

МАТЕМАТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ КРИВЫХ ВОСПРОИЗВОДСТВА РЫБ

Н. Н. Андреев

Благодаря высокой плодовитости не только отдельных особей, но и видов в целом, характерной для многих рыб, обеспечивается их устойчивое существование на протяжении сотен, тысяч и миллионов лет, несмотря на резкие колебания природных условий, часто приводящих к массовой гибели большей части первоначальной численности генерации. В отдельных случаях у рыб наблюдается ясно выраженная адаптация к колебаниям природных условий, направленная на улучшение условий существования икры, молоди и взрослых рыб.

Гибкость механизма воспроизводства столь велика, что резкое увеличение смертности взрослых особей от промыслового изъятия, действующего длительные годы, не приводит к уничтожению вида. Это, конечно, не исключает случаев резкого снижения численности запасов рыб под влиянием чрезмерно интенсивного промысла.

Промысел может существовать длительное время только за счет гибкости механизма воспроизводства рыб. Реакция популяции рыб на увеличение их смертности в результате промысла лучшим выживанием гарантирует стабильные уловы без ущерба для воспроизводства запасов. Аналогичная картина наблюдается в животноводстве, когда из дальнейшего воспроизводства изымают большое количество молодняка, однако здесь важно подчеркнуть и существенное различие. Улучшение условий выживания в животноводстве обеспечивается хозяйственной деятельностью человека (обеспечением питания, предохранением от неблагоприятных гидрометеорологических условий и т. д.) и его научными достижениями (лечебные и профилактические меры, селекция и т. д.). В рыбной промышленности лучшее выживание — это естественная реакция популяции рыб на ухудшение условий обитания, выражающееся в резком увеличении смертности при сохранении остальных факторов внешней среды на среднем уровне. Так как этот процесс наблюдается у всех видов рыб, то можно сделать заключение о большом влиянии численности в данный момент на коэффициент естественной смертности популяции.

Если промысел ведется так, что из года в год величина и состав улова сохраняются постоянными, то численность и состав популяции (запаса) будут колебаться около каких-то средних значений, коррелятивно зависящих от интенсивности и характера промысла. С изменением характеристик промысла будут меняться и средние величины популяции. Характер колебаний определится изменениями условий обитания и особенностями биологии вида.

В отдельных случаях удастся подметить закономерности в колебаниях численности рыб около средней величины (например, у лососевых),

но для большинства рыб эти колебания не имеют периодичности и зависят от колебаний климатических факторов.

Так как диапазон колебаний численности, связанный с изменением условий обитания и, следовательно, естественной смертности, очень велик, то в ряде случаев не наблюдается связи между численностью родительского стада и численностью потомства. Однако эта связь обязательно должна проявляться, как только численность родительского стада сильно уменьшится. Поэтому при отсутствии ярко выраженной связи надо полагать, что численность популяции близка или больше средней величины. Однако обратное заключение будет неправильным, так как при идеально стабильных внешних условиях наличие связи численности родительского стада с численностью потомства может не существовать благоприятному состоянию запасов.

Если на практике не наблюдается связи между численностью родительского стада и численностью потомства, то у данной популяции влияние внешних условий (в том числе и промысла) полностью компенсируется приспособительными свойствами вида.

Поэтому при теоретическом анализе, когда рассматриваются облавливаемые популяции, существование связи между численностью производителей и количеством потомства (возврата) в большинстве случаев не подвергается сомнению. В последние годы ученые многих стран приложили немало усилий, чтобы выразить эту связь математически. Большой интерес вызван не только теоретическими соображениями, но и тем, что учет количества производителей можно произвести быстрее и точнее, чем учет возврата. Опираясь на упомянутую зависимость, можно предсказать (сделать прогноз) величину будущего поколения, т. е. запаса рыбы. Не имея этой зависимости, нельзя определить и оптимальный вылов, так как его величина должна быть увязана с устойчивым воспроизводством запасов.

Для упрощения дальнейшего изложения рассмотрим воспроизводство таких видов, у которых нерест происходит один раз в жизни и завершается гибелью всех особей. Легко показать, что многократный нерест лишь усложнит математические выкладки, но не изменит принципа расчета, изложенного ниже.

Будем считать также, что природные условия хотя и изменяются по годам, но их влияние на популяцию колеблется около какой-то средней величины.

При сделанных предположениях для поддержания запаса на стабильном уровне необходимо, чтобы к моменту нереста численность потомства равнялась численности родительского стада при условии их качественной равноценности.

Обозначим численность родительского стада в момент нереста буквой E , численность потомства — буквой R . Следовательно, при стабильной численности рассматриваемого вида должно сохраняться равенство: $E=R$, т. е. на нерест должно приходиться одно и то же количество производителей, причем не имеет значения, производится промысел или нет.

Однако в современной литературе о динамике популяций под численностью возврата (или численностью потомства) понимают величину, не эквивалентную R , так как обычно в нее включают и особей, изымаемых промыслом. Промысловое изъятие по воздействию на популяцию сходно с естественной смертностью, поэтому этот расчет имеет лишь хозяйственный смысл и без анализа не может служить основанием для выводов о биологической сущности процесса.

Таким образом, необходимо уточнить понятие «возврат», или «численность потомства», рассмотрев кривую убыли (смертности) какой-либо

генерации. Предположим, что родительское стадо численностью E воспроизводит N_0 шт. личинок (или мальков) потомства, и проследим за их убылью. Иногда N_0 обозначают количество икринок, откладываемых родительским стадом, так как их относительно просто подсчитать. Однако влияние условий выживания икринок и личинок рыб на их смертность резко отличается от влияния этих условий на смертность взрослых рыб,

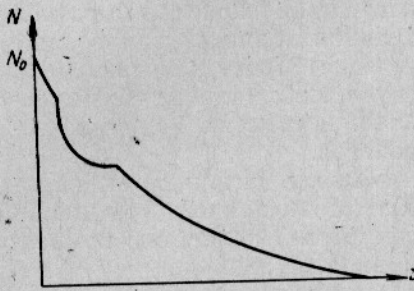


Рис. 1. Общий вид кривой смертности рыб.

поэтому составление единого уравнения смертности для икры, личинок, мальков и взрослых рыб едва ли целесообразно. Приходится считаться и с тем, что анализ кривых воспроизводства рыб необходим для определения оптимального количества производителей, которое необходимо пропустить на нерестилище. Решение же этого вопроса статистическими методами удобнее вести, непосредственно сравнивая численности производителей родительского стада и потомства.

Учитывая это, теоретический расчет следует вести по следующей схеме. В результате нереста и последующего развития от E производителей возникает потомство N_0 численностью большей E . Условно разобьем процесс на несколько стадий (от вымета икры до выклева мальков, от выклева мальков до перехода на активное питание и т. д.), внутри которых убыль численности происходит по более или менее определенным законам. Однако на стыке двух стадий иногда в короткие промежутки времени наблюдается массовая гибель рыб, поэтому кривая их смертности, если рассматривать весь жизненный путь генерации, примет вид, схематически изображенный на рис. 1.

В этом процессе под N_0 условимся понимать численность в начале последней стадии. Например, при анализе воспроизводства проходных рыб в последнюю стадию удобно включить морской период жизни популяции.

Естественно, что при отсутствии необходимых данных считают, что $N_0 = aE$, где a — постоянное положительное число.

Убыль численности генерации в течение последней стадии происходит со скоростью, пропорциональной численности в данный момент, так как процесс носит стохастический характер. Дифференциальный закон убыли можно выразить следующим уравнением (Ф. И. Баранов, 1918):

$$\frac{dN}{dt} = -kN, \quad (1)$$

где N — численность генерации в данный момент;

k — коэффициент смертности, характер изменения которого со временем определяется особенностями биологии рассматриваемого вида и условиями его обитания.

При интегрировании этого уравнения в качестве нижнего предела надо брать начало последней стадии, т. е. считать, что при $t=0$ $N=N_0$, при $t=t_n$ $N=R$, где t_n — предельный возраст рыб, который мы условно считаем возрастом наступления половозрелости рыб.

Когда $k = \text{const}$,

$$N = N_0 e^{-kt}$$

и согласно условию

$$R = N_0 e^{-kt_n},$$

но

$$N_0 = aE,$$

поэтому окончательно получаем

$$R = f(t_n)E, \quad (2)$$

т. е. численность возврата прямо пропорциональна количеству производителей, так как $f(t_n)$ — постоянная величина для данной генерации.

Коэффициент пропорциональности в формуле (2) является функцией возраста, в котором рыба начинает метать икру, но не является функцией времени.

Предположим теперь, что коэффициент смертности является какой-либо функцией времени, т. е. $k = \varphi(t)$, и определим вид кривой воспроизводства для этого случая.

По уравнению (1) имеем

$$\frac{dN}{dt} = -\varphi(t)N,$$

или, разделяя переменные,

$$\frac{dN}{N} = -\varphi(t)dt.$$

Интегрируя, как и в предыдущем примере, найдем

$$\ln N = - \int_0^{t_n} \varphi(t) dt.$$

Так как определенный интеграл, стоящий в правой части этого уравнения, практически может быть вычислен в любом случае, то можно решить и задачу о характере кривой воспроизводства.

Пусть, например,

$$\varphi(t) = a_0 + a_1 t + a_2 t^2 + \dots + a_i t^i.$$

Тогда

$$\ln N = - \left[a_0 t + a_1 \frac{t^2}{2} + a_2 \frac{t^3}{3} + \dots + a_i \frac{t^{i+1}}{i+1} \right]_0^{t_n}.$$

Подставив в это уравнение пределы интегрирования, найдем

$$R = N_0 e^{- \left(a_0 t_n + a_1 \frac{t_n^2}{2} + a_2 \frac{t_n^3}{3} + \dots + a_i \frac{t_n^{i+1}}{i+1} \right)}$$

или

$$R = f_1(t_n)E. \quad (2')$$

Из уравнения следует, что во всех случаях, когда коэффициент смертности является функцией времени, кривая воспроизводства выразится формулой (2).

Таким образом, вид кривой воспроизводства определяется характером (видом кривой) смертности рыб одной генерации на всех жизненных этапах. Поэтому при анализе численности популяции рыб нельзя, как

это часто делают, рассматривать несогласованно кривую смертности и кривую воспроизводства. Если, например, коэффициент естественной смертности равен нулю и промысел отсутствует, численность популяции должна непрерывно возрастать в геометрической прогрессии. Если же коэффициент постоянен (или равен нулю, но производится лов с постоянной интенсивностью), то между численностью родительского стада и потомством должна существовать прямолинейная зависимость (2).

Следовательно, если при анализе динамики численности предполагается (или устанавливается), что коэффициент смертности выражается постоянной величиной или зависит только от времени, то кривая воспроизводства для этого вида выразится уравнением (2). Если на практике этой согласованности не наблюдается, то, надо полагать, что какие-то данные (характер коэффициента смертности, численности родительского стада или потомства) определены неправильно.

В настоящее время наибольшей известностью пользуются две формулы канадца Риккера (Ricker, 1954) и англичанина Бевертона (Beverton, 1957), связывающие количество производителей и величину взроста.

При выводе формулы Бевертона предполагается, что коэффициент смертности является функцией двух переменных — времени и численности в данный момент — и вычисляется по следующему уравнению:

$$k = \varphi_1(t) + \varphi_2(t) N. \quad (3)$$

Подставив значение коэффициента смертности в уравнение (1), найдем

$$\frac{dN}{dt} = -[\varphi_1(t) + \varphi_2(t) N] N.$$

Таким образом, в этом случае дифференциальное уравнение смертности является уравнением Бернулли, общий интеграл которого имеет следующий вид:

$$\frac{1}{N N_0} \int^R = e^{-\int_0^{t_n} \varphi_1(t) dt} \left[c - \int_0^{t_n} \varphi_2(t) e^{\int_0^{t_n} \varphi_1(t) dt} dt \right],$$

где c — постоянная интегрирования, определяемая из начальных условий.

Природа рассматриваемого процесса такова, что при $t=0$ функции $\varphi_1(t)$ и $\varphi_2(t)$ обращаются в нуль. Поэтому при $t=0$ $\frac{1}{N_0} = c$.

Подставив верхний предел, будем иметь

$$\frac{1}{R} = e^{-F_1(t_n)} \left[\frac{1}{N_0} + F_2(t_n) \right],$$

где $F_1(t_n)$ и $F_2(t_n)$ — интегральные функции, определяющие изменение коэффициента смертности со временем.

Это уравнение удобно представить в следующем виде:

$$R = \frac{N_0}{e^{-F_1(t_n)} + e^{-F_1(t_n)} F_2(t_n) N_0} =$$

$$= \frac{E}{\frac{1}{a} e^{-F_1(t_n)} + E e^{-F_1(t_n)} F_2(t_n)}$$

или, упростив, получим известную формулу Бевертонна:

$$R = \frac{E}{\alpha E + \beta}, \quad (4)$$

где α и β — коэффициенты, зависящие от t_n .

Следует подчеркнуть различие между формулами (2) и (4).

Предположим, что формула (3) примет следующий вид:

$$k = n + mN, \quad (3')$$

где n и m — постоянные коэффициенты.

В этом случае коэффициент смертности зависит от времени косвенным образом, так как N является функцией времени.

Подставив значение k из формулы (3') в формулу (1), найдем

$$\frac{dN}{dt} = -(n + mN)N,$$

или

$$\frac{dN}{(n + mN)N} = -dt.$$

Отсюда

$$t = -\frac{n}{m} \int \frac{dN}{n + mN} + \frac{1}{n} \int \frac{dN}{N} = -\frac{1}{n} \ln(n + mN) + \frac{1}{n} \ln N + \frac{1}{n} \ln c = \frac{1}{n} \ln \frac{cN}{n + mN}.$$

Из этого уравнения находим N :

$$N = \frac{ne^{-nt}}{c - me^{-nt}}.$$

Когда $t=0$, $N=N_0$ и $N_0 = \frac{n}{c-m}$.

Выразив c , получим

$$c = \frac{n}{N_0} + m$$

или

$$N = \frac{ne^{-nt}}{\frac{n}{N_0} + m - me^{-nt}} = \frac{N_0 ne^{-nt}}{n + mN_0(1 - e^{-nt})}.$$

Учтя, что $N_0 = a_1 E$ при $t = t_n$ и $N = R$, получим

$$R = \frac{a_1 n e^{-nt_n} E}{n + a_1 m (1 - e^{-nt_n}) E} = \frac{E}{\frac{n}{a_1 n e^{-nt_n}} + \frac{a_1 m (1 - e^{-nt_n})}{a_1 n e^{-nt_n}}} E.$$

Таким образом, если в формуле Бевертонна принять коэффициенты α и β за постоянные величины, не зависящие от времени (по формуле (3')), то получим

$$\alpha = \frac{1}{a_1 e^{-nt_n}} \quad \text{и} \quad \beta = \frac{m(1 - e^{-nt_n})}{n e^{-nt_n}},$$

т. е. коэффициент смертности все же зависит от возраста, при котором генерация становится половозрелой.

Если в формуле (4) принять, что $E=0$, то и $R=0$, а если $E \rightarrow \infty$, то $R = \frac{1}{\alpha}$.

Таким образом, кривая воспроизводства, выражаемая уравнением (4), схематически изображена на рис. 2 сплошной линией. При бесконечном возрастании количества производителей число возврата асимптотически приближается к некоторой постоянной величине, равной $\frac{1}{\alpha}$. Из формулы (4)

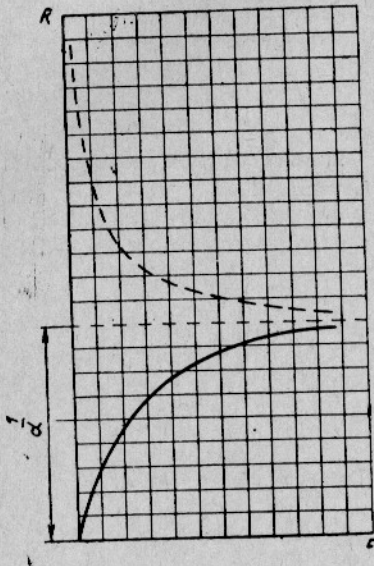


Рис. 2. Кривая воспроизводства Бевертонна.

видно, что если коэффициент β имеет положительное значение, то большему количеству родительского стада (производителей) всегда соответствует большая численность возврата.

Однако характер этой зависимости резко меняется, если коэффициент β имеет отрицательное значение, тогда кривая примет вид, схематически изображенный на рис. 2 пунктирной линией. Интересно отметить, что в этом случае при бесконечном увеличении E кривая асимптотически приближается к прямой линии, параллельной оси абсцисс и находящейся от нее на расстоянии $\frac{1}{\alpha}$.

Если коэффициент β равен 0, то кривая Бевертонна вообще вырождается в прямую.

Для определения коэффициентов α и β методом наименьших квадратов можно составить два следующих уравнения:

$$\Sigma \frac{E^2}{R} - \alpha \Sigma E^2 - \beta \Sigma E = 0,$$

$$\Sigma \frac{E}{R} - \alpha \Sigma E - n\beta = 0. \quad (5)$$

Решив эту систему относительно постоянных коэффициентов, найдем

$$\alpha = \frac{n \Sigma \frac{E^2}{R} - \Sigma E \Sigma \frac{E}{R}}{n \Sigma E^2 - (\Sigma E)^2},$$

$$\beta = \frac{\Sigma E^2 \Sigma \frac{E}{R} - \Sigma \frac{E^2}{R} \Sigma E}{n \Sigma E^2 - (\Sigma E)^2}.$$

Однако максимальный улов может быть взят не при максимальном возврате. Полная стабилизация промысла будет только тогда, когда на нерест будет возвращаться из года в год постоянное количество производителей. Поэтому промысел необходимо вести так, чтобы уловом изымалась только часть возврата, превышающая количество производителей родительского стада. На графике она лежит выше линии, идущей из начала координат под углом 45° к оси абсцисс, т. е. линии $R=E$.

Найдем абсциссу E_n — точки пересечения этой линии с кривой воспроизводства.

Имеем два уравнения: (4) и $R=E$, совместное решение которых даст следующую величину:

$$E_n = \frac{1-\beta}{\alpha}.$$

Таким образом, если рассуждать формально, то при таком количестве производителей (или больше) не должно существовать промысла.

Максимальное количество, которое может быть изъято промыслом, определяют как максимальную разность ординат между кривой воспроизводства и прямой $R=E$. Очевидно, этот улов может быть получен при возврате R_0 , когда прямая, параллельная прямой $R=E$, касается кривой воспроизводства (рис. 3).

Максимально возможный улов при стабильном состоянии запасов можно определить общим методом.

Имеем

$$R_0 = R - E_0 = E_0 \left(\frac{1}{\alpha E_0 + \beta} - 1 \right).$$

Продифференцировав это выражение и приравняв его нулю, получим

$$E_0 = \frac{-\beta \pm \sqrt{\beta}}{\alpha}.$$

Так как подкоренное выражение действительно только при $\beta > 0$, то

$$E_0 = \frac{\sqrt{\beta} - \beta}{\alpha}. \quad (6)$$

При этом улов (максимальный для данной генерации) будет равен

$$R_0 = E_0 \left(\frac{1}{\sqrt{\beta}} - 1 \right),$$

т. е. он как будто не зависит прямо от постоянного коэффициента α .

Однако такой вывод ошибочен, так как, подставив в это уравнение значение E_0 , найдем

$$R_0 = \frac{(1 - \sqrt{\beta})^2}{\alpha}. \quad (7)$$

При выводе формулы Риккера предполагается, что смертность не зависит от плотности в данный момент и вообще не зависит от времени. Не вдаваясь в подробности биологической трактовки Риккером такой модели, подробно освещенной в работе А. В. Засосова, публикуемой в этом же сборнике, следует указать, что коэффициент смертности по Риккеру, являясь величиной постоянной для данной генерации, численно равен $k = \frac{bE}{t_n}$, где $\frac{b}{t_n}$ — постоянный коэффициент пропорциональности. Следовательно, уравнение кривой воспроизводства Риккера в общем виде тождественно с уравнением (2), где

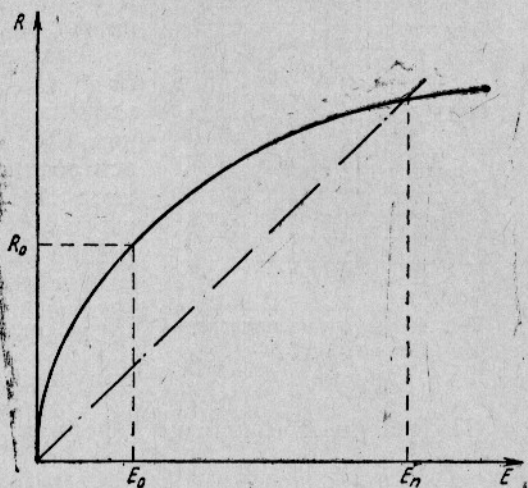


Рис. 3. Графическое определение максимально допустимого вылова.

$$f(t_n) = a e^{-bE}.$$

Подставив значение функции $f(t_n)$ в уравнение (2), найдем

$$R = a E e^{-bE}. \quad (8)$$

Как указывалось выше, характер кривой воспроизводства определяется видом кривой смертности. Поэтому у уравнения (8) может быть только одна интерпретация [Меншуткин, 1964; Танака (Tanaka) 1960], имеющая место в том случае, если коэффициент смертности есть величина постоянная для данной генерации, пропорциональная ее первоначальной численности.

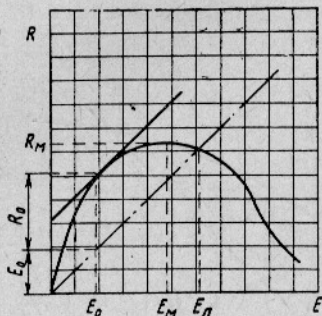


Рис. 4. Кривая воспроизводства Риккера.

Анализ формулы (8) показывает, что при $E=0$ $R=0$, т. е. кривая, изображающая эту зависимость, проходит через начало координат. Кроме того, эта кривая приближается к оси абсцисс, когда E стремится к бесконечности. Не вдаваясь в тонкости математического анализа (в общем-то очень простого), можно показать, что кривая воспроизводства Риккера в общем случае имеет вид, схематически изображенный на рис. 4.

Максимальное значение ординаты R_m получается при $E_m = \frac{1}{b}$.

Подставив это значение в формулу (8), определим

$$R_m = \frac{a}{2,71b}.$$

Найдем теперь другие характерные точки кривой Риккера.

Сперва будем искать абсциссу E_n — точки пересечения прямой $R=E$ с кривой Риккера. Для этого необходимо решить совместно уравнение $R=E$ и уравнение (8).

Находим

$$E_n = \frac{\ln a}{b}.$$

Максимальное количество, которое может быть изъято промыслом без ущерба для дальнейшего воспроизводства, определяют как разность

$$R_0 = a E_0 e^{-bE_0} - E_0(a e^{-bE_0} - 1). \quad (9)$$

Максимальный улов будет в том случае, если E_0 в этом уравнении определить из следующего соотношения:

$$1 - b E_0 = \frac{e^{bE_0}}{a}. \quad (10)$$

Установив из этого уравнения, чему равно E_0 , можно определить и соответствующую ему величину R_0 .

Уравнение (10) лучше решить графически. Для этого в прямоугольной системе координат строят прямую $y = (1 - bE_0)a$ и кривую $y = e^{bE_0}$. Абсцисса точки пересечения этих линий и будет искомым решением (рис. 5).

Для того чтобы кривая воспроизводства Риккера, заданная формулой (8), формально удовлетворяла своему назначению, необходимо соблюдать следующее условие (рис. 6):

$$\text{при } E < E_m \text{ или } E < \frac{1}{b} R > E.$$

Если это условие соблюдается, то явление динамического равновесия, которое всегда можно ожидать при стабильности внешних условий, здесь не рассматриваемых, получается таким путем.

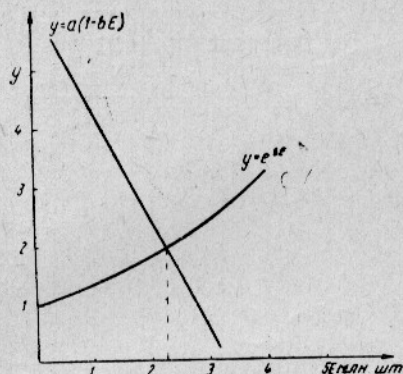


Рис. 5. Графическое решение уравнения

$$1 - bE_0 = \frac{e^{bE_0}}{a}.$$

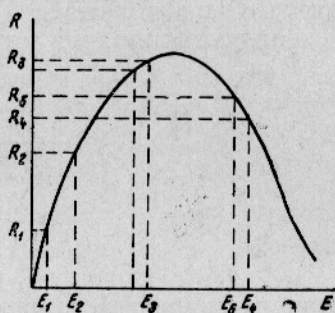


Рис. 6. Схема колебания численности при воспроизводстве по кривой Риккера.

Пусть в какой-то начальный момент времени было E_1 производителей (рис. 6), причем $E_1 < E_m$. Так как по условию $R > E$, то и $R_1 > E_1$. Если при этом естественная убыль такова, что соблюдается неравенство $E_2 > E_1 < R_1$ или $E_1 < E_2 < R_1$, то следующее поколение производителей будет больше, чем R_1 , т. е. $R_2 > R_1$. Повторяя рассуждения, будем получать в каждом последующем году увеличение численности производителей и возврата. Этот процесс будет продолжаться до тех пор, пока численность производителей не окажется больше того количества, при котором возврат достигает максимума, т. е. наступит неравенство $E > E_m$ (на рис. 6 $E_4 > E_m$). На этой стадии процесса воспроизводства увеличение количества производителей ведет к уменьшению численности возврата, поэтому с этого момента начинается обратный процесс: с каждым годом количество производителей и величина возврата будут уменьшаться и, наконец, вновь наступит неравенство $E < E_m$.

Таким образом, явление динамического равновесия по Риккеру состоит из ежегодных колебаний количества производителей около точки, дающей максимальный возврат. Получается, выражаясь образно, маятниковое равновесие: численность производителей все время колеблется около точки E_m , а количество возврата — около точки R_m . Если первая величина бывает и больше и меньше E_m , то вторая — всегда меньше R_m .

Для вычисления постоянных коэффициентов a и b в формуле Риккера по методу наименьших квадратов составляют систему уравнений

$$\begin{aligned} n \ln a - b \sum E &= \sum \ln \frac{R}{E}, \\ \ln a \sum E - b \sum E^2 &= \sum E \ln \frac{R}{E}. \end{aligned} \quad (11)$$

Выразив отсюда искомые коэффициенты, найдем

$$\ln a = \frac{\sum E \Sigma \left(E \ln \frac{R}{E} \right) - \Sigma E^2 \Sigma \ln \frac{R}{E}}{(\Sigma E)^2 - n \Sigma E^2}$$

$$b = \frac{n \Sigma \left(E \ln \frac{R}{E} \right) - \Sigma E \Sigma \ln \frac{R}{E}}{(\Sigma E)^2 - n \Sigma E^2}$$

Если при обработке эмпирического материала делается выбор между кривой Риккера или Бевертон, то, естественно, интересно знать их взаимное расположение.

Точки пересечения этих кривых можно найти, решив систему уравнений (4) и (8).

Имеем

$$\frac{E}{\alpha E + \beta} = a E e^{-bE}$$

или

$$\alpha E + \beta = \frac{1}{a} e^{bE}$$

Левая часть является уравнением прямой, а правая — уравнением монотонно возрастающей показательной функции. Поэтому принципиально возможны четыре случая: кривая Риккера идет ниже кривой Бевертон, касаются и пересекаются в одной или двух точках (рис. 7).

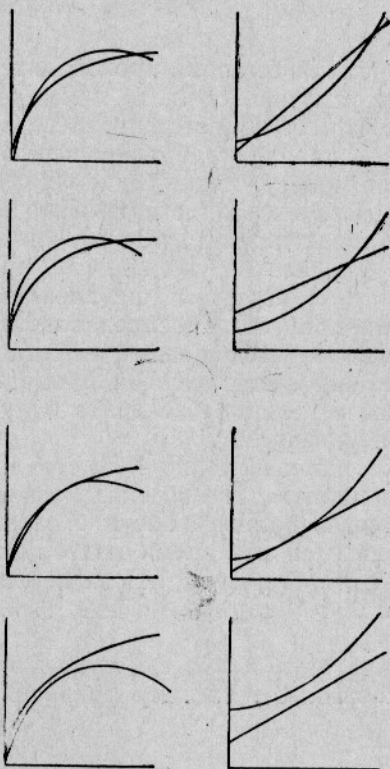


Рис. 7. Взаимное расположение кривых Бевертон и Риккера.

Решение этой задачи в общем виде затруднительно. Учитывая метод проведения линий регрессии методом наименьших квадратов, можно предполагать, что из этих четырех случаев наиболее вероятным является последний.

Во всех работах, посвященных анализу кривых воспроизводства, численность потомства определяют через уловы, при этом очень часто приравнивают улову в штуках.

Между тем смертность от естественных причин (не связанных с промыслом) может существенно изменить эти цифры и исказить получаемые выводы. Учет естественной смертности не только усложняет технику расчетов, но и делает их, вообще говоря, мало надежными.

При решении этого вопроса возникают две проблемы, одна из которых связана с определением времени поимки какой-либо возрастной группы рассматриваемого локального стада. В условиях морского промысла решение ее не так просто, как может показаться вначале. Вторая проблема связана с определением величины естественной смертности.

В формуле Риккера коэффициент смертности равен $k = \frac{bE}{t_{II}}$, при этом

из вывода уравнения (2) следует, что размерность этого коэффициента принята равной жизненному циклу генерации (точнее с момента $t=0$ до $t=t_n$). Но так как в этом уравнении все три величины известны, то подсчет рыб, которые погибли бы от естественных причин, если бы не существовало морского промысла, не представляет больших принципиальных трудностей, хотя и требует большого количества дополнительных, довольно громоздких вычислений.

Необходимо только подчеркнуть, что величина и состав морского улова зависят от интенсивности промысла, сроков его проведения, ассортимента сетей и т. д. Поэтому эта величина в чистом виде не характеризует механизма воспроизводства облавливаемых рыб, так как является функцией изменяющихся из года в год параметров промысла.

Если коэффициент естественной смертности является величиной постоянной, как это принимают при выводе уравнения Риккера, то численность генерации в данный момент определяют по следующему уравнению (Баранов, 1918):

$$N = N_0 e^{-kt}.$$

Чтобы определить убыль численности генерации ΔN с момента времени t_1 до момента t_2 , это уравнение необходимо преобразовать в следующее:

$$\Delta N = N_1 - N_2 = N_0(e^{-kt_1} - e^{-kt_2}).$$

Подставив сюда значение коэффициента k и заменив N_0 на aE , получим

$$\Delta N = aE(e^{-bE \frac{t_1}{t_n}} - e^{-bE \frac{t_2}{t_n}}).$$

Так как необходимо определить убыль генерации с момента лова в море t_1 до момента нереста $t_2 = t_n$, то

$$\Delta N = aE(e^{-bE \frac{t_1}{t_n}} - e^{-bE}) = aE e^{-bE \frac{t_1}{t_n}} - R. \quad (12)$$

Если морской промысел не производится, то $t_1 = 0$ и $\Delta N = aE - R = N_0 - R$, т. е. вся убыль генерации от N_0 до R происходит только за счет естественной смертности.

Для пояснения изложенного метода рассмотрим следующий пример, в котором для объекта лова характерны особенности биологии, присущие некоторым дальневосточным лососевым рыбам.

Пусть количество производителей и численность потомства некоторого вида рыб соответствуют цифрам, приведенным в табл. 1.

Произведем определение постоянных коэффициентов в уравнениях кривых воспроизводства и найдем характерные точки этих кривых.

Для этого составим следующую вспомогательную таблицу (табл. 2). Просуммировав данные этой таблицы, найдем

$$\Sigma E = 59,6; \quad \Sigma E^2 = 251,54; \quad \Sigma \frac{R}{E} = 64,46;$$

$$\Sigma \frac{E}{R} = 9,16; \quad \Sigma \frac{E^2}{R} = 37,2; \quad \Sigma \ln \frac{R}{E} = 19,21; \quad \Sigma E \ln \frac{R}{E} = 34,69.$$

Подставив эти цифры в формулы (5) и (11), найдем следующие значения постоянных коэффициентов:

$$\alpha = \frac{20 \cdot 37,12 - 59,60 \cdot 9,16}{20 \cdot 251,54 - (59,6)^2} = \frac{742,4 - 545,9}{5030,8 - 3552,2} = \frac{196,5}{1478,6} = 0,133;$$

Таблица 1

Численность производителей и потомства, млн. шт.

Годы	E	Береговой улов	Морской улов	Прошло на нерест	Общая численность потомства R
00	4,6	3,8	3,0	1,2	8,0
01	0,5	0,6	0,4	1,0	2,0
02	3,5	1,2	0,8	4,8	6,8
03	0,8	1,4	0,7	1,2	3,3
04	5,5	2,4	1,6	2,0	6,0
05	6,5	2,2	1,7	2,6	6,5
06	3,5	1,8	1,9	3,8	7,5
07	1,6	1,6	1,2	2,2	5,0
08	2,2	1,8	2,0	2,8	6,6
09	2,4	1,7	2,5	3,6	7,8
10	1,0	1,5	4,0	0,5	6,0
11	6,0	3,1	2,6	0,3	6,0
12	3,1	1,4	3,0	4,2	8,6
13	2,4	2,5	3,2	0,4	6,1
14	0,4	1,0	3,0	0,6	4,6
15	1,7	1,5	3,0	1,1	5,6
16	2,9	2,0	3,4	1,6	7,0
17	0,5	1,2	1,6	0,5	3,3
18	5,0	1,7	4,0	1,3	7,0
19	5,5	2,1	5,0	1,4	8,5

Таблица 2

E	E ²	R	$\frac{R}{E}$	$\frac{E}{R}$	$\frac{E^2}{R}$	$\ln \frac{R}{E}$	$E \ln \frac{R}{E}$
4,6	21,16	8,0	1,74	0,57	2,64	0,55	2,53
0,5	0,25	2,0	4,00	0,25	0,12	1,39	0,70
3,5	12,25	6,8	1,94	0,51	1,80	0,66	2,31
0,8	0,64	3,3	4,12	0,24	0,19	1,42	1,14
5,5	30,25	6,0	1,09	0,92	5,04	0,09	0,49
6,5	42,25	6,5	1,00	1,00	6,50	0,00	0,00
3,5	12,25	7,5	2,14	0,47	1,63	0,76	2,66
1,6	2,56	5,0	3,12	0,32	0,51	1,14	1,82
2,2	4,84	6,6	3,00	0,33	0,73	1,10	2,42
2,4	5,76	7,8	3,25	0,31	0,74	1,18	2,83
1,0	1,00	6,0	6,00	0,17	0,17	1,79	1,79
6,0	36,0	6,0	1,00	1,00	6,00	0,00	0,00
3,1	9,61	8,6	2,77	0,36	1,12	1,02	3,16
2,4	5,76	6,1	2,54	0,39	0,94	0,93	2,23
0,4	0,16	4,6	11,50	0,09	0,03	2,44	0,98
1,7	2,89	5,6	3,29	0,30	0,52	1,19	2,02
2,9	8,41	7,0	2,41	0,41	1,20	0,88	2,55
0,5	0,25	3,3	6,60	0,15	0,08	1,89	0,94
5,0	25,00	7,0	1,40	0,71	3,57	0,34	1,70
5,5	30,25	8,5	1,55	0,65	3,56	0,44	2,42

$$\beta = \frac{251,54 \cdot 9,16 - 37,12 \cdot 59,60}{1478,6} = 0,063;$$

$$\ln a = \frac{251,54 \cdot 19,21 - 59,60 \cdot 34,69}{1478,6} = 1,87; \quad a = 6,5;$$

$$b = \frac{59,60 \cdot 19,21 - 20 \cdot 34,69}{1478,6} = 0,305.$$

Таким образом, кривые воспроизводства для рассматриваемого вида рыб характеризуются следующими уравнениями:

Риккера

$$R = 6,5 E e^{-0,305 E} ;$$

Бевертон

$$R = \frac{E}{0,133 E + 0,063} .$$

Определив характерные точки этих кривых по формулам (6), (7), (9) и (10), найдем следующие величины (в млн. шт.):

Формула	R_m	E_m	R_n	E_n	R_0	E_0
Риккера	7,88	3,37	6,14	6,14	5,0	2,25
Бевертон	7,60	∞	7,05	7,05	4,20	1,41

На рис. 8 приведены графики этих кривых и показан графический метод определения их характерных точек. Как видно из рисунка, графический метод довольно прост и точен.

Вычисление E_0 в формуле Риккера можно произвести решив графически два следующих уравнения:

$$y = 1 + b E_0 = 1 + 0,305 E_0$$

$$y = \frac{1}{a} e^{b E_0} = 0,154 e^{0,305 E_0} .$$

Графики этих функций, изображенные на рис. 5, показывают, что точка пересечения этих линий имеет абсциссу $E_0 = 2,25$ млн. шт.

Подставив эту величину в формулу (9), найдем

$$R_0 = 2,25(6,5 e^{-0,305 \cdot 2,25} - 1) = 4,97 \approx 5,0 \text{ млн. шт.}$$

Из уравнения кривой Риккера следует, что N_0 только в 6,5 раза больше E . Это означает, что при таком анализе за начало отсчета жизненного пути генерации принимают момент ($t=0$),

когда численность потомства только в 6,5 раза превышает численность нерестовавших производителей. Так как рабочая плодовитость самок значительно выше (в десятки и даже в сотни раз) этой величины, то при таком методе анализа кривых воспроизводства начало генерации берут не только не от момента закладки икры и даже не от момента выклева личинок, а с более позднего периода времени, когда численность вновь народившегося поколения уменьшится до такой величины, при которой отношение $N_0 : E$ станет равным 6,5.

Практически этот момент можно установить

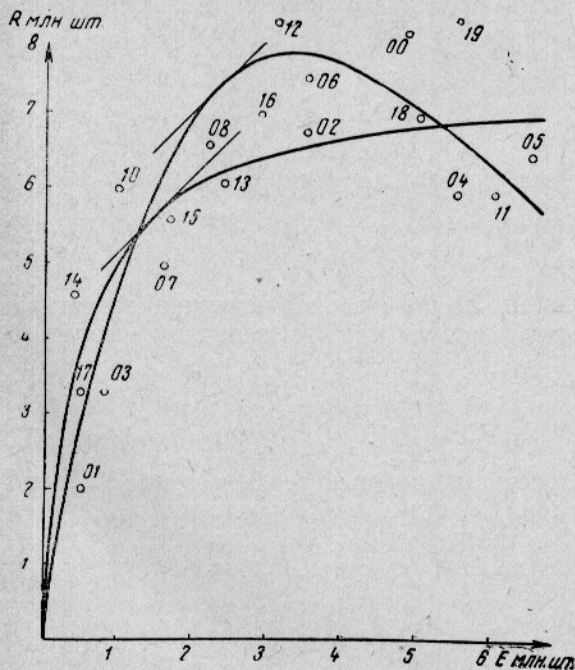


Рис. 8. Расположение кривых воспроизводства, определенное методом наименьших квадратов.

только путем прямых наблюдений. В дальнейших расчетах примем, что этот момент соответствует скату молоди рассматриваемого вида в море. Тогда жизненный цикл генерации будет равен ее морскому периоду жизни.

Предположим, что нерестовая популяция рассматриваемого вида состоит из двух возрастных групп: 4_2^+ и 5_2^+ .

Учитывая только морской период жизни, получим следующую продолжительность жизни (t_n) рассматриваемого вида: 4_2^+ — 2 года и 5_2^+ — 3 года.

Для упрощения дальнейших расчетов будем считать, что морские уловы состоят из тех же двух возрастных групп в соотношении 4_2^+ 70% и 5_2^+ 30%, при этом в возрастной группе 4_2^+ 40% особей являются неполовозрелыми, а в возрастной группе 5_2^+ таких особей нет¹. Пусть, наконец, морской промысел производится за 1,2 месяца до начала нереста, т. е. половозрелая особь, выловленная в море, подошла бы к берегу через 1,2 месяца.

Уточним теперь величину потомства (R), исправив цифры табл. 1 таким образом, чтобы влияние промысла исключалось. Для этого, очевидно, из величины морских уловов, приведенных в табл. 1, надо вычесть часть, которая погибла бы, если бы не существовало промысла.

Расчет следует вести по следующей схеме.

Обозначим численность выловленной в море части популяции через N_1 и представим ее в следующем виде:

$$N_1 = N_0 e^{-\frac{bE}{t_n} t_1},$$

где t_1 — время поимки.

Если бы эти особи не были выловлены, то часть из них погибла бы от естественных причин, а часть достигла берегов и прошла на нерест. Обозначим численность особей, подошедших к берегу, через N_2 .

Очевидно,

$$N_2 = N_0 e^{-\frac{bE}{t_n} t_2}$$

Разделив одно уравнение на другое, получим

$$\frac{N_2}{N_1} = e^{-\frac{bE}{t_n}(t_2-t_1)} = e^{-\frac{bE}{t_n} \Delta t}. \quad (13)$$

Но N_1 — есть морской улов и, следовательно, величина известная. Поэтому сразу находим искомую исправленную величину морского улова

$$N_2 = N_1 e^{-\frac{bE}{t_n} \Delta t}. \quad (13')$$

Произведем подробный расчет для поколения 00-го года. Морской улов из этого поколения составил 3,0 млн. шт. По условию он состоял из возрастной группы 4_2^+ (2,1 млн. шт.) и 5_2^+ (0,9 млн. шт.). Возрастная группа 5_2^+ полностью должна была пойти к берегам, поэтому для нее

$$\frac{\Delta t}{t_n} = \frac{1,2}{3 \cdot 12} = \frac{1}{30}.$$

¹ В противном случае в составе нерестового стада должны быть особи в возрасте 6_2^+ .

Подставив эти данные в формулу (13), найдем

$$N'_2 = 0,9 e^{-0,305 \cdot 4,6 \cdot 1/30} = 0,9 e^{-0,044} \approx 0,9 \cdot 0,96 = 0,86 \text{ млн. шт.}$$

Сложнее уточнить цифру возврата в возрасте 4_2^+ . Так как у этой возрастной группы только 60% являются половозрелыми, то весь улов следует разбить на две части: для $0,6 \cdot 1,2$ млн. особей $\frac{\Delta t}{t_n} = \frac{1,2}{3 \cdot 12}$,

а для $0,4 \cdot 2,1$ млн. особей $\frac{\Delta t}{t_n} = \frac{13,2}{3 \cdot 12}$.

Поэтому

$$N''_2 = 0,6 \cdot 2,1 \cdot 0,96 + 0,4 \cdot 2,1 e^{-\frac{13,2}{3 \cdot 12} \cdot 0,297 \cdot 4,6} = 1,1 + 0,84 e^{-0,506} = 1,10 + 0,50 = 1,60 \text{ млн. шт.}$$

Следовательно, исправленная цифра морского улова должна быть $0,86 + 1,60 = 2,46$ млн. шт., а общая сумма возврата — 7,46 млн. шт.

Выполнив аналогичные пересчеты для последующих лет, получим следующую таблицу исправленных величин возврата (табл. 3).

Таблица 3

Расчетная численность возврата (в млн. шт.)

Годы	E	R	Годы	E	R
00	4,6	7,46	10	1,0	5,85
01	0,5	1,87	11	6,0	5,56
02	3,5	6,71	12	3,1	8,29
03	0,8	3,10	13	2,4	5,84
04	5,5	5,73	14	0,4	4,55
05	6,5	6,18	15	1,7	5,42
06	3,5	7,28	16	2,9	6,67
07	1,6	4,93	17	0,5	3,27
08	2,2	6,45	18	5,0	6,40
09	2,4	7,60	19	5,5	7,68

При исправленных данных уравнение Риккера будет иметь следующие коэффициенты:

$$R = 6,27E e^{-0,313},$$

а кривая воспроизводства—следующие характерные точки (в млн. шт.):

$$R_m = 7,39, \quad E_m = 3,19, \quad R_n = 5,87, \quad E_n = 5,87.$$

ВЫВОДЫ

Форма коррелятивной зависимости потомства от численности нерестового родительского стада рыб целиком определяется характером смертности на различных этапах существования вида. Поэтому существует тесная связь между кривыми смертности и воспроизводства.

В настоящее время наиболее широким распространением пользуются два вида кривых воспроизводства: когда коэффициент смертности линейно зависит от численности в данный момент (кривая воспроизводства Бевертонна) и когда он линейно зависит от численности родительского стада (кривая Риккера). Результаты математического

анализа показывают, что эти кривые по своему характеру совершенно различны.

При построении кривых воспроизводства по статистическим данным, полученным на основании промысловых уловов, необходимо учитывать то, что орудия лова изымают из стада и неполовозрелых особей, часть из которых при отсутствии промысла все равно погибла бы от естественных причин. В данной статье показан метод учета этой части улова, когда строится кривая Риккера.

ЛИТЕРАТУРА

Баранов Ф. И. К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства. Известия отдела рыбоводства и научно-промысловых исследований ГИОА. Т. 1. Вып. 1, 1918.

Засосов А. В. Теория воспроизводства рыбных запасов. Настоящий том, 1969.

Меншуткин В. В. Метод моделирования в динамике численности рыб (обзор). Изд. ВНИРО, 1964.

Ricker W. E. Stock and recruitment. I. Fish. Res. Bd Canada, 11(5), 1954.

Beverton R. I. H. and Holt S. I. On the dynamics of exploited fish population, 1957.

Tanaka. Studies on the dynamics and the management of fish populations. Bull. Tokai Region. Fish. Res. Laborat. Tokya, N 28, 1960.