

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ И АНАЛИЗ МЕХАНИЗМОВ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ ПРОМЫСЛОВЫХ ВИДОВ ЖИВОТНЫХ

Е.Я. Фрисман

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, г. Биробиджан

Для многих интенсивно эксплуатируемых популяций процесс промыслового изъятия стал неотъемлемой составляющей биологического цикла, не менее существенной для популяционной динамики, чем процессы естественной смертности или размножения. При этом промысловое изъятие осуществляется по другим закономерностям, нежели снижение численности популяции в ходе естественной смертности.

Вместе с тем интенсивность промысла сама по себе может весьма сложно зависеть от плотности популяции добываемых животных. Так, для мелких пушных зверей, особенно белки, оказывается характерна сложная зависимость интенсивности охоты (в том числе количества промышленяющих охотников) от численности животных в данный охотничий сезон. Охотники ведут интенсивный промысел при большой плотности зверей и практически отказываются от промысла в периоды депрессии численности [4, 7, 8, 10]. Таким образом, при анализе механизмов динамики численности промысловых популяций необходимо явно учитывать особенности и результаты их промысла.

Решение поставленной задачи 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.

В процессе выполнения данного исследования была разработана обобщенная математическая модель динамики численности однородных промысловых популяций, отражающая периодичность процесса размножения (модель с дискретным временем) и ориентированная на описание и исследование результатов промыслового воздействия. Проведено аналитическое и численное исследование некоторых вариантов этой модели и получены оценки их параметров на основании данных промысловой статистики. Существенное внимание уделяется вопросам устойчивости популяционной динамики и оценки эффективности промысла.

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

Будем предполагать, что изменение численности локальной популяции за время годового 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.

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 размножения $(n+1)$ -го года доживет какая-то часть, которую мы обозначим через $S_2(X_n)$. Следовательно, численность популяции в отсутствии 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 [3, 6, 11]. Первое слагаемое в выражении для $F(X)$ принято называть пополнением, а величину X - родительским запасом. График функции $R(X) = S_1(B(X_n))$ в этом случае называется кривой пополнения. Для промысловых популяций рыб, например, наиболее часто используются кривые Бивертон-Холта $R = X/(a+bX)$ и Рикера $R = a_1 X e^{-bX}$, для насекомых популярна модель Хасселла: $R = aX/(1+bX)^c$.

Второе слагаемое в $F(X)$, характеризующее процесс выживания родительской части популяции, для однородных популяций с пополнением, описываемым кривой Рикера, удобно принять равным $S_2 = a_2 X e^{-bX}$. В этом случае функция воспроизводства также оказывается «рикеровской»: $F(X) = aX e^{-bX}$ (где $a = a_1 + a_2$), а соответствующие модели имеют простой вид и неплохо отражают особенности динамики реальных популяций при стабильных внешних условиях.

Применение кривой Рикера оказалось весьма удачным и при описании динамики численности локальных популяций промысловых видов животных, в частности приморской белки [10]. Однако эту модель пришлось существенно дополнить, учтя явным образом зависимость функции воспроизводства от обеспеченности популяции кормовыми ресурсами. Для

того, чтобы учесть зависимость динамики от урожайности кормовых ресурсов коэффициент b_n , характеризующий в модели конкурентно способность особей между периодами размножения n -го и $(n+1)$ -го годов, полагался линейной функцией двух аргументов C_n и C_{n+1} – урожайностей ресурсов в смежных годах, т.е. величиной

$$b_n = b_0 - b_1 C_n - b_2 C_{n+1}.$$

Таким образом, если популяция вступила в размножение в году n -ом при численности равной X_n , то к началу промысла $(n+1)$ -го года ее численность будет равна

$$Z_{n+1} = F(X_n) = aX_n e^{-(b_0 - b_1 C_n - b_2 C_{n+1})X_n} \quad (2)$$

Учтем теперь влияние промысла. Будем считать, что в результате промысла изымается некоторое количество особей (Y), причем величина изъятия зависит от текущего значения численности:

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

Зависимость $G(F)$ будем называть функцией промысла. Учитывая, что численность популяции, с которой она вступает в размножение в $(n+1)$ -ом году, равна разности между численностью популяций до промысла и величиной (численностью) промыслового изъятия, получаем

$$X_{n+1} = F(X_n) - G(F(X_n)) = \Phi(X_n) \quad (4)$$

Наиболее часто рассматривается случай, когда величина изъятия либо строго фиксирована, либо пропорциональна текущему значению численности, причем доля изъятия постоянна. Однако в реальной ситуации очень трудно добиться независимости величины или доли изъятия от численности популяции, и функция промысла может быть достаточно сложной, в частности, она может зависеть от различных параметров, определяемых условиями и интенсивностью промысла, которая, в свою очередь, измеряется величиной промысловых усилий. В случае, когда промысел ведется путем охоты, под промысловыми усилиями естественно понимать либо количество охотников, ведущих промысел, либо суммарное время, затраченное всеми охотниками на промысел в данном сезоне, измеряемое, например, в сутках. Обозначим эту величину буквой f и формализуем зависимость объема изъятия от величины промысловых усилий. Для этого воспользуемся хорошо разработанной методологией описания процессов взаимодействия в системе «хищник-жертва» или «ресурс-потребитель».

В соответствии с концепцией парных взаимодействий, объем изъятия обычно считается пропорциональным произведению величины промысловых усилий и текущего значения численности. Однако такая зависимость (фактически постулируемая в работах М.Б. Шефера [12] и его последователей) хороша только при сопоставимых (малых) значениях запасов и усилий. Если же величина промысловых усилий велика, а численность популяции мала, объем промысла будет зависеть только от численности популяции (пропорционален ей с коэффициентом пропорциональности, определяемым биологическими особенностями вида и методами промысла). В свою очередь, при большой численности

популяции (и малом количестве усилий) объем промысла будет зависеть только от величины промысловых усилий (пропорционален этой величине). Этим требованиям удовлетворяет функция $G(F)$, выбранная в виде «трофической» функции с насыщением как по численности популяции F , так и по числу усилий f .

$$G(F) = \frac{\rho f F}{(m+f)(1+\mu F)} \quad (5)$$

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; $1/m$ – величина численности популяции, при которой изымаемая доля равна половине от максимально возможной при заданных промысловых усилиях.

Исследованию эффектов насыщения в биологических моделях много внимания уделял А.Д. Базыкин [1, 2]. Именно его схему рассуждений мы использовали при обосновании формулы (5). Однако, нам не известны работы, в которых бы в явном виде применялись подобные формулы, учитывающие эффекты насыщения при формализации зависимости величины улова от количества применяемых усилий. Заметим, наконец, что вид функции (5) хорошо отражает известный в промысловой статистике факт, заключающийся в том, что величина изъятия, приходящегося на одно промысловое усилие (G/f), падает с ростом числа усилий.

В дальнейшем мы сосредоточимся на рассмотрении частного случая зависимости (5): $\rho=1, m=0$ (можно выловить все, и нет насыщения по численности популяции), т.е.

$$G(F) = \frac{fF}{m+f} \quad (6)$$

и доля изъятия однозначно определяется величиной промысловых усилий.

Подставляя (6) в (4), получаем следующий вид модели динамики численности однородной промысловой популяции, ориентированной на описание и исследование результатов промыслового воздействия

$$X_{n+1} = F(X_n) - \frac{f_{n+1}F(X_n)}{m+f_{n+1}} = \frac{mF(X_n)}{m+f_{n+1}} \quad (7)$$

Для многих промысловых объектов имеется достоверные статистические данные о величинах промысловых усилий. Наиболее показателен в этом плане рыбный промысел. Однако в случае охоты прямых оценок промысловых усилий, как правило, получить не удастся. Дело в том, что, как уже указывалось, имеет место сложная зависимость интенсивности охоты (в том числе количества промышляющих охотников) от численности животных в данный охотничий сезон. Охотники ведут интенсивный промысел при большой плотности зверей и практически отказываются от промысла в периоды депрессии численности. Чтобы учесть это, надо полагать величину промысловых усилий возрастающей функцией от численности популяции. По аналогии с результатами, полученными для рыбных популяций [5, 9], можно

приблизить эту зависимость степенной функцией и положить

$$f_{n+1} = r[F(X_n)]^s, \quad (8)$$

тогда уравнение (7) запишется так:

$$X_{n+1} = F(X_n) - \frac{rF(X_n)[F(X_n)]^s}{m+r[F(X_n)]^s} = \frac{mF(X_n)}{m+r[F(X_n)]^s}.$$

Если теперь функцию воспроизводства выбрать в соответствии с соотношением (2), то это уравнение можно преобразовать к виду:

$$X_{n+1} = \frac{maX_n e^{-(b_0 - b_1 C_n - b_2 C_{n+1})X_n}}{m+r[aX_n e^{-(b_0 - b_1 C_n - b_2 C_{n+1})X_n}]^s}$$

или

$$X_{n+1} = \frac{aX_n e^{-(b_0 - b_1 C_n - b_2 C_{n+1})X_n}}{1+A[aX_n e^{-(b_0 - b_1 C_n - b_2 C_{n+1})X_n}]^s}, \quad (9)$$

где $A=r/m$ – параметр модели, характеризующий интенсивность промыслового изъятия.

В соответствии с (2), (6) и (8), модельные величины уловов равны

$$Y_{n+1} = \frac{f_{n+1}F(X_n)}{(m+f_{n+1})} = \frac{r[F(X_n)]^{s+1}}{m+r[F(X_n)]^s} = \frac{r[aX_n e^{-(b_0 - b_1 C_n - b_2 C_{n+1})X_n}]^{s+1}}{m+r[aX_n e^{-(b_0 - b_1 C_n - b_2 C_{n+1})X_n}]^s}$$

или

$$Y_{n+1} = \frac{A[aX_n e^{-(b_0 - b_1 C_n - b_2 C_{n+1})X_n}]^{s+1}}{1+A[aX_n e^{-(b_0 - b_1 C_n - b_2 C_{n+1})X_n}]^s}. \quad (10)$$

Был проведен подробный аналитический и численный анализ модели (9), в ходе которого установлено следующее. В отсутствие промысла характер динамики численности популяции определяется величиной репродуктивного потенциала и наличием кормовых запасов. При небольшом и среднем репродуктивном потенциале колебания численности фактически отражают (с некоторым запаздыванием) колебания пищевых запасов. Такую динамику мы наблюдаем у кабана, изюбря и некоторых других копытных. При большом репродуктивном потенциале колебания численности становятся резче и определяются, в основном, плотностно-зависимыми факторами, а колебания запасов корма

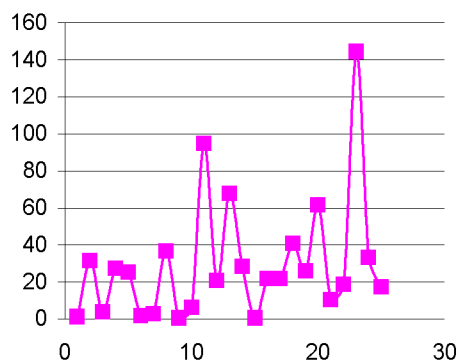


Рис. 1. Количество добытых шкурок белки

играют фоновую роль. Типичный пример – белка и колонок.

Ведение промысла снижает остроту колебаний, связанную с повышенной плотностью, но сохраняет колебания, связанные с изменением в кормовой базе. Более того, поскольку интенсивность промысла зависит от уровня численности, он может как «раскачивать» вынужденные колебания, так и приводить к резкому падению численности популяции вплоть до ее полного вырождения.

Таким образом, применение модели (9), (10) и оценка ее адекватности для описания динамики численности и размеров изъятия из рассматриваемых популяций промысловых видов оказались весьма обнадеживающими. По-видимому, данная модель сможет служить отправной точкой для анализа характера динамики, получения прогноза и рекомендаций по нормам изъятия и мероприятиям по охране. Приведем, в качестве примера, результаты модельного анализа динамики численности и величин заготовок самого массового промыслового вида – белки.

Оценка коэффициентов модели по динамике заготовок из локальной популяции белки Приамурья

Для приамурской белки основным источником питания служат семена хвойных пород, урожайность которых измеряется в баллах и подвержена существенным колебаниям от года к году. В качестве исходной информации для оценки параметров модели использовались данные о величине заготовок из локальной популяции белки (Y_n^*) и об урожайности хвойных (C_n^*) за 25 последовательных сезонов промысла (рис. 1, 2).

Задача оценки параметров модели заключается в подборе таких значений, a, b_0, b_1, b_2, s и A , при которых последовательность $\{Y_n\}$ наилучшим образом аппроксимирует известную последовательность $\{Y_n^*\}$. При этом значения численности популяции X_n определяются по уравнению (9), а величины урожайности хвойных считаются известными $C_n = C_n^*$. Основная трудность в решении этой задачи состоит в том, что модель нелинейна как по переменным, так и по параметрам. Было решено ограничиться поиском локального минимума целевой функции с учетом априорных представлений о величинах подбираемых параметров. Так, например, ни один из параметров не может быть отрицательным, величина $b_n = b_0 - b_1 C_n - b_2 C_n$ также не должна быть отрицательной ни при каких наблюдаемых значениях

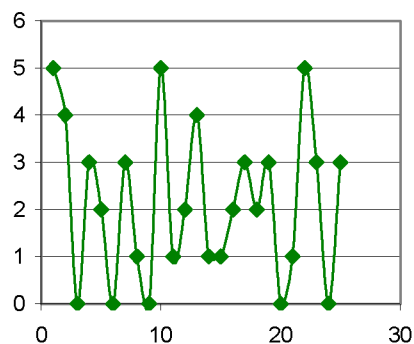


Рис. 2. Урожайность семян хвойных пород в баллах

урожайности кедрового ореха и т.д. Искались наборы параметров, обеспечивающие минимум целевой функции

$$L = \sum (Y_n^* - Y_n)^2.$$

Задача решалась численно методом Левенберга-Марквардта. В результате были получены следующие значения коэффициентов:

$$a = 8,89 \quad b_0 = 0,158 \quad b_1 = 0,023 \quad b_2 = 0,015 \quad s = 1,04 \quad A = 0,049$$

Графики фактических и модельных (рассчитанных по модели (9) и формуле (10) при полученных коэффициентах) величин заготовок приведены на рисунке 3а. Близость этих графиков позволяет заключить, что предложенная модель хорошо описывает динамику промысла. Мы видим, что почти все пики заготовок были выявлены в результате моделирования.

Для проверки адекватности модели было проделано следующее. Описанным выше методом были подобраны коэффициенты модели только по первым двадцати сезонам. Значения коэффициентов оказались следующими:

$$a = 8,94 \quad b_0 = 0,149 \quad b_1 = 0,019 \quad b_2 = 0,010 \quad s = 1,09 \quad A = 0,051$$

Затем на основе этих коэффициентов по модели с учетом данных об урожайности хвойных были вычислены ожидаемые величины заготовок за следующие пять лет. Результаты такого расчета проиллюстрированы на рисунке 3б. Мы видим, что модель позволяет предсказывать пик промысла, значительно превосходящий по величине значения объемов заготовок, на основе которых подбирались коэффициенты.

Обсудим вкратце смысл вычисленных значений коэффициентов модели. Параметр s оказался очень близким (равным) единице. Это означает (и это можно показать строго математически), что в каждый данный момент в сезон промысла количество промысловых усилий (промышляющих охотников) фактически пропорционально численности белок. Объем изъятия и текущее значение численности оказываются связаны соотношением

$$Y = \frac{AF^2}{1+AF} \quad (11)$$

Видно, что объем добычи возрастает с ростом F , причем доля изъятия также возрастает, стремясь к единице. Вместе с тем численность оставшихся после промысла особей

$$X = F - Y = F - \frac{AF^2}{1+AF} = \frac{F}{1+AF}$$

хотя и возрастает с ростом F , но остается ограниченной и стремится к постоянной величине равной $1/A$. Коэффициент A имеет в этом случае размерность, обратную численности, а величина $1/A$ – это максимальное количество белок, которое может остаться после промысла.

Соотношение между величинами b_1 и b_2 показывает, что урожайность кедрового ореха в год, предшествующий промыслу, влияет на величину заготовок существенно сильнее, чем урожайность в текущем году.

Следует отметить, что отказ от любого из положенных в основу модели предположений (от учета зависимости изменения численности от урожайности кедрового ореха или от предположения о нелинейности зависимости объема промысла от численности популяции) приводит к полной потере соответствия результатов моделирования фактическим данным. Результаты моделирования позволяют заключить, что данная модель учитывает наиболее значимые механизмы популяционной динамики, и приведенный выше набор предположений является существенным и, по-видимому, необходимым.

Оценка эффективности промысла

Рассмотрим теперь вопрос о том, насколько эффективен данный промысел. Если бы условия среды не менялись, а урожайность кедрового ореха была бы постоянной, то мы могли бы определить такое стационарное значение численности популяции, которое обеспечивало бы *максимальный уровень изъятия в равновесном режиме*, т.е. в режиме одинакового ежегодного промыслового изъятия. Согласно (4), равновесное значение численности удовлетворяет уравнению

$$\bar{X} = F(\bar{X}) - G(F(\bar{X})) \quad (12)$$

и оно обеспечивает равновесный уровень изъятия

$$\bar{Y} = G(F(\bar{X})) = F(\bar{X}) - \bar{X} \quad (13)$$

Как само равновесное значение численности, так и равновесный уровень изъятия естественно определяются и параметрами функции воспроизводства (в данном случае параметрами a и b уравнения Рикера), и параметрами функции промысла (в данном случае единственным параметром A). Если условия внешней

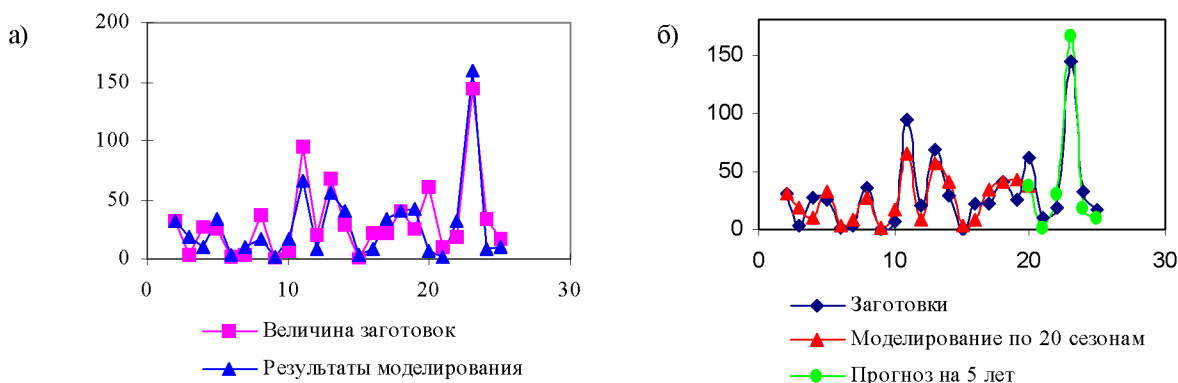


Рис. 3. Фактические и модельные значения величин заготовок шкурок белки

среды не меняются, то параметры a и b естественно считать фиксированными и определяемыми биологическими особенностями промысловой популяции. Параметр функции промысла может меняться с изменением условий и политики промысла.

Определим такое значение параметра A , которое обеспечило бы максимум равновесного изъятия, и сравним его с вычисленным значением. Найдем вначале соответствующее равновесное значение численности популяции. Согласно (13), условие экстремума для \bar{Y} имеет вид: $\bar{Y}' = F'(\bar{X}) - 1$, откуда следует, что в точке экстремума \bar{Y}

$$\bar{X}_M = b\bar{X}_M, \quad (14)$$

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). Легко показать, что эта точка максимума.

Для нашего случая, т.е. для кривой Рикера $F(X) = aXe^{-bX}$, $F'(X) = ae^{-bX}(1 - bX)$, отсюда согласно (14) получаем

$$ae^{-b\bar{X}_M}(1 - b\bar{X}_M) = 1. \quad (15)$$

Далее, умножая (15) на \bar{X}_M , находим

$$F(\bar{X}_M) = \frac{\bar{X}_M}{1 - b\bar{X}_M} \quad \text{или} \quad \bar{X}_M = \frac{F(\bar{X}_M)}{1 + bF(\bar{X}_M)},$$

подставляя это в уравнение (13), получаем:

$$\bar{Y}_M = \frac{b\bar{X}_M^2}{1 - b\bar{X}_M} \quad \text{или} \quad \bar{Y}_M = \frac{b[F(\bar{X}_M)]^2}{1 + bF(\bar{X}_M)}.$$

С другой стороны, согласно (11),

$$\bar{Y}_M = \frac{A[F(\bar{X}_M)]^2}{1 + AF(\bar{X}_M)}.$$

Приравняв два последних выражения для максимума равновесного изъятия

$$\frac{A[F(\bar{X}_M)]^2}{1 + AF(\bar{X}_M)} = \frac{b[F(\bar{X}_M)]^2}{1 + bF(\bar{X}_M)},$$

определяем значение параметра A , которое его обеспечивает: $A = b$.

Таким образом, интенсивность промысла в стационарных условиях не должна превышать степени природного экологического лимитирования популяции. Проблема в том, что в нашем случае условия среды (соответственно, и значения параметра b) достаточно сильно меняются. Урожайность семян хвойных, измеряемая в баллах, колеблется от 0 до 5 со средним $2,16 \pm 0,33$. Значения параметра b колеблется фактически

от 0 до 0,14 со средним $0,077 \pm 0,008$. Причем, если зафиксировать урожайность семян на среднем уровне, то соответствующее значение параметра оказывается весьма близким к среднему: 0,074. При существующих колебаниях среды эксплуатация популяции должна вестись примерно на 20% меньше среднеоптимальной. Значение величины $A=0,05$, полученное при оценке параметров модели, показывает, что невозможно добиться большей эффективности промысла популяции при современной его стратегии. Учитывая периодичность в изменении комовых запасов, необходимо переходить к к переодическим стратегиям, вводя директивные периодические запреты на промысел.

ЛИТЕРАТУРА:

1. Базыкин А.Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М.: Наука, 1985.
2. Базыкин А.Д. Модель динамики численности и проблема сосуществования близких видов // Журнал общей биологии. 1969. Т. 30, № 3. С. 259.
3. Бивертон Р., Холт С. Динамика численности промысловых рыб. М.: Пищ. пром-ть, 1969.
4. Кирил И.Д. Белка. Киров: Волго-Вят. кн. изд-во. Кировское отделение, 1973.
5. 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.
6. Рикер У.Е. Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром., 1979.
7. Русанов Я.С. Охота и охрана фауны (Влияние охоты на структуру популяций охотничьих угодий). М.: Лесн. пром-ть, 1973.
8. Формозов А.Н. Колебания численности промысловых животных. М.; Л.: Коиз, 1935.
9. 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.
10. Ashikmina E.V., Frisman E.Ya., Skaletskaya E.I., Kulikov A.N. Mathematical model for dynamics of the number of pelf products from the local population of Manchurian squirrels // Ecological Modelling. 1985. V. 30. P.145-156.
11. Richer W.E. Stock and recruitment // Th. J. Fisheries Res. Bard. Can. 1954. V. 11, № 5. P. 559.
12. 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.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований: гранты 03-01-00044, 04-04-97000р, а также Дальневосточным отделением Российской академии наук: конкурсный проект 04-1-ОБН-106, выполняемый в рамках Программы Отделения биологических наук РАН «Биоресурсы».