берется равным нескольким тысячам в то время как L – на порядок меньше), то, как правило, распределение значений последних L членов не зависит от выбора x_0 .

Поскольку бифуркационная диаграмма строилась по одному параметру, то остальные нужно было каким-то образом фиксировать или определять. Так, при изменении параметра α было зафиксировано значение оптимальной равновесной численности \bar{x}_M , что эквивалентно фиксации параметра a , вычисляемого

по формуле $a = \frac{e^{\bar{x}_M}}{1 - \bar{x}_M}$, а значение параметра m пересчитывали при каждом

изменении α по формулам (22) или (23), в зависимости от вида модели. Таким образом мы предполагали, что сохраняется значение \bar{x}_M , а промысел оптимален в том смысле, что обеспечивает его существование, и следили за устойчивостью \bar{x}_M (поскольку, как мы видели, существование не гарантирует устойчивость) и характером поведения численности популяции.

На рис. 7а, б приведены бифуркационные диаграммы уравнений (18) и

(19) по параметру α при $\bar{x}_M = 0.5$, ($a = 2\sqrt{e}$), $m_0 = 0.5^\alpha$ для (18) и $m_0 = 1$ для (19). Как и следовало из аналитического исследования, при $-1 < \alpha < 3$ в модели

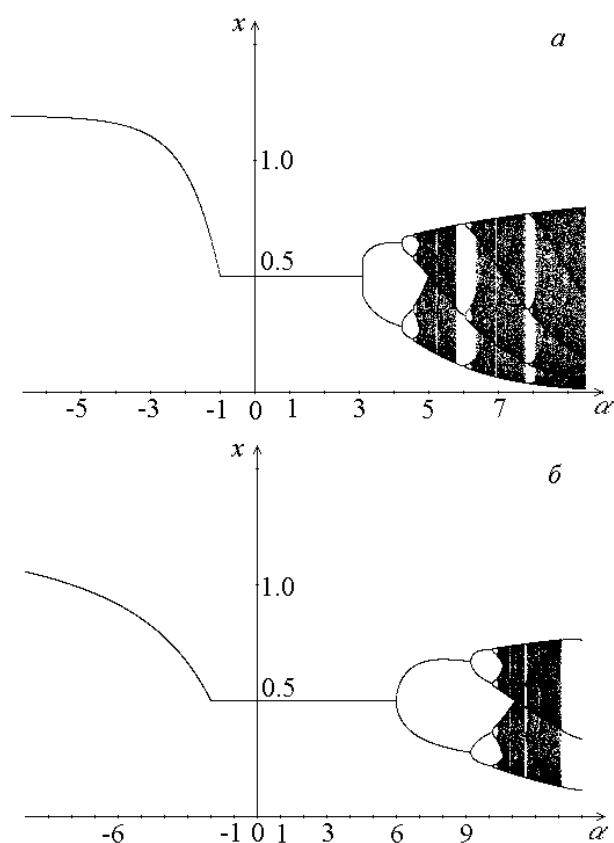


Рис. 7. Бифуркационная диаграмма системы (18) (а) и (19) (б) в зависимости от параметра α .

(18) и при $-2 < \alpha < 6$ в модели (19) последовательность x_n сходится к \bar{x}_M . При $\alpha > 3$ в модели (18) и $\alpha > 6$ в модели (19) сначала наблюдается серия бифуркаций удвоения периода (циклы длины 2, 4, 8...) и переход к хаотической динамике. При дальнейшем увеличении параметра α зоны хаотической динамики перемежаются с зонами циклов, в которых вновь наблюдаются серии удвоений периода, но уже для циклов длины 3, 4, 5 и др. При $\alpha < -1$ в модели (18) и $\alpha < -2$ в модели (19) популяция вырождается ($x_n \rightarrow 0$) в случае $x_0 < \bar{x}_M$ и выходит на новое равновесие, если

$x_0 > \bar{x}_M$, что также соответствует результатам теоретического исследования.

Чтобы более строго отличить один тип динамического поведения от другого, на рис. 8 приведен показатель Ляпунова

$$\lambda = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{i=0}^n \ln |\Phi'_2(x_i)|$$

для уравнения (19) в зависимости от параметра α . Сопоставляя этот график с

бифуркационной диаграммой, видим, что в области первой серии бифуркаций показатель Ляпунова отрицателен, затем становится положительным и далее сохраняет положительные значения в областях хаотического поведения численности, но оказывается отрицательным в "окнах" периодического, т.е. регулярного режима динамики.

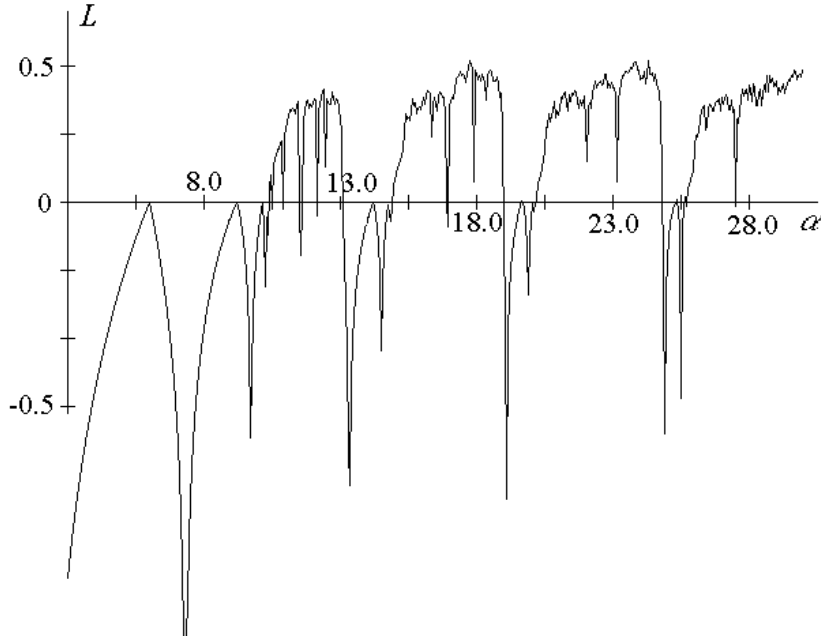


Рис. 8. Показатель Ляпунова системы (19) в зависимости от параметра α .

Теперь рассмотрим преобразования характера динамики численности популяции при изменении других параметров модели (19). Зафиксировав $\alpha = 12$, мы меняли \bar{x}_M , (что эквивалентно соответствующему изменению параметра a), считая $m_0 = (\bar{x}_M / (1 - \bar{x}_M))^{\alpha - 1}$. В результате получили бифуркационную диаграмму и график показателя Ляпунова в зависимости от величины \bar{x}_M (рис. 9 и 10, соответственно). Как видно на этих графиках, рост \bar{x}_M от 0 до 0.5 (т.е. рост a от 1 до $2\sqrt{e}$) приводит к переходу от стационарного состояния к колебаниям (циклам длины 2, 4...) и хаосу. Дальнейший рост \bar{x}_M приводит к обратной редукции хаоса до циклов конечной длины (...8, 4, 2). Цикл длины 2 наблюдается в достаточно большом интервале значений \bar{x}_M , включающем $\bar{x}_M = 0.6$, а затем

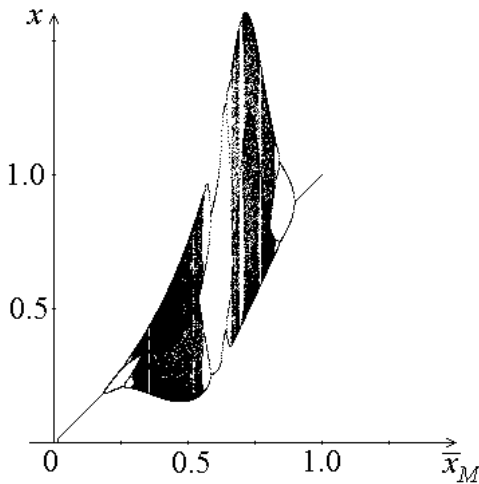


Рис. 9. Бифуркационная диаграмма системы (19) в зависимости от величины \bar{x}_M .

при $\bar{x}_M \approx 0.65$ 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 $\bar{x}_M \approx 0.8$) редуцируется до циклов длины 8,4,2, причем последний сменяется устойчивой стационарной точкой. Следует подчеркнуть, что стационарная точка \bar{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.

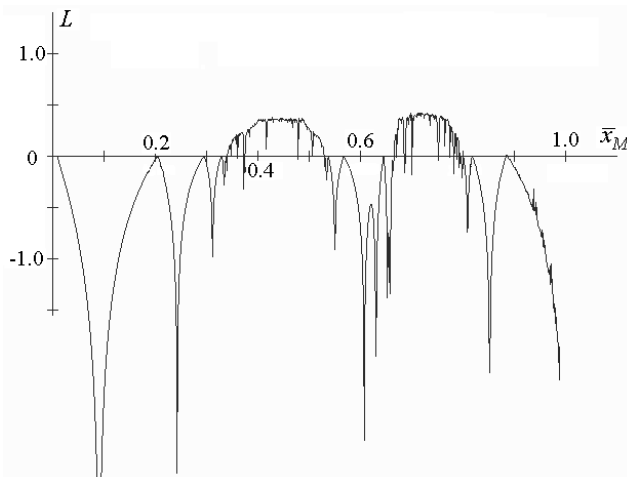


Рис. 10. График показателя Ляпунова системы (19) в зависимости от величины \bar{x}_M .

Содержательно это означает, что устойчивость оптимальной промышленной стратегии при фиксированных высоких значениях параметра α (интенсивности изменения промышленных усилий с ростом численности) весьма немонотонно зависит от оптимального равновесного уровня численности \bar{x}_M и, соответ-

ственно, от репродуктивного потенциала популяции a . Эта стратегия оказывается устойчивой только при низких и весьма высоких значениях репродуктивного потенциала, но не устойчива при средних его значениях.

Если отказаться от предположения об оптимальности промысла и зафиксировать величины a и α , можно проследить изменение характера динамики численности в зависимости от параметра m_0 . Бифуркационная диаграмма модели (19) в зависимости от параметра m_0 при $\alpha=12$ и $\bar{x}_M=0.5$ ($a=2\sqrt{e}$) приведена на рис. 11. Как видно из этого рисунка, рост величины m_0 , характеризующей степень трудозатрат при добыче данного вида, приводит к переходу от

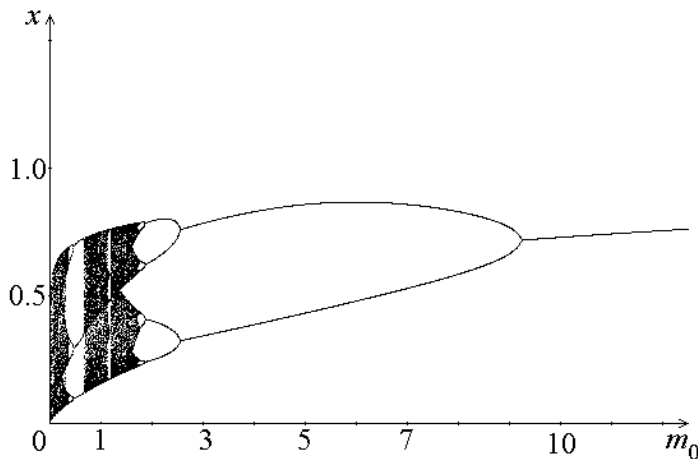


Рис. 11. Бифуркационная диаграмма модели (19) в зависимости от параметра m_0 .

хаотической динамики к регулярной. Так, при $m_0=2$ наблюдаются устойчивые 4-циклы, при $3 < m_0 < 9$ - устойчивые 2-циклы, при $m_0 > 10$ численность популяции выходит на устойчивый стационарный уровень.

Уменьшение параметра m_0 приводит, вообще говоря, к обратному

процессу. Вместе с тем можно отметить наличие большой зоны значений параметра, при которых в популяции будут наблюдаться устойчивые колебания численности.

4.1. Влияние насыщения по численности на функцию промысла в общем случае

Используя метод бифуркационных диаграмм, можно расширить рамки рассматриваемой модели и проанализировать влияние насыщения по численности на функцию промысла. Так, если функцию $G(F)$ выбрать в виде (11), то уравнение (19) преобразуется к виду:

$$x_{n+1} = ax_n e^{-x_n} - \frac{(ax_n e^{-x_n})^{\alpha+1}}{\left[m_0 + (ax_n e^{-x_n})^\alpha \right] \left[1 + \mu_0 ax_n e^{-x_n} \right]}. \quad (26)$$

Бифуркационная диаграмма модели (26) в зависимости от параметра μ_0 при $m=1$, $\alpha=12$ и $\bar{x}_M = 0.5$ ($a = 2\sqrt{e}$) приведена на рис. 12. Из этого рисунка видно, что рост величины μ_0 , характеризующей уменьшение доли изъятия, приходящейся на отдельное промышленное усилие, с ростом численности популяции,

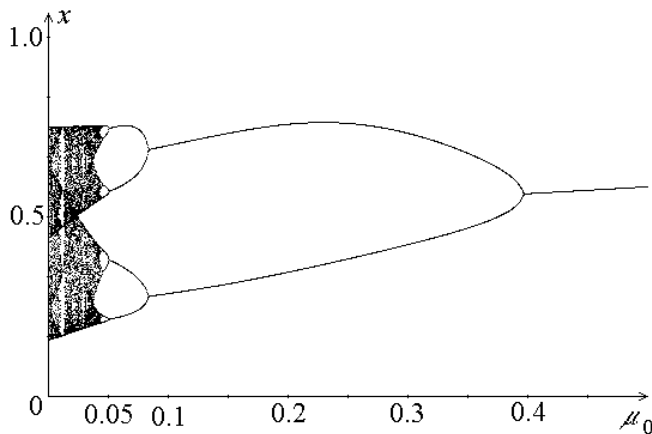


Рис. 12. Бифуркационная диаграмма модели (26) в зависимости от параметра μ_0 .

приводит к переходу от хаотической динамики к регулярной. Так, при $\mu_0 = 0.07$ наблюдаются устойчивые 4-циклы, при $0.1 < \mu_0 < 0.35$ - устойчивые 2-циклы, при $\mu_0 > 0.4$ численность популяции выходит на устойчивый стационарный уровень. Уменьшение параметра μ_0 ведет к обратному процессу. Таким

образом, видно, что насыщение функции $G(F)$ по численности популяции F уменьшает запас устойчивости популяции – способствует переходу от хаотической динамики к регулярной, в то время как насыщение по числу усилий увеличивает устойчивость популяции, т.к. приводит к обратному процессу.

5. Некоторые обобщения для зависимости величины усилий от численности

Мы подробно рассмотрели ситуацию, когда зависимость величины усилий от численности популяции описывается степенными функциями $f = \gamma x^\alpha$ или $f = \gamma [F(x)]^\alpha$ и получили описания динамических режимов при различ-

ных значениях параметра α . Ясно, что такой вид зависимости может аппроксимировать реальную ситуацию только для ограниченной области значений численности. При достаточно большой численности популяции усилия, по-видимому, слабо зависят от численности, а при очень малой – стремятся к нулю, поскольку промысловик теряет интерес к данному объекту. Таким образом, более реалистична зависимость усилий от численности, вид которой приведен на рис. 13.

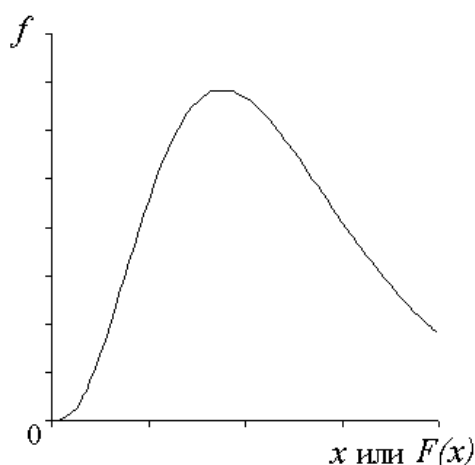


Рис. 13. Возможный вид зависимости величины промысловых усилий от численности популяции.

руем правую ветвь графика, приведенного на рис. 13, степенной функцией с отрицательным показателем.

Рассмотрим более общую ситуацию. Вернемся к уравнению (13):

$$X_{n+1} = \frac{mF(X_n)}{m + f_n}$$

и будем полагать, что согласно (2) $F(X) = aX\varphi(X)$, а величина

усилий зависит от численности популяции и эта зависимость описывается функцией от x или $F(x)$, вид которой приведен на рис 13.

5.1. Динамика численности в случае зависимости усилий от x

Рассмотрим вначале случай зависимости от x . В этом случае уравнение динамики имеет вид

$$X_{n+1} = \frac{maX\varphi(X_n)}{m + f(X_n)} = H_1(X_n), \quad (27)$$

а его нетривиальные стационарные точки удовлетворяют соотношению

$$m + f(\bar{X}) = ma\varphi(\bar{X}).$$

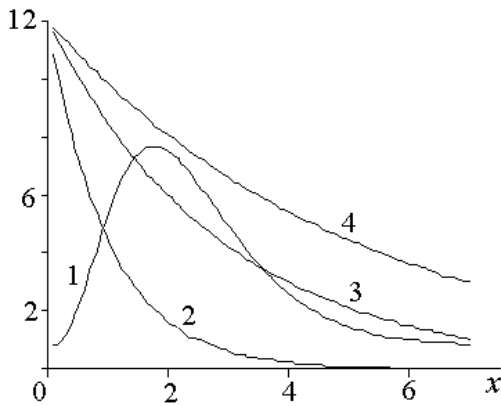


Рис. 14. Графики функций $m + f(X)$ (1) и $ma\varphi(X)$ при различных значениях параметров функции $\varphi(X)$ (2 - 4).

Левая часть этого соотношения - унимодальная функция, равная m в нуле и ограниченная снизу этой константой для всех $X > 0$. Правая часть - монотонно убывающая функция, равная ma в нуле и стремящаяся к 0 при $X \rightarrow \infty$. Следовательно, при $a > 1$ графики этих функций всегда имеют хотя бы одну точку пересечения. Точнее, в зависимости от значений параметров модели таких точек пересечения может быть от одной до трех (рис. 14). Соответственно, уравнение (27) может иметь от двух

до четырех стационарных решений (точек пересечения графика функции $H_1(X_n)$ и биссектрисы первого координатного угла), включая нулевое.

Проследим по кривым, приведенным на рис. 15, возможные бифуркации

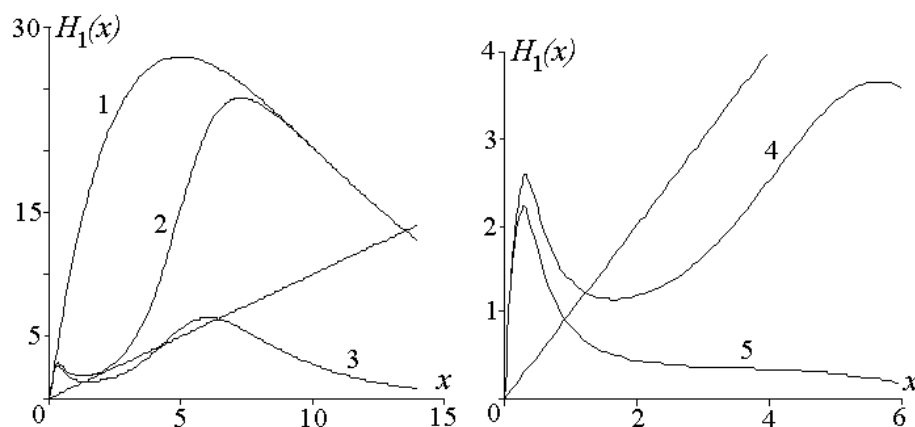


Рис. 15. Графики функции $H_1(X)$ при различных значениях параметров модели (27): 1 - отсутствие промысла; 2 - умеренный промысел; 3, 4, 5 - последовательное уменьшение репродуктивного потенциала (или увеличение интенсивности изъятия).

динамических режимов. Отметим вначале, что нулевое решение $\bar{X} = 0$ всегда неустойчиво (кривые $H_1(X_n)$ пересекают ось Ox в начале координат под углом, превосходящим 45 градусов). При некотором значении бифуркационного параметра модели (например, при малом значении репродуктивного потенциала популяции) существует еще одно ненулевое стационарное решение $\bar{X} = \bar{X}_1 > 0$, которое может быть как устойчивым, так и неустойчивым, поскольку тангенс угла наклона касательной к кривой $H_1(X_n)$ в этой точке меньше 1, но может быть и меньше -1 . При изменении этого параметра (например, при увеличении репродуктивного потенциала) за данным ненулевым решением возникает еще пара решений: неустойчивое $\bar{X} = \bar{X}_2$ и устойчивое $\bar{X} = \bar{X}_3$. (В момент возникновения эта пара сливается в одну точку и является неустойчивой - кривая $H_1(X_n)$ касается биссектрисы и в окрестности точки касания целиком лежит под биссектрисой). При дальнейшем изменении пара-

метра решение $\bar{X} = \bar{X}_1$ и неустойчивое решение $\bar{X} = \bar{X}_2$ сближаются, затем сливаются и исчезают. В системе вновь остаются два стационарных решения - нулевое неустойчивое и ненулевое $\bar{X} = \bar{X}_3$, которое теперь может быть как устойчивым, так и неустойчивым.

Поскольку промысловое изъятие производит на динамику популяции воздействие, качественно подобное снижению репродуктивного потенциала, то наблюдаемым перестройкам можно дать и другую интерпретацию. Умеренный промысел не приводит к кардинальному изменению динамического режима популяции, однако заметно снижает скорость роста популяции при низких численностях. Интенсификация промысла приводит к принципиальным изменениям в характере динамики. При таком промысле, несмотря на возможность устойчивого пребывания популяции при больших численностях, область этой устойчивости оказывается ограниченной. Существует нижнее критическое значение $\bar{X} = \bar{X}_2$ и, если численность в силу каких-либо причин упадет ниже этого уровня, то в дальнейшем она будет уменьшаться. И, хотя полного вырождения не происходит, нормальное восстановление также оказывается невозможным. Если же интенсивность промысла еще больше возрастет, то промысел приведет популяцию к предельно низким значениям численности из любого ее состояния (даже весьма благополучного). Именно это и происходит в настоящее время для популяций многих ценных промысловых видов [12, 13, 22].

5.2. Динамика численности в случае зависимости усилий от $F(x)$

Рассмотрим теперь случай зависимости f от $F(x)$. В этом случае уравнение динамики имеет вид

$$X_{n+1} = \frac{mX\varphi(X_n)}{m + f(F(X_n))} = H_2(X_n), \quad (28)$$

а его нетривиальные стационарные точки удовлетворяют соотношению

$$m + f(F(\bar{X})) = m\varphi(\bar{X}). \quad (29)$$

Правая часть этого соотношения не изменилась. Рассмотрим его левую

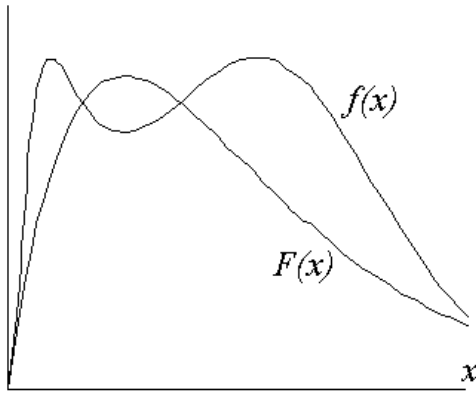


Рис. 16. Возможный вид зависимости $F(x)$ и, соответственно, $f(x)$ в случае, когда зависимость $f(F)$ описывается кривой, приведенной на рис.13.

Типичной ситуации графики $f(F(x))$ как функции x (рис. 16) и, соответственно, левой части (29) оказываются двухвершинными кривыми. Это связано с тем, что при «средних» x величина $F(x)$ оказывается достаточно большой, и промышленник может выбрать необходимый объем добычи, прилагая не очень большие усилия. Однако как при росте x , так и при его падении величина $F(x)$ уменьшается и промышленник наращивает усилия.

Таким образом, при $a > 1$ уравнение (29) может иметь от одного до пяти корней и, соответственно, уравнение (27) может иметь от двух до шести стационарных решений (точек пересечения графика функции $H_2(X_n)$ и биссектрисы первого координатного угла), включая нулевое. Следовательно, в дополнение к уже описанным динамическим режимам с двумя областями притяжения, здесь принципиально оказывается возможным режим, при котором существуют три неустойчивые стационарные точки (включая нулевую) и три «области притяжения», из которых значения численностей сходятся к различным устойчивым равновесиям или аттракторам других типов. Чтобы понять, реализуется ли подобная экзотическая ситуация, необходимы дальнейшие исследования. Одна-

часть. Будем считать, что $F(x)$ – типичная унимодальная функция, график которой подобен кривой Рикера, а $f(F)$ – также унимодальная функция, график которой приведен на рис 13. Естественно считать, что максимальное значение функции воспроизводства $F(x)$ больше значения F_M , при котором достигается максимум функции $f(F)$. (В противном случае $f(F(x))$ оказывается унимодальной функцией от x и все исследование сводится к предыдущему случаю). Тогда в ти-

ко уже сейчас ясно, что промысел может кардинальным образом влиять на динамику численности популяции, переводя ее на новые, возможно достаточно сложные, режимы.

6. Математическая модель динамики численности возрастной популяции, находящейся под воздействием промысла

До сих пор мы рассматривали ситуацию, 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 пополнение (или формирование) нерестового стада осуществляется за счет разновозрастных классов особей, каждая из которых прошла свой путь развития от рождения до вступления в размножения. Если предположить, что основное действие плотностно зависимых факторов сосредоточено на первом году жизни и после нереста все особи родительского стада погибают, как это происходит у лососевых рыб [9, 10, 15], то уравнение динамики численности родительского стада при отсутствии промысла можно записать в виде

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

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

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

(30)

где $a = \sum_i a_i$, $\gamma_i = a_i / a$, $\sum_i \gamma_i = 1$. Величина a соответствует репродуктивному потенциалу популяции, коэффициенты γ_i характеризуют равновесную возрастную структуру родительского стада. Фактически γ_i - это доли соответствующих возрастов, умноженные на относительную (деленную на среднюю) про-

дуктивность данного возраста [11, 13]. Если продуктивность (прежде всего количество и качество икры и мальков) не зависит от возраста родителей, то γ_i равны долям соответствующих возрастов в родительском стаде и могут быть оценены на основе репрезентативных промысловых выборок.

По аналогии с моделью Рикера 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, удовлетворяющей (30), получим следующее уравнение динамики:

$$x_{n+k} = \frac{am_0 \sum_{i=0}^k \gamma_{k-i} x_{n+i} e^{-x_{n+i}}}{m_0 + \left[a \sum_{i=0}^k \gamma_{k-i} x_{n+i} e^{-x_{n+i}} \right]^\alpha} \quad (31)$$

6.1. Существование и устойчивость стационарного состояния

Уравнение (31) является аналогом одномерной модели (19). В стационарном случае (31) принимает вид: $\bar{x} = \frac{am_0 \bar{x} e^{-\bar{x}}}{m_0 + [a \bar{x} e^{-\bar{x}}]^\alpha}$, что в точности совпадает

со стационарным решением модели (19). Одинаковыми оказываются и области значений параметров, в которых эти решения оказываются устойчивыми. Покажем это.

Устойчивость нетривиальной стационарной точки в данном случае зависит от корней характеристического уравнения:

$$\lambda^k = \varphi(\bar{x}) \sum_{i=0}^{k-1} \gamma_{k-i} \lambda^i, \quad (32)$$

где $\varphi(\bar{x}) = \varphi(\bar{x}_M) = a(1-U) \left(e^{-\bar{x}_M} - \bar{x}_M e^{-\bar{x}_M} \right) - U' \cdot a \bar{x}_M e^{-\bar{x}_M}$.

Поскольку $U = \frac{(a \bar{x} e^{-\bar{x}})^\alpha}{m_0 + (a \bar{x} e^{-\bar{x}})^\alpha}$, то в этом случае

$$U' = \left(\frac{(a\bar{x}_M e^{-\bar{x}_M})^\alpha}{m_0 + (a\bar{x}_M e^{-\bar{x}_M})^\alpha} \right)' = \frac{\left((a\bar{x}_M e^{-\bar{x}_M})^\alpha \right)'}{m_0 + (a\bar{x}_M e^{-\bar{x}_M})^\alpha} - \frac{(a\bar{x}_M e^{-\bar{x}_M})^\alpha \cdot \left((a\bar{x}_M e^{-\bar{x}_M})^\alpha \right)'}{\left(m_0 + (a\bar{x}_M e^{-\bar{x}_M})^\alpha \right)^2}$$

$$U'_0 = \frac{a^\alpha m_0 \cdot \alpha \bar{x}_M^{\alpha-1} e^{-\bar{x}_M(\alpha-1)} \cdot (e^{-\bar{x}_M} - \bar{x}_M e^{-\bar{x}_M})}{\left(m_0 + (a\bar{x}_M e^{-\bar{x}_M})^\alpha \right)^2}.$$

$$\text{Окончательно: } \varphi(\bar{x}_M) = 1 - \bar{x}_M - \frac{a^\alpha m_0 \cdot \alpha \bar{x}_M^{\alpha-1} e^{-\alpha \bar{x}_M}}{\left(m_0 + (a\bar{x}_M e^{-\bar{x}_M})^\alpha \right)^2} = (1 - \bar{x}_M)(1 - \alpha \bar{x}_M).$$

Стационарная точка устойчива при $|\varphi(\bar{x})| < 1$. Найдем, при каких значениях параметра α выполняется это условие:

$$|\varphi(\bar{x}_M)| = |(1 - \bar{x}_M)(1 - \alpha \bar{x}_M)| \leq 1$$

$$|1 - \alpha \bar{x}_M| \leq \frac{1}{1 - \bar{x}_M}.$$

Итак, неподвижная точка будет устойчивой при

$$-\frac{1}{1 - \bar{x}_M} < \alpha_1 < \alpha < \alpha_2 < \frac{(2 - \bar{x}_M)}{(\bar{x}_M(1 - \bar{x}_M))}, \text{ что совпадает с условием (16).} \quad \text{Та-}$$

ким образом, все результаты о воздействии промысла на популяционную динамику, полученные для (19), автоматически переносятся на модель (31). Вместе с тем следует отметить, что в зависимости от возрастной структуры популяции зона устойчивости может расширяться. На характер бифуркационных переходов возрастная структура также будет оказывать существенное влияние [10, 11, 27].

6.2. Частный случай: динамика двухвозрастной промысловой популяции

Рассмотрим для примера частный случай модели (31), а именно модель динамики популяции, нерестовое стадо которой представлено двумя возрастными группами:

$$x_{n+2} = \frac{am_0(\gamma_1 x_{n+1} e^{-x_{n+1}} + \gamma_2 x_n e^{-x_n})}{m_0 + [a(\gamma_1 x_{n+1} e^{-x_{n+1}} + \gamma_2 x_n e^{-x_n})]^\alpha} \quad (33)$$

Устойчивость стационарной точки будет зависеть от корней характеристического уравнения:

$$\lambda^2 - \varphi(\bar{x}_M) \cdot \gamma_1 \lambda - \varphi(\bar{x}_M) \cdot \gamma_2 = 0 \quad (34)$$

Проверим, что происходит на границах зоны устойчивости, определенной для общего случая.

При $\alpha = \alpha_1 = -\frac{1}{1 - \bar{x}_M}$ уравнение (34) принимает вид: $\lambda^2 - \gamma_1 \lambda - \gamma_2 = 0$. С

учетом того, что $\gamma_2 + \gamma_1 = 1$, получаем: $\lambda = 1$, т.е. при $\alpha < \alpha_1$ промысел будет вестись в неустойчивом равновесии, аналогично случаю с однородной популяцией.

При $\alpha = \alpha_2 = \frac{2 - \bar{x}_M}{\bar{x}_M(1 - \bar{x}_M)}$ уравнение (34) принимает вид:

$\lambda^2 + \gamma_1 \lambda + \gamma_2 = 0$. Поскольку $\gamma_2 + \gamma_1 = 1$ и $0 < \gamma_i < 1$, то корни этого уравнения всегда будут меньше единицы по модулю. Следовательно, при значениях $\alpha > \alpha_2$ стационарная точка еще некоторое время будет оставаться устойчивой. Найдем условия, при которых в данном случае корни уравнения (34) достигнут значения 1 по модулю:

$\lambda = 1$ при $\varphi(\bar{x}_M) = 1$. Этот случай соответствует рассмотренному: $\alpha = \alpha_1$.

$\lambda = -1$ при $\varphi(\bar{x}_M) = \frac{1}{2\gamma_2 - 1}$;

корни комплексно сопряженные и $|\lambda_{1,2}| = 1$ при $\varphi(\bar{x}_M) = -\frac{1}{\gamma_2}$. Легко убедиться, что «бифуркационные» значения $\varphi(\bar{x}_M)$ совпадают при $\gamma_2 = \frac{1}{3}$.

На рис. 17 приведен параметрический портрет системы (33) в координатной плоскости $(\gamma_2; -\varphi(\bar{x}_M))$. Здесь в области I стационарная точка остается устойчивой; в области II наблюдается первая серия бифуркаций, а затем – хаоти-

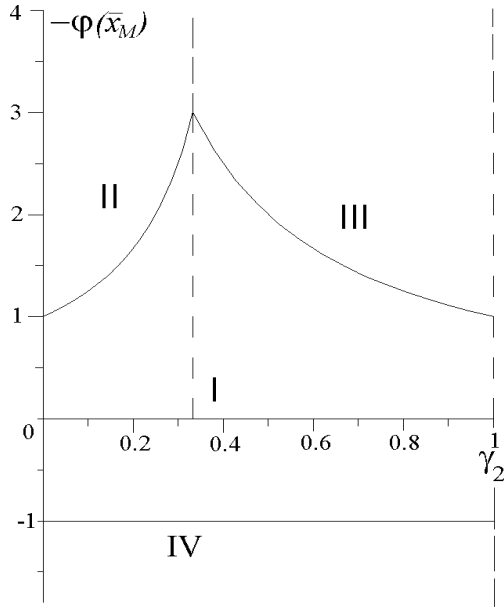


Рис. 17. Параметрический портрет системы (34).

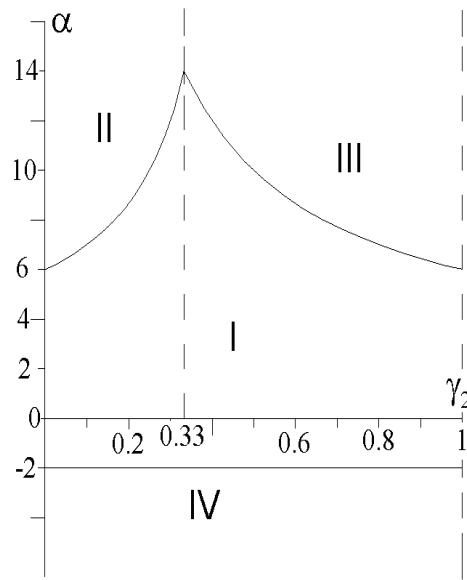


Рис. 18. Параметрический портрет системы (34) при фиксированном $\bar{x}_M = 0.5$.

ческая динамика; в области III – динамика системы представлена циклами длины больше 2 либо нерегулярна; в области IV – промысел ведется в неустойчивом равновесии, т.е. может привести к вырождению популяции в случае, если начальная численность будет меньше уровня \bar{x}_M .

На рис. 18 приведен параметрический портрет системы (33) в координатной плоскости $(\gamma_2; \alpha)$ при фиксированном значении $\bar{x}_M = 0.5$. Нумерация областей различной динамики – та же, что и в предыдущем случае.

На рис. 19а,б приведены бифуркационные диаграммы системы (31) в зависимости от \bar{x}_M при оптимальном m и $k=2$ для значений возрастных коэффициентов $\gamma_2 = 0.1$ и $\gamma_2 = 0.6$ соответственно. 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.

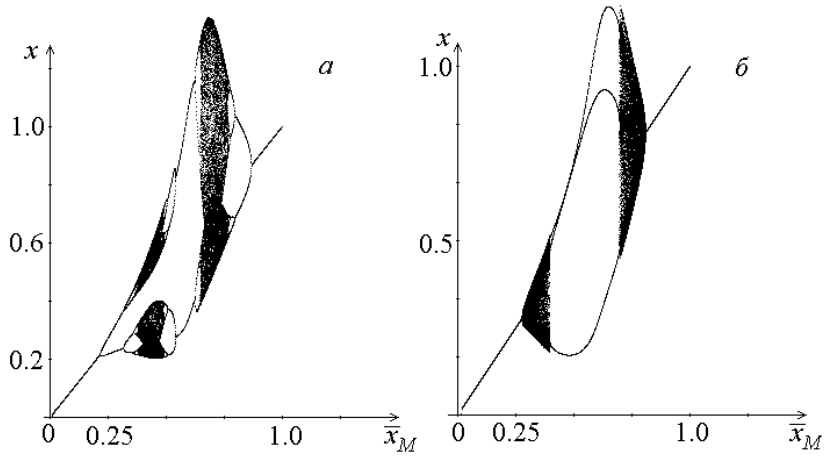


Рис. 19. Бифуркационная диаграмма системы (34) в зависимости от \bar{x}_M

для $\gamma_2 = 0.1$ (а) и $\gamma_2 = 0.6$ (б).

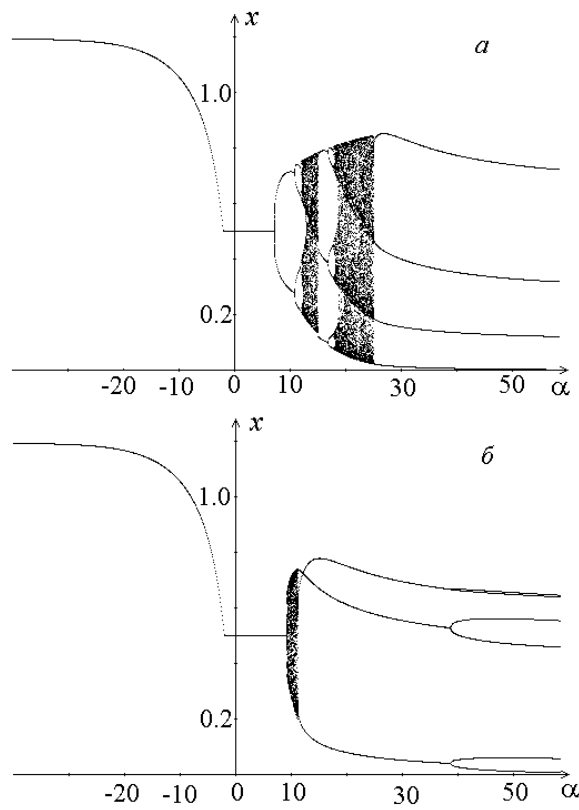


Рис. 20. Бифуркационная диаграмма системы (34) в зависимости от α
для $\gamma_2 = 0.1$ (а) и $\gamma_2 = 0.6$ (б).

На рис. 20а,б представлены бифуркационные диаграммы системы (31) в зависимости от параметра α при тех же значениях возрастных коэффициентов и фиксированных остальных параметров: $\bar{x}_M = 0.5$ (т.е. $a = 2\sqrt{e}$), $m_0 = 1$.

6.3. Численное исследование модели

Проведем предварительное исследование модели динамики возрастной популяции с рикеровской функцией воспроизводства без учета промысла. Эта модель имеет вид (30):

$$X_{n+k} = a \sum_{i=0}^{k-1} \gamma_{k-i} X_{n+i} e^{-X_{n+i}}.$$

Выбор параметров для численного исследования можно производить разными способами. Метод простого перебора различных возрастных коэффициентов для разных значений максимального возраста особей k может привести к бесконечному исследованию, при этом нет гарантии, что будут выделены все характерные для данной модели режимы динамики. В связи с этим для численного анализа выберем значения возрастных коэффициентов и параметра k , характерные для реальных популяций тихоокеанских лососей, известные по отчетам статистических исследований уловов.

Таблица 3

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

Исходя из эмпирических данных о жизненных циклах лососей, параметр k 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 популя-

ции оз. Азабачьего (Камчатка) [9, 24], эти коэффициенты приведены в таблице 3.

Уточним, что здесь мы стремимся не верифицировать модель для прогнозирования состояния реальных популяций, а лишь проследить зависимость появления более или менее сложных, регулярных или хаотических колебаний в зависимости от степени сложности возрастной структуры популяции.

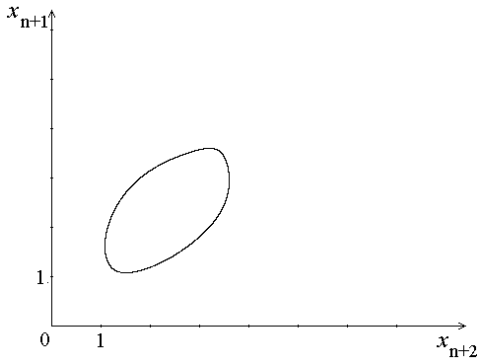


Рис. 21. Фазовый портрет для модели динамики численности кеты, $a=8.4$

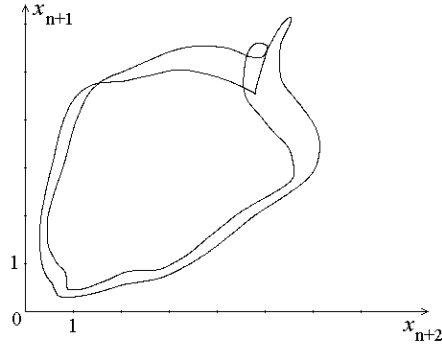


Рис. 22. «Удвоение» инвариантной кривой при $a=17.5$

Как видно на представленных иллюстрациях, при небольших значениях коэффициента a все четыре системы характеризуются одинаковыми фазовыми портретами, что в биологической интерпретации означает сходную динамику

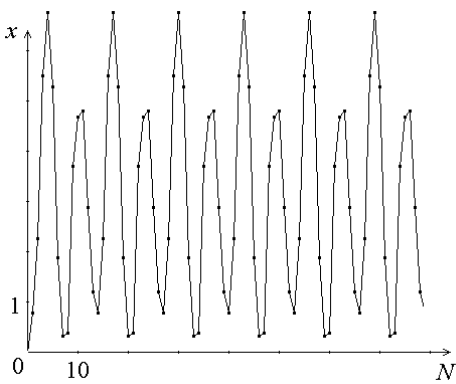


Рис. 23. Ветвление 13-цикла в популяции кеты, $a=19.0$

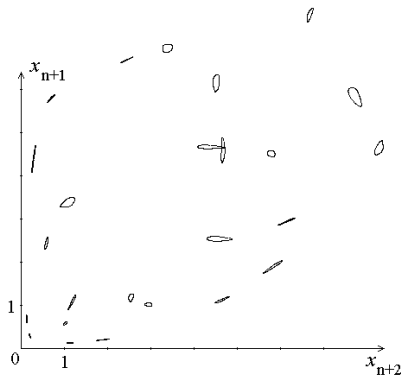


Рис. 24. Фазовый портрет модели динамики кеты при $a=23.0$

численности рассматриваемых популяций, несмотря на существенные различия в возрастной структуре их нерестовых стад. При переходе через значение пара-

метра $a=1$ нулевая стационарная точка теряет устойчивость и одновременно “рождается” новая устойчивая неподвижная точка.

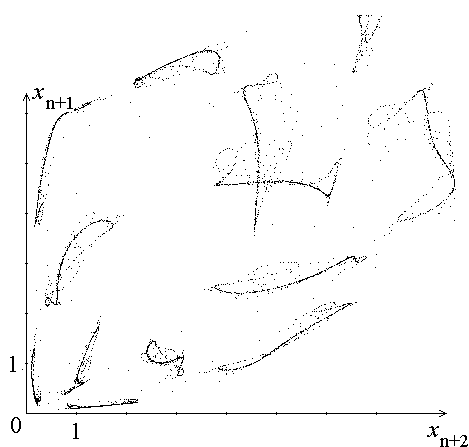


Рис. 25. «Странный аттрактор» в популяции кеты, $a=23.5$

показана на рис. 23; далее вокруг каждой точки цикла появляется предельный цикл (рис. 24, $a \approx 23,0$); а при $a \approx 23,5$ появляется так называемый “странный аттрактор” (рис. 25).

У чавычи наблюдается подобная ситуация: стационарная точка теряет устойчивость при $a \approx 8,05$, при этом возникает замкнутая инвариантная кривая, которая при $a \approx 15,5$ “удваивается”, а при $a \approx 18,5$ – “удваивается” вновь (рис. 26 - 28). Далее, при $a \approx 20,0$ в системе возникает “странный аттрактор” (рис. 29).

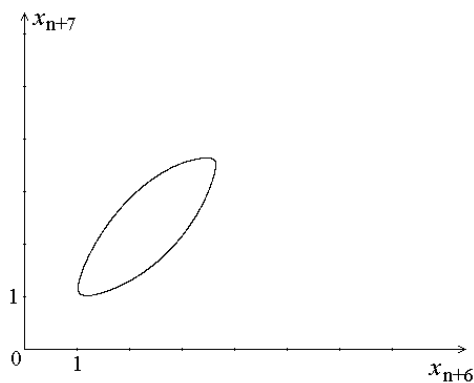


Рис. 26. Фазовый портрет для модели динамики чавычи, $a=8.05$

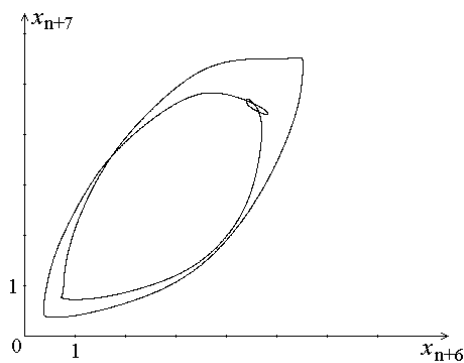


Рис. 27. Удвоение инвариантной кривой при $a=15.5$

В модели, описывающей поведение численности кеты, эта точка теряет устойчивость при $a \approx 8,4$, в этот момент в системе начинаются колебания, а в фазовом пространстве возникает замкнутая инвариантная кривая (рис. 21). При дальнейшем увеличении параметра a в системе наблюдается очередная бифуркация: так, при $a \approx 17,5$ кривая “удваивается” (см. рис. 22). При $a \approx 19,0$ в системе ветвится 13-цикл, траектория

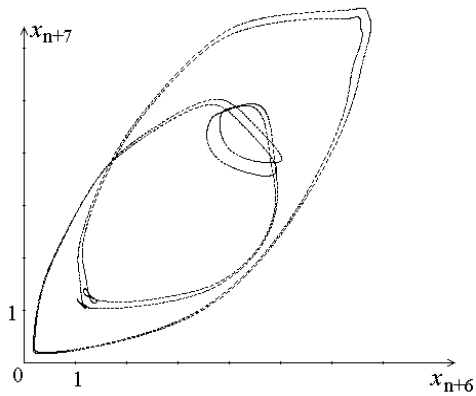


Рис. 28. Повторное удвоение инвариантной кривой при $a=18.5$

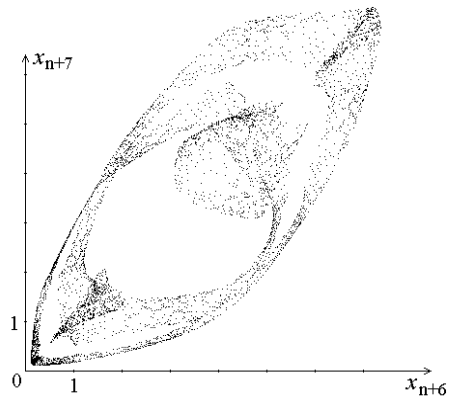


Рис. 29. «Странный аттрактор» в популяции чавычи, $a=20.0$

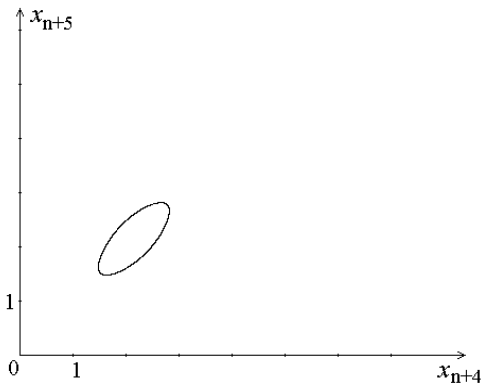


Рис. 30. Фазовый портрет для модели динамики численности нерки, $a=8.45$

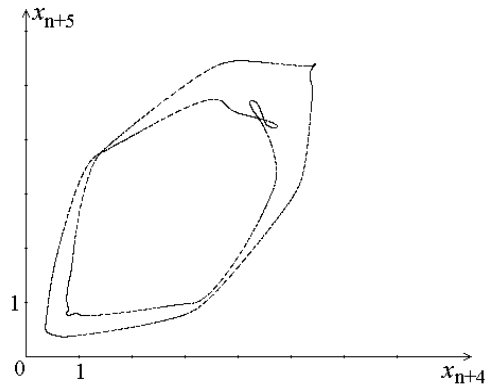


Рис. 31. Удвоение инвариантной кривой у нерки, $a=14.6$

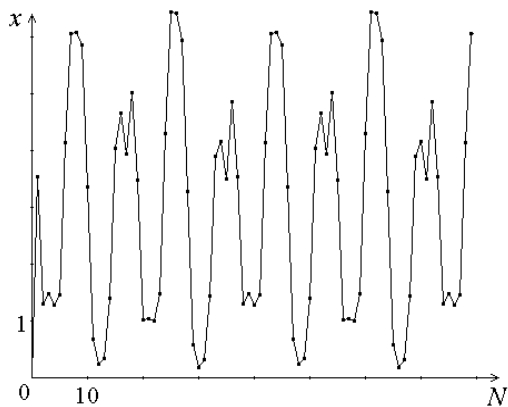


Рис. 32. Ветвление 36-цикла в популяции нерки при $a=17.5$

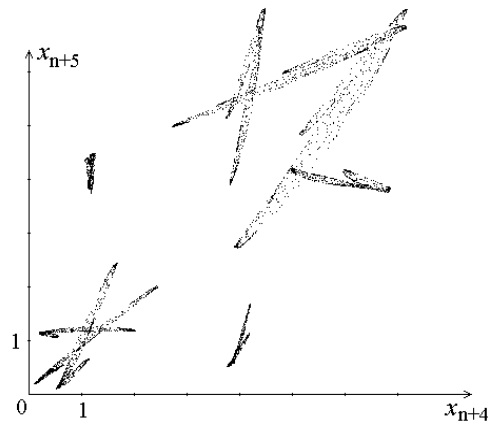


Рис. 33. «Странный аттрактор» у нерки, $a=19.5$

В системе, описывающей численность нерки, стационарная точка теряет устойчивость при $a \approx 8,45$, при этом в системе наблюдаются колебания. В фазовом пространстве в этот момент возникает замкнутая инвариантная кривая, которая "удваивается" при $a \approx 14,6$, когда в системе наблюдается бифуркация удвоения периода колебаний (рис. 30 и 31). Далее, при $a \approx 17,5$ в системе ветвится цикл длины 36, траектория показана на рис. 32. При дальнейшем увеличении параметра a в фазовом пространстве возникает так называемый "странный ат-

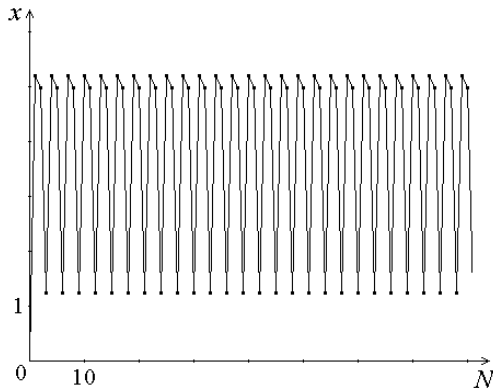


Рис. 34. Ветвление 3-цикла в популяции нерки при $a=27,0$

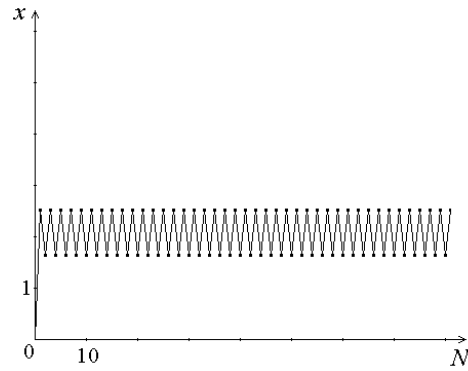


Рис. 35. Появление цикла длины 2 у кижуча, $a=7,6$

трактор", представленный на рис. 33. При $a \approx 27,0$ в системе происходит очередная бифуркация: ветвится цикл длины 3, который остается устойчивым при увеличении a (рис. 34).

Динамика численности кижуча существенно отличается от вышеописанной. При потере устойчивости неподвижной точкой, а это происходит при $a \approx 7,6$, в системе ветвится устойчивый 2-цикл, траектория представлена на рис. 35. Следующая бифуркация наблюдается при $a \approx 10,1$. При этом значении параметра 2-цикл теряет устойчивость и в фазовом пространстве возникает замкнутая инвариантная кривая (см. рис. 36). Далее, при $a \approx 19,0$ в системе наблюдается "странный аттрактор" (рис. 37).

Опираясь на приведенные на рис. 38 - 41 графики главного коэффициента Ляпунова для всех систем, можно сделать вывод, что, начиная с некоторого

значения среднего числа выживших потомков от одной особи, характер динамики становится нерегулярным. Для популяции кеты это значение $a \approx 8,82$, для кижуча - $a \approx 14,71$, для нерки - $a \approx 15,03$, для чавычи - $a \approx 8,24$. При переходе через эти значения репродуктивного потенциала динамика в общем случае становится непредсказуемой. Отметим, что эти значения близки к реально возможным, т.к. для лососевых среднее число выживших потомков от одной самки составляет 8-14 особей.

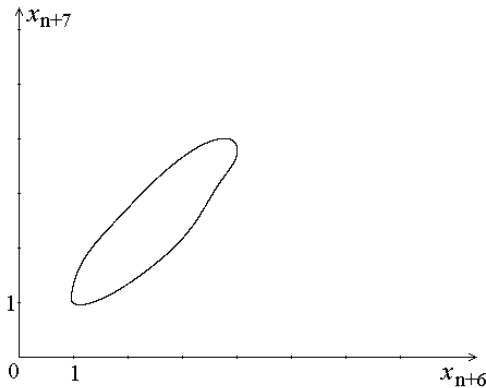


Рис. 36. Появление инвариантной кривой при потере устойчивости 2-циклом у кижуча, $a=10.1$

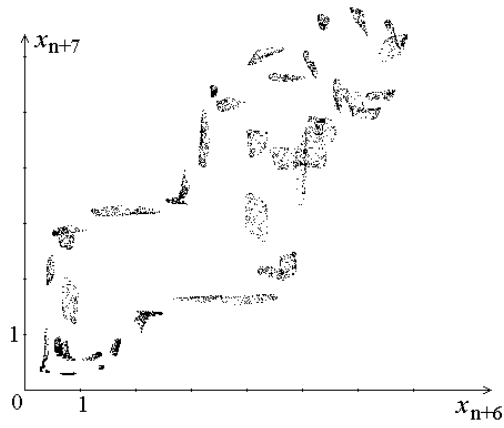


Рис. 37. «Странный аттрактор» в модели динамики численности кижуча, $a=19.0$

Еще несколько «окон» периодического, или регулярного поведения наблюдается далее при $33 < a < 43$, $45 < a < 46$, $53.5 < a < 55$ в системе, отражающей изменение численности популяции кижуча, а также при $a > 28,02$ в модели динамики численности нерки. При таких значениях параметра a динамика этих систем представлена соответственно устойчивыми 2- и 3-циклами. Однако в природных условиях столь большие значения репродуктивного потенциала не достигаются, поэтому наличие «окон» регулярности в зоне хаоса интересно скорее как теоретический результат.

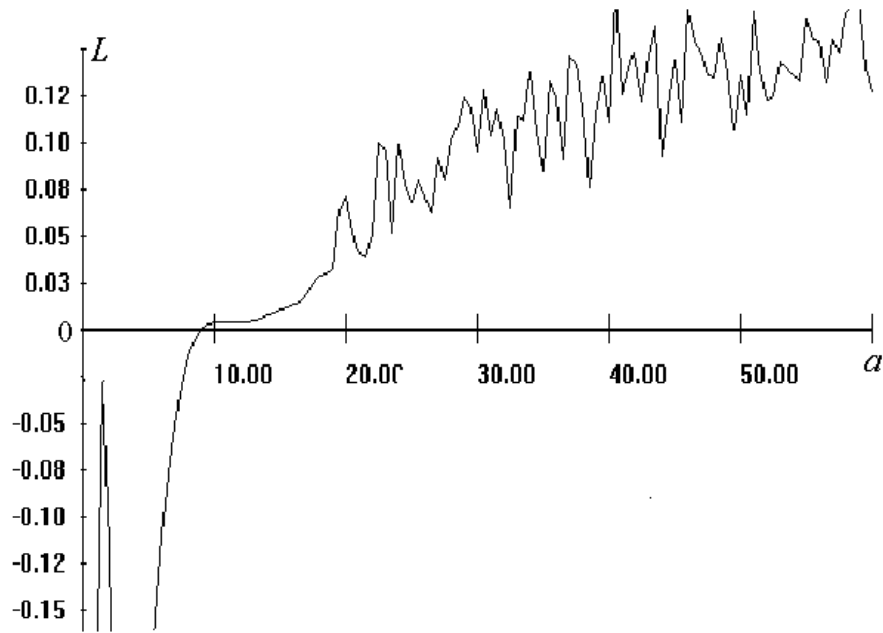


Рис. 38. Наибольший показатель Ляпунова для модели, описывающей динамику численности кеты

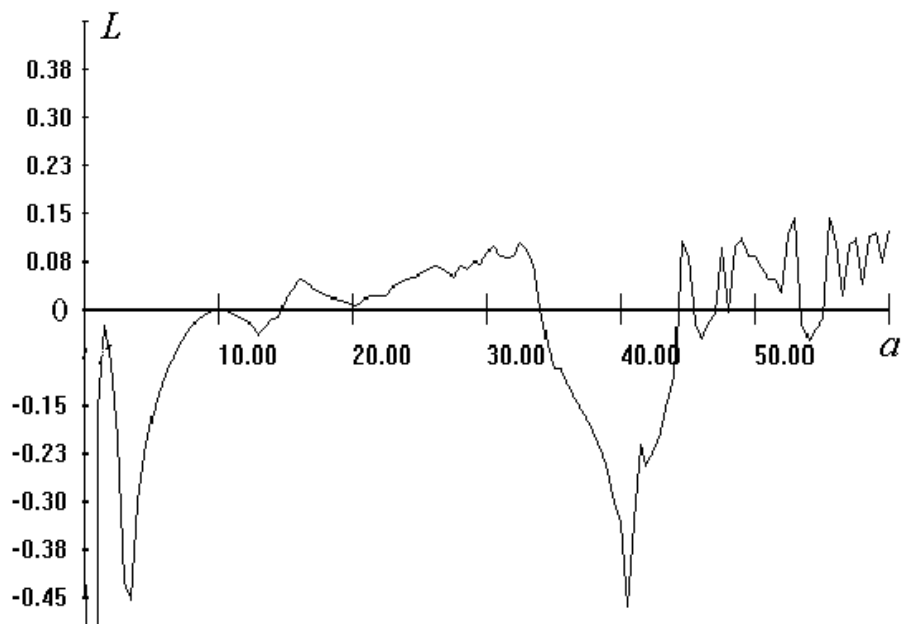


Рис. 39. Наибольший показатель Ляпунова для системы, характеризующей популяционную динамику кижуча

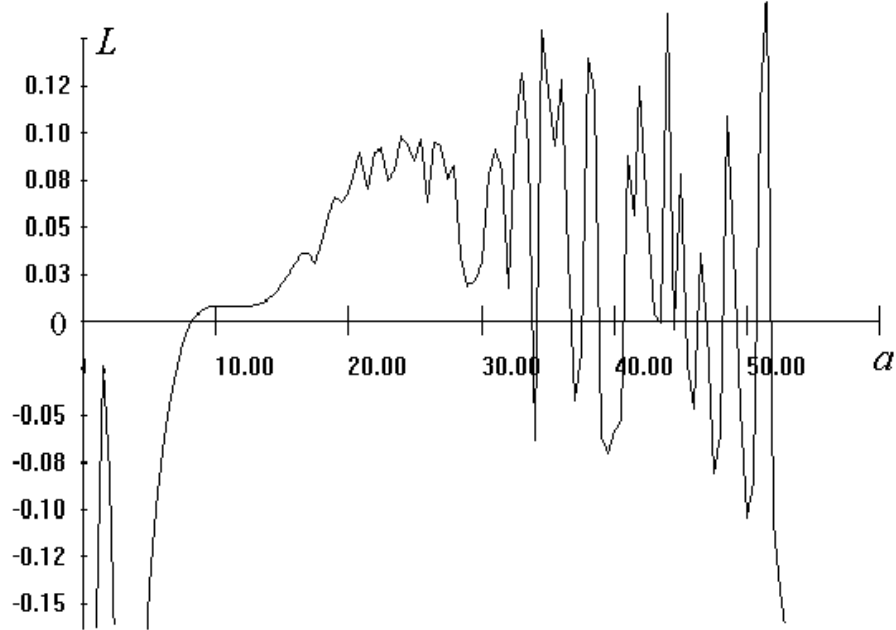


Рис. 40. Наибольший показатель Ляпунова

для модели динамики численности нерки

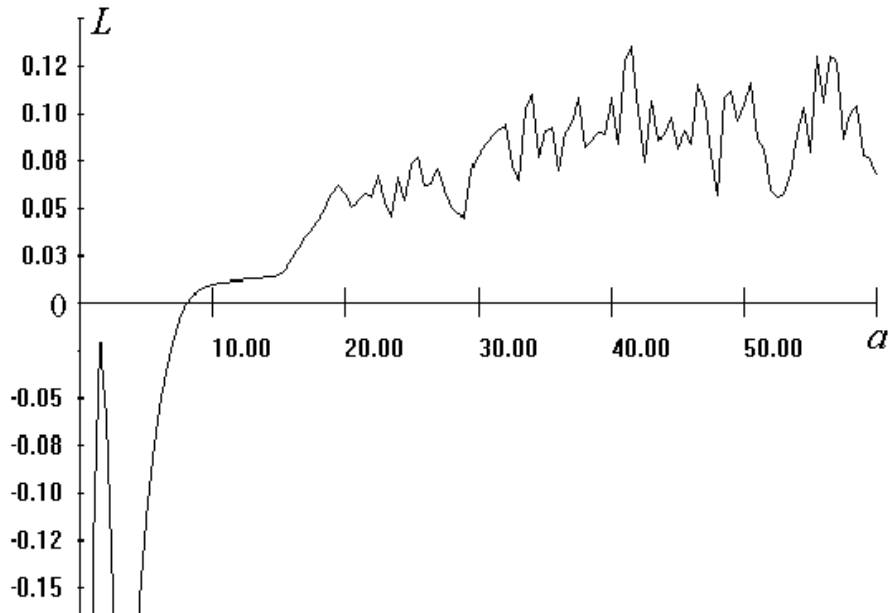


Рис. 41. Наибольший показатель Ляпунова для системы,
описывающей популяционную динамику чавычи

6.4. Оценка коэффициентов модели по данным реального промысла

Для численного подбора коэффициентов модели (31) были взяты данные об общих американских уловах тихоокеанских лососей (нерки, кеты, кижуча и чавычи) в Беринговом море (Западная Аляска) [23].

Обозначим величины реальных уловов в i -ом году как Y_i^* , модельных – как Y_i . Верифицируемая модель динамики промысловой многовозрастной популяции имеет вид (31). Модельные величины абсолютных уловов:

$$Y_{n+k-1} = p \cdot y_{n+k-1} = p \cdot \frac{\left(a \sum_{i=0}^{k-1} \gamma_{k-i} x_{n+i} e^{-x_{n+i}} \right)^{\alpha+1}}{m + \left(a \sum_{i=0}^{k-1} \gamma_{k-i} x_{n+i} e^{-x_{n+i}} \right)^{\alpha}} \quad (35)$$

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 (п. 6.3), 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.

Как и ранее, параметр k модели (31) был принят для нерки и кеты равным 5, для кижуча и чавычи – равным 7. Значения возрастных коэффициентов приведены в таблице 3.

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 «ретро-прогнозирования». 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 таблице 4, в скобках приведены значения, полученные при ретро-прогнозировании. 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.

Таблица 4

Параметры модели (31), 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%

Графики реальной и модельной динамики уловов для каждого из рассмотренных случаев приведены на рис. 42. Точечной 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.

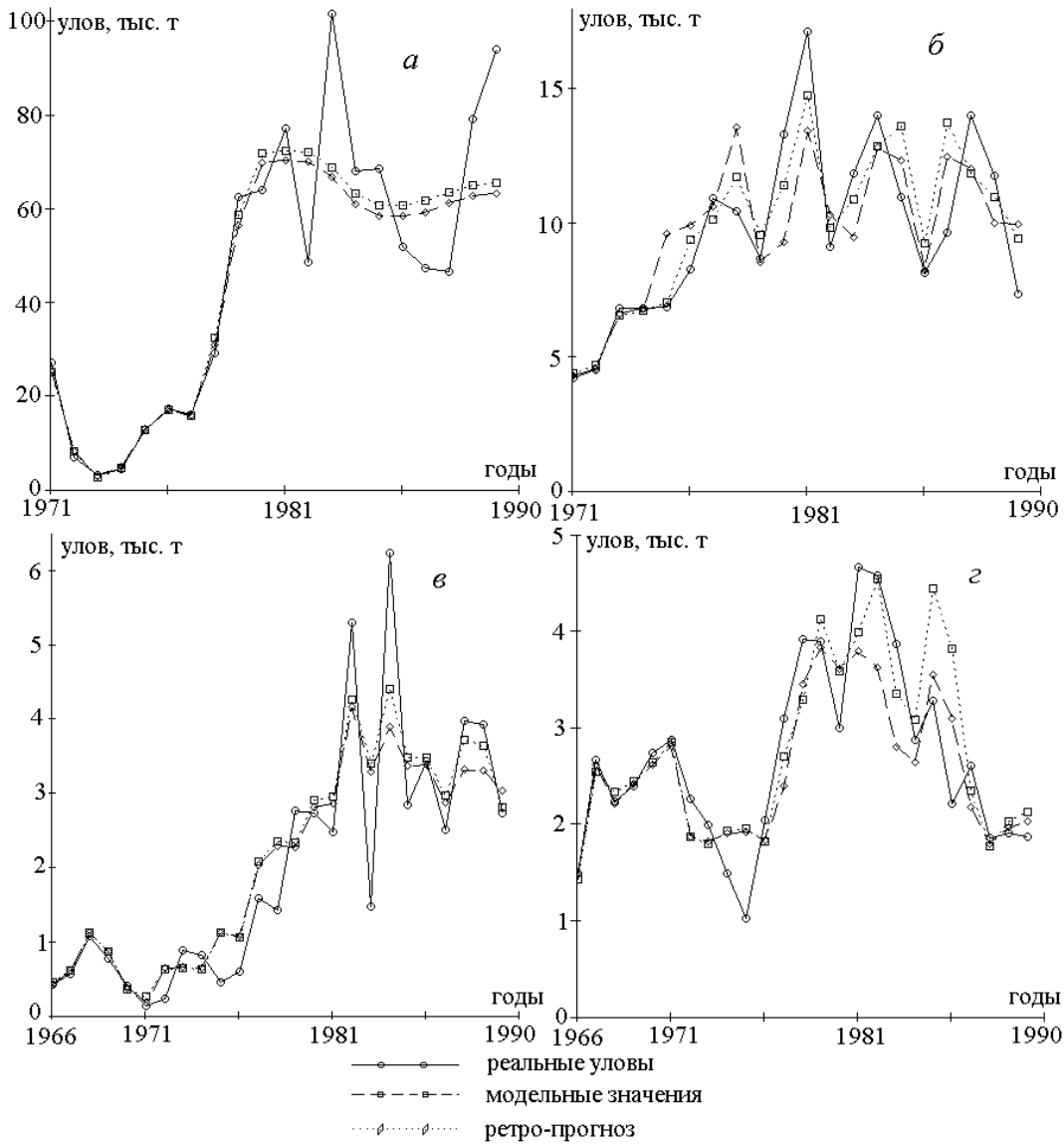


Рис. 42. Реальная, модельная динамика и ретро-прогноз уловов нерки (а), кеты (б), кижуча (в) и чавычи (г)

Обращаясь к результатам численного исследования (п. 6.3), 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 мере оказывается связана 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.

7. Заключение

В работе построена и подробно проанализирована математическая модель динамики численности локальной популяции, подверженной промысловому воздействию. Предложенная модель позволяет исследовать динамику как однородных, так и возрастных популяций.

Формализована зависимость промыслового изъятия от величины промысловых усилий и текущей численности популяции. Определены возможные динамические режимы в зависимости от интенсивности изъятия и других промысловых характеристик. 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 все 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.

В заключение отметим, что отказ от любого из основных предположений, таких как выбранный качественный вид функции воспроизводства или принципиальная нелинейность зависимости величины улова от усилий приводит к существенному рассогласованию модельных результатов и данных наблюдений. При этом выбор конкретных функциональных зависимостей не имеет решаю-

шего значения и отражает скорее пристрастия авторов, нежели существо дела. Так, мы пытались вместо модели Рикера при описании воспроизводства использовать модель Хассела [29, 30]; при описании функции промысла - учитывать насыщение по численности [18], а также использовать другие виды трофической функции [3, 28]. Число параметров при этом, как правило, возрастало, причем непропорционально увеличению адекватности и точности модели, однако основной вывод 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.

8. Список литературы

1. Абакумов А.И. Управление и оптимизация в моделях эксплуатируемых популяций. - Владивосток: Дальнаука, 1993.
2. Базыкин А.Д. Модель динамики численности и проблема сосуществования близких видов // Журнал общей биологии, 1969. - Т. 30. - № 3. - С. 259.
3. Базыкин А.Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. – М.: Наука, 1985.
4. Бард Й. Нелинейное оценивание параметров./ Пер. с англ. - М.: Статистика, 1979.
5. Бивертон Р., Холт С. Динамика численности промысловых рыб. - М.: Пищ. пром-ть, 1969.
6. Гимельфарб А.А., Гинзбург Л.Р., Полуэктов Р.А. и др. Динамическая теория биологических популяций. - М.: Наука, 1974.
7. Грешилов А.А., Стакун В.А., Стакун А.А. Математические методы построения прогнозов. - М.: Радио и связь, 1997.
8. Кирис И.Д. Белка. Киров. Волго-Вят. кн. изд-во. Кировское отделение, 1973.
9. 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.
10. Ласт Е.В. Моделирование динамики численности сложноструктурированной популяции с неперекрывающимися поколениями. // Третья международная конференция "Проблемы устойчивого развития: системный анализ в экологии". Тезисы докладов. Запорожье, 1998. С. 45.
11. 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.
12. Ласт Е.В., Сычева Э.В. Влияние промысла на характер популяционной динамики дальневосточных лососей. // Рыбохозяйственные исследования миро-

вого океана. Труды международной научной конференции. Владивосток, 1999. С. 35.

13. Ласт Е.В., Фрисман Е.Я. Влияние промысла на популяционную динамику проходных видов рыб // Прикладная нелинейная динамика. Серия «Известия вузов». - Изд-во Саратовского Гос. Университета, 2002. – Т. 10. - №1-2. - С. 157.

14. Локшина И.Е. Динамика промысла и оценка вылова. - М.: Пищ. пром-ть, 1978.

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

16. Русанов Я.С. Охота и охрана фауны (Влияние охоты на структуру популяций охотничьих угодий). – М.: Лесн. пром-ть, 1973.

17. Скалецкая Е.И., Фрисман Е.Я., Шапиро А.П. Дискретные модели динамики численности популяций и оптимизация промысла. - М.: Наука, 1979.

18. Сычева Э.В. Характеристики промысла, определяющие устойчивость равновесной численности эксплуатируемой популяции // Юбилейный сборник научных трудов: к 30-летию ИАПУ ДВО РАН. - Владивосток, 2001.

19. Формозов А.Н. Колебания численности промысловых животных. – М.; Л.: Коиз, 1935.

20. Фрисман Е.Я., Ласт Е.В. Неустойчивость сложноструктурированной популяции, вызванная промыслом. // Моделирование неравновесных систем (МНС-99). Всероссийская конференция. Тезисы докладов. Красноярск, 1999.

21. 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.

22. Фрисман Е.Я., Сычева Э.В., Израильский Ю.Г. Динамическая неустойчивость популяции промыслового вида, связанная с воздействием промысла // ДАН, 2001. - Т. 380. - № 3. - С. 425.

23. Чигиринский А.И. Промысел тихоокеанских лососей в Беринговом море // Экология и трофические связи промысловых рыб дальневосточных морей: Известия ТИНРО. - 1994. - Т. 116. - С. 142.

24. Чигиринский А.И. Глобальные природные факторы, промысел и численность лососевых // Рыбное хозяйство, 1993. - № 2. - С.19.

25. Шапиро А.П. Математические модели конкуренции // В сб.: Управление и информация. - Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1974. - Вып. 10. - С. 5.

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

27. 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, v.3 of 3, p. 573.

28. Holling C.S. The functional response of predator to prey density and its role in mimicry and population regulation. // Mem. Entomol. Soc. Canada, 1965. - V. 45. - P. 1.

29. May R.M. Simple mathematical models with very complicated dynamics // Nature, 1976. - V.261. - № 5560. - P. 459.

30. May R.M. When two and two make four: nonlinear phenomena in ecology // Proc. R. Soc. London, 1986. - B228. - № 1252. - P. 241.

31. Richer W.E. Stock and recruitment // Th. J. Fisheries Res. Bard. Can., 1954. - V. 11. - № 5. - P. 559.

32. 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.

Comment [S1]: Найти конкретный журнал, где возрастная структура была, по прошествии столько времени – :(Я нашла другой журнал. Но там возраста нет, только уловы.

Приложение 1

Программа оценки коэффициентов модели (15) по статистическим данным об

Исходные данные: Real - вектор уловов; f - вектор промысловых усилий

Real :=	60.913	f := 0.001	5.879
	72.229		6.29
	78.353		6.771
	91.552		8.236
	78.288		6.83
	110.417		10.488
	114.59		10.801
	76.841		9.584
	41.965		5.961
	50.058		5.93
	64.094		6.397
	89.194		9.377
	129.701		13.958
	160.134		20.381
	200.34		23.984
	192.458		23.013
	224.81		31.856
	183.685		18.726
	192.234		31.529
	138.918		36.423
	138.623		24.995
140.581	17.806		

Задаем первое приближение (начальные коэффициенты):

$k := 145$ $m := 0.8$

$a := 2.15$ $x_0 := 0.8$

Область изменения индекса:

$n := 0.. 21$

уловах тунца в среде MathCAD 2001 Pro

Вычисляем модельные значения общей численности:

$$x_{n+1} := \frac{a \cdot (m \cdot x_n \cdot e^{-x_n})}{m + f_n}$$

Целевая функция имеет вид:

$$\text{Min}(a, k, m) := \left[\sum_{j=1}^{21} \left[\ln(\text{Real}_j) - \ln \left[\frac{k \cdot (a \cdot f_j \cdot x_{j-1} \cdot e^{-x_{j-1}})}{m + f_j} \right] \right] \right]$$

С помощью следующей процедуры (MinErr) находятся значения трех коэффициентов: a , k и m (составляющих вектор par), при которых отклонение реальной величины целевой функции от заданного значения (0.001) минимально.

Given $\text{Min}(a, k, m) = 0.001$

$$a > 1 \quad m > 0$$

$\text{par} := \text{MinErr}(a, k, m)$

$$\text{Min}(\text{par}_0, \text{par}_1, \text{par}_2) = 1 \times 10^{-3} \quad \text{par} = \begin{pmatrix} 4.076 \\ 274.904 \\ 0.032 \end{pmatrix}$$

Иллюстрация результатов:

Для иллюстрации результатов на графике вновь задаем область изменения индекса, вычисляем величины общей численности и модельные величины уловов (Model) при подобранных значениях коэффициентов:

$$n := 0..20$$

$$\text{Model}_0 := \frac{\text{par}_1 \cdot \text{par}_0 \cdot f_0 \cdot (x_0 \cdot e^{-x_0})}{\text{par}_2 + f_0} \quad x_{n+1} := \frac{\text{par}_0 \cdot (\text{par}_2 \cdot x_n \cdot e^{-x_n})}{\text{par}_2 + f_n}$$

$$\text{Model}_{n+1} := \frac{\text{par}_1 \cdot \text{par}_0 \cdot f_{n+1} \cdot (x_n \cdot e^{-x_n})}{\text{par}_2 + f_{n+1}}$$

Вся проведенная процедура повторяется на более короткой области значений индекса n (делаем приближение по укороченному на 5 значений ряду данных):

$$n := 0..16$$

$$x_{n+1} := \frac{a \cdot (m \cdot x_n \cdot e^{-x_n})}{m + f_n}$$

$$\text{Min}(a, k, m) := \left[\sum_{j=1}^{16} \left[\ln(\text{Real}_j) - \ln \left[\frac{k \cdot (a \cdot f_j \cdot x_{j-1} \cdot e^{-x_{j-1}})}{m + f_j} \right] \right] \right]$$

$$\text{Given } \text{Min}(a, k, m) = 0.001$$

$$a > 1 \quad m > 0$$

$$\text{prog} := \text{MinErr}(a, k, m)$$

$$\text{Min}(\text{prog}_0, \text{prog}_1, \text{prog}_2) = 9.466 \times 10^{-4} \quad \text{prog} = \begin{pmatrix} 4.075 \\ 274.816 \\ 0.031 \end{pmatrix}$$

Получив значения коэффициентов, дающие наилучшее приближение к короткому ряду, вычисляем новые значения общей численности и модельных уловов, в том числе на пять лет вперед (делаем ретро-прогноз):

$$n := 0..20$$

Иллюстрация результатов:

$$\text{Prognoz}_0 := \frac{\text{prog}_1 \cdot \text{prog}_0 \cdot f_0 \cdot (x_0 \cdot e^{-x_0})}{\text{prog}_2 + f_0} \quad x_{n+1} := \frac{\text{prog}_0 \cdot (\text{prog}_2 \cdot x_n \cdot e^{-x_n})}{\text{prog}_2 + f_n}$$

$$\text{Prognoz}_{n+1} := \frac{\text{prog}_1 \cdot \text{prog}_0 \cdot f_{n+1} \cdot (x_n \cdot e^{-x_n})}{\text{prog}_2 + f_{n+1}}$$

Далее строим графики стандартными средствами MathCAD.

Вычисляем коэффициент детерминации реального и модельного, а также реального и прогнозного рядов данных:

$$\text{corr}(\text{Real}, \text{Model})^2 = 0.814 \quad \text{corr}(\text{Real}, \text{Prognoz})^2 = 0.816$$

Содержание

1. Введение.....	3
2. Математическая модель динамики численности локальной однородной популяции, находящейся под воздействием промысла.....	5
2.1. Изменение численности неэксплуатируемой популяции.....	5
2.2. Изменение численности популяции, находящейся под действием промысла.....	7
2.3. Определение максимального равновесного улова.....	8
2.4. Максимизация изъятия из «рикеровской» популяции.....	11
2.5. Устойчивость равновесного значения численности.....	11
3. Формализация зависимости промыслового изъятия от величины промысловых усилий и численности популяции.....	12
3.1. Оптимизация эксплуатации однородной популяции.....	14
3.2. Оценки параметров модели по данным промысловой статистики...	16
3.3. Исследование модели при степенной зависимости усилий от численности популяции.....	20
3.3.1. Существование максимального уровня изъятия в стационарном состоянии.....	22
3.3.2. Устойчивость стационарного состояния.....	23
4. Бифуркационные диаграммы.....	25
4.1. Влияние насыщения по численности на функцию промысла в общем случае.....	29
5. Некоторые обобщения для зависимости величины усилий от численности.....	31
5.1. Динамика численности в случае зависимости усилий от x	32
5.2. Динамика численности в случае зависимости усилий от $F(x)$	34
6. Математическая модель динамики численности возрастной популяции, находящейся под воздействием промысла.....	36
6.1. Существование и устойчивость стационарного состояния.....	37
6.2. Частный случай: динамика двухвозрастной промысловой	

популяции.....	38
6.3. Численное исследование модели	42
6.4. Оценка коэффициентов модели по данным реального промысла	50
7. Заключение.....	53
8. Список литературы.....	55
Приложение 1.....	58