

УДК 51 : 639.2.053

МОДЕЛЬ ПОПУЛЯЦИИ ТИПА «ЗАПАС—ПОПОЛНЕНИЕ», УЧИТЫВАЮЩАЯ ВЛИЯНИЕ КОРМОВОЙ БАЗЫ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ НА ВЫЖИВАНИЕ МОЛОДИ

Т. И. Булгакова

Кривая воспроизводства или зависимость «запас — пополнение» устанавливает функциональную связь между численностью части стада, начиная с некоторого возраста t_{II} (запаса P) и числом особей возраста t_{II} (пополнением R). Тогда t_{II} — возраст пополнения, за который принимается или возраст полового созревания (тогда P — нерестовый запас) или возраст вступления в промысел (тогда P — промысловый запас). Построенная зависимость $R(P)$ позволяет выбрать режим эксплуатации популяции.

Выбирается вид зависимости $R(P)$, исходя из гипотез о том или ином факторе, регулирующем численность пополнения, поэтому этот фактор можно положить в основу классификации кривых воспроизводства.

Дифференциальный закон убыли одного поколения Ф. И. Баранов [2] записывал в виде

$$\frac{dx(t)}{dt} = -Zx(t), \quad (1)$$

x — коэффициент его смертности.

Z — коэффициент его смертности.

При $Z = \text{const}$ интегрирование (1) в интервале от 0 до t_{II} дает выражение

$$R = Ee^{-Zt_{II}},$$

здесь $R = x(t_{II})$;

$E = x(0)$ — начальная численность поколения, причем

$$E = \lambda P,$$

где λ — плодовитость одной особи.

Таким образом, получена линейная зависимость пополнения от запаса

$$R = \lambda e^{-Zt_{II}} \cdot P, \quad (2)$$

где λ и t_{II} — постоянные величины для данной популяции.

Если коэффициент смертности — функция времени [$Z = Z(t)$], то пополнение R все равно линейно зависит от запаса

$$R = \lambda e^{-\int_0^{t_{II}} Z(t) dt} P$$

и не зависит от времени, поскольку показатель экспоненты зависит от верхнего предела интегрирования, а не от времени [1]. Если коэффициент смертности молоди линейно зависит от ее численности в этот момент [3] $Z(t) = Z_0(t) + K_1(t)x$, то решение уравнения (1) примет вид

$$R = \frac{P}{\alpha P + \beta}, \quad (3)$$

где α и β — положительные константы.

Эта зависимость представляет собой монотонно возрастающую функцию, асимптотически стремящуюся к пределу, равному $\frac{1}{\alpha}$, при увеличении P . Близкая по форме зависимость получается и при гипотезе, что популяцию ограничивает площадь, пригодная для нерестилищ [9]; это — частое явление у популяций рыб с донной икрой, когда при большом числе производителей часть нерестовых бугров разрушается.

Если коэффициент смертности молоди линейно зависит от P (например, смертность от хищничества) $Z = Z_0 + K_2 P$, то решение (1) примет вид

$$R = a P e^{-bP}, \quad (4)$$

где $a = \lambda e^{-Z_0 t_n}$, $b = K_2 t_n$ [11].

Если длительность уязвимого периода развития молоди t_n пропорциональна ее начальной численности [9] $t_n = K_3 \lambda P$ ($K_3 = \text{const}$), а $Z = \text{const}$, получается та же зависимость (4), но тогда $b = K_3 \lambda Z$. Зависимость Риккера имеет максимум и спадающую правую ветвь при больших P . Модели (3) и (4) подробно обсуждаются разными авторами [1, 9, 5, 7, 12, 13]. Модели Бивертон и Холта и Риккера описывают «компенсационные» регулирующие факторы, действующие сильнее при высоких значениях P . «Декомпенсационные» механизмы регулирования усиливают свое действие при малых численностях (например, стайность рыб как защитный механизм от хищников [10]).

Чепмен [8] строил модель популяции морских котиков о-вов Прибылова, полагая, что ее уровень ограничивается кормовой базой взрослой части стада. Полученная им кривая воспроизводства имеет вид

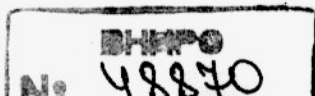
$$R = AP^{\frac{3}{2}} - BP^2, \quad (5)$$

где A и B — положительные константы, зависящие от разных параметров популяции.

Нами построена модель, которая может быть применена к популяциям как морских млекопитающих [4], так и рыб. Основана она на той же гипотезе о лимитирующей роли кормовой базы, но рассматривает другую и более детально разработанную схему питания. В основу модели положены следующие предположения.

1. Существует некоторый уязвимый период жизни молоди T_M , выживаемость в течение которого зависит от количества полученных от родителей питательных веществ за период T_R (эти периоды могут не совпадать и даже не перекрываться).

Например, для рыб за T_M можно принять интервал времени от выклева личинки до метаморфоза, а за T_R — время созревания икры в теле самки. Выживание личинки определяется количеством питательных веществ в ее желточном мешке, накопленным за T_R . Для щенков морских котиков T_R — период молочного кормления щенка, первое лето жизни, T_M — первый год жизни.



2. Родительские особи питаются на кормовом пятне площадью S с плотностью корма $\xi(t)$, зависящей только от времени. При большой численности популяции его питание может ограничиваться из-за недостатка корма. Изменение $\xi(t)$ во времени соответствует уравнению

$$\frac{d\xi}{dt} = \frac{C(t)}{S} - xP \cdot \frac{1}{S}, \quad (6)$$

где $C(t)$ — приток корма;
 x — рацион одной особи.

3. Для одной самки справедливо балансовое равенство

$$x + g = x_0 + x_A + x_M, \quad (7)$$

т. е. траты на основной (x_0), активный (x_A) обмен и на образование питательных веществ для потомства (x_M) равны сумме рациона и количества вещества g , забираемого в единицу времени из внутреннего запаса тела самки. Каждая самка в момент $t = 0$ имеет некоторый запас в теле питательных веществ $G \geq 0$, который к моменту $t = T_K$ истощается.

Пусть $x_0 = \text{const}$, а x_A — траты на активный обмен, включающие в себя переменную составляющую x'_1 — траты на поиск и добычу пищи ($x_A = x_1 + x'_1$).

О характере питания самки можно сделать два исключаящих друг друга предположения: 1) $x = \text{const}$, а x'_1 в зависимости от плотности корма меняется за счет увеличения скорости передвижения

$$x'_1 = k_1 \frac{x}{\xi(t)}, \quad k_1 = \text{const}; \quad (8)$$

$$2) x'_1 = \text{const}, \quad \text{а } x = \frac{x_1}{k_1} \xi(t). \quad (9)$$

Эти два предположения соответствуют двум крайним случаям формулы В. С. Ивлева для зависимости рациона от плотности корма [6]. Первое предположение соответствует ее области насыщения, а второе — начальному участку. Введение в модель самой зависимости Ивлева не позволяет получить решение уравнения (6) в явном виде и найти явное выражение для кривой воспроизводства.

4. Выживание молоди $\frac{R}{E}$ пропорционально количеству созданного за период T_K питательного вещества μ_T (здесь E — численность новорожденных щенков или число выклюнувшихся личинок).

Пусть на создание единицы массы питательных веществ для потомков идет $x_2 = \text{const}$ корма самки, т. е.

$$x_M = x_2 \cdot \mu(t), \quad (10)$$

где $\mu(t)$ — количество созданных самкой питательных веществ для потомков в единицу времени.

Тогда $\mu_T = \int_0^{T_K} \mu(t) dt$. Это либо количество потребленного за сезон щенком молока, либо биомасса гонад самки. Зависимость «запас — пополнение» будет иметь вид

$$R = k_2 \lambda P \cdot \mu_T, \quad k_2 = \text{const}. \quad (11)$$

Чтобы найти зависимость $\mu_T(P)$ при выполнении гипотезы 3 в первом предположении совместно решаются уравнения (6—8) и (10), а во вто-

ром предположении — (6), (7), (9), (10). В случае общего вида функции $C(t)$ решение можно получить численными методами. При $C = \text{const}$ уравнение (11) при первом предположении имеет вид

$$R(P) = \alpha P - \beta \frac{P}{\frac{C}{x} - P} \ln \left| 1 + \Gamma \left(\frac{C}{x} - P \right) \right|, \quad (12)$$

где положительные константы α , β и Γ представляют собой функции от параметров популяции и кормовой базы.

Исследуем зависимость $R(P)$ (12). Она пересекает ось нулей в двух точках: при $P = 0$ и при $P = P_2$, которое является решением трансцендентного уравнения

$$\frac{\alpha C}{x} - \alpha P = \beta \ln \left(1 + \Gamma \frac{C}{x} - \Gamma P \right).$$

Это решение существует при выполнении условия

$$\alpha - \beta \Gamma = \frac{k_2 k T_k}{x_2} [g + (x - x_0 - x_1 - x_1'(\xi_0))] > 0, \quad (13)$$

а условие это выполняется всегда, поскольку выражение в круглых скобках означает самоокупаемость промысла самки в начальный момент добычи корма $t = 0$ на кормовом пятне.

В интервале $0 < P < P_2$ $R(P) > 0$ мы исследуем полученную зависимость $R(P)$, для чего представим ее в виде

$$R(P) = P \cdot \rho(P),$$

где $\rho(P) = \alpha - \beta \frac{\ln \left| 1 + \Gamma \left(\frac{C}{x} - P \right) \right|}{\frac{C}{x} - P}$ — относительная функция, характеризующая зависимость выживания пополнения от величины запаса.

Отрицательные значения R (при $P > P_2$) биологического смысла не имеют и получены они потому, что при выводе уравнения (12) было опущено условие: $\mu_t = 0$ при $x_m(t) \leq 0$, которое соответствует малой плотности корма или слишком высокой численности запаса.

Исследование функции $\rho(P)$ показывает, что $\rho(0) = \alpha - \beta \frac{C}{x} \times \ln \left(1 + \Gamma \frac{C}{x} \right) > 0$, и на интервале $0 < P < P_2$, а ρ — монотонно убывающая функция, равная нулю при $P = P_2$ (рис. 1а), т. е. с ростом запаса выживаемость пополнения падает.

Функция $R(P) = P \rho(P)$ имеет на изучаемом интервале максимум, положение которого можно найти из условия

$$\frac{dR(P)}{dP} = \rho(P) - P \rho'(P) = 0.$$

Можно показать, что $f(P) = P \rho'(P)$ — монотонно возрастающая на данном интервале функция, а значит $\rho(P)$ и $f(P)$ пересекаются обязательно и в одной точке, т. е. максимум $R(P)$ — единственный, причем он лежит правее точки P_1 при выполнении условия $\Gamma \frac{C}{x} < 2 \left(\frac{\alpha}{\beta \Gamma} - 1 \right)$ и левее точки P_1 при обратном знаке последнего неравенства. Вид функции $R(P)$ показан на рис. 1б.

В частном случае модели, когда нет притока корма ($C = 0$), зависимость $R(P)$ имеет более простой вид

$$R = \alpha P + \beta \ln(1 - \Gamma P). \quad (12)'$$

В этом случае $R(0)$ и максимум функции лежит внутри интервала $(0, \frac{1}{\Gamma})$ и равен $P_m = \frac{1}{\Gamma} - \frac{\beta}{\alpha}$.

При выполнении гипотезы 3 во втором предположении и $C = \text{const}$ зависимость (11) примет вид

$$R(P) = y - zP + \left(v - \frac{y}{uP}\right) (1 - e^{-uP}), \quad (14)$$

где положительные константы z, u, v, y представляют собой функции от параметров популяции и кормовой базы.

Строим $R(P)$ как разность двух функций $R = f_1 - f_2$,

где $f_1 = y - zP, f_2 = \frac{y - uvP}{uP} (1 - e^{-uP}).$ (рис. 2)

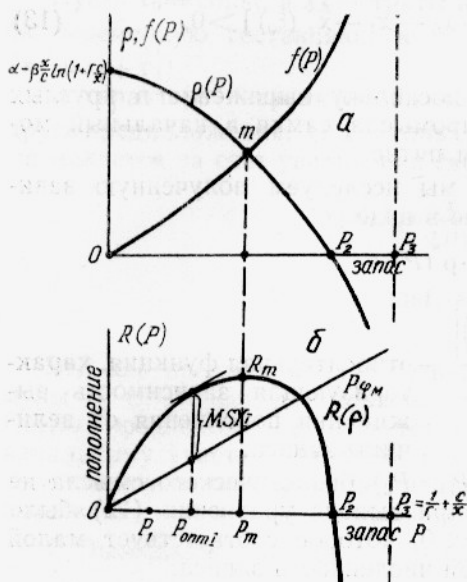


Рис. 1. Относительная функция «запас—пополнение» $\rho(P)$ для модели (12) и вспомогательная функция $j(P) = P \frac{d\rho}{dP}$ для определения экстремальной точки (m) функции $R(P)$. (а); кривая воспроизводства $R(P)$ для модели (13) и определение величины MSY (б)

Поскольку f_2 —трансцендентная функция, в общем виде найти характерные точки не удастся, проводим качественное исследование. И f_1 и f_2 — убывающие функции, причем $f_1(0) = f_2(0) = y$ и $f_1(P) = 0$ при $P_1 = \frac{y}{z}$, а $f_2(P) = 0$ при $P_2 = \frac{y}{uv} \cdot P_1 > P_2$, так как должно выполняться условие $uv - z > 0$ (это неравенство совпадает с условием (13)). $f_2(P)$ стремится к пределу, равному $(-v)$ при стремлении P к бесконечности, т. е. существует точка пересечения функции f_1 и f_2 , соответствующая нулю функции $R(P)$. В точке максимума $R(P)$ производные f_1 и f_2 по P равны. Так как $\lim_{P \rightarrow \infty} \frac{df_2}{dP} = 0$, то $\lim_{P \rightarrow \infty} \frac{dR}{dP} = -z$, и наклон $R(P)$ приближается к наклону линейной функции $f_1(P)$ при неограниченном увеличении P .

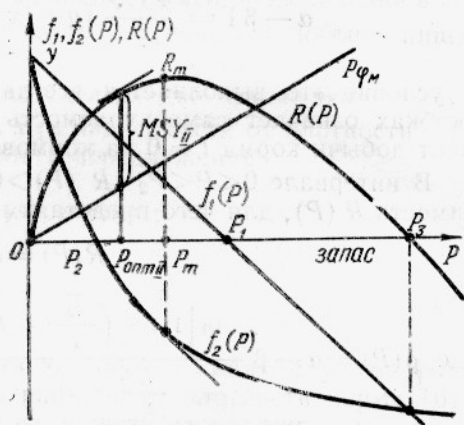


Рис. 2. Построение кривой воспроизводства $R(P)$ для модели (14) и определенные величины MSY

Если $C = 0$ точки P_1 и P_2 совпадают и равны нулю. Уравнение (14) примет вид

$$R(P) = -zP + v(1 - e^{-uP}). \quad (14)^*$$

Просто показать, что максимум функции достигается в точке

$$P_m = \frac{1}{u} \ln \frac{uv}{z}.$$

Таким образом, модели, учитывающие зависимость между выживанием пополнения и питанием производителей, по форме кривой «запас—пополнение» близки к модели Риккера, в которой при увеличении численности запаса при $P > P_m$ численность пополнения уменьшается.

При выборе режима эксплуатации популяции с помощью кривой воспроизводства существенно, состоит нерестовое стадо (запас) из одного возрастного класса или из нескольких. В первом случае строят прямую линию замещения под углом 45° к оси P , и разность между кривой $R(P)$ и линией замещения — величина улова, который можно взять промыслом, если мы хотим поддерживать запас на постоянном уровне. Во втором случае пополнение должно не замещать запас, а компенсировать промысловую и естественную убыль запаса, т.е. $R(P) = Y + P\varphi_m$, тогда промыслом можно брать улов, равный разности между кривой $R(P)$ и прямой $P\varphi_m$, лежащей под углом к оси P , меньшим, чем 45° . φ_m — естественная убыль запаса. Случай одновозрастного запаса — это частный случай популяции с многовозрастным запасом, когда $\varphi_m = 1$.

Найдем режим оптимального промысла с точки зрения максимального уравновешенного улова. При оптимальном значении запаса для модели (12'), равным

$$P_{\text{опт I}} = \frac{1}{\Gamma} \left(\frac{\alpha - \beta\Gamma - \varphi_m}{\alpha - \varphi_m} \right),$$

величина максимального уравновешенного улова равна

$$MSY_{\text{I}} = \frac{1}{\Gamma} (\alpha - \beta\Gamma - \varphi_m) + \beta \ln \frac{\beta\Gamma}{\alpha - \varphi_m} \quad (\text{см. рис. 1 б}).$$

Для модели (14') оптимальный запас равен

$$P_{\text{опт II}} = \frac{1}{u} \ln \frac{uv}{z + \varphi_m}$$

и ему соответствует

$$MSY_{\text{II}} = \frac{uv - z - \varphi_m}{u} + \frac{z + \varphi_m}{u} \ln \frac{z + \varphi_m}{uv} \quad (\text{см. рис. 2}).$$

Предложенные нами модели апробировались на популяции морских котиков [4]. В дальнейшем интересно проверить эти модели на рыбных объектах, а в первую очередь — условия, положенные в их основу, как механизм регулирования численности популяции, так и постоянство некоторых популяционных параметров. В частности, вызывает сомнение гипотеза о постоянстве коэффициента плодовитости λ , принятая нами вслед за Риккером и Бивертоном и Холтом.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андреев Н. Н. Математический анализ кривых воспроизводства. Труды ВНИРО, 1969, т. 67, с. 32—48.

2. Баранов Ф. И. К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства. Избр. труды, 1971, т. 3, изд-во «Пищевая пром-сть», с. 42—56.
3. Бивертон Р., Холт С. Динамика численности промысловых рыб. Изд-во «Пищевая пром-сть», 1969, 246 с.
4. Булгакова Т. И. Применение математических моделей для расчета оптимального уравновешенного вылова морских котиков о-ва Тюленьего. Труды ЦНИИТЭИРХ, 1973, т. 2, с. 30—52.
5. Засосов А. В. Теория воспроизводства рыбных запасов. Труды ВНИРО, 1969, т. 67, с. 101—111.
6. Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. Пищепромиздат, 1955, 245 с.
7. Меньшуткин В. В. Метод моделирования в динамике численности рыб. ОНТИ ВНИРО, 1964, 60 с.
8. Chapman, D. G. Population dynamics of the Alaska fur seal herd. Trans. Wildl. Conf., Wash., 26, 1961, pp. 356—369.
9. Chapman, D. G. Spawner-recruit models and estimation of the level of maximum sustainable catch. Symp. on Stock and Recruitment, 1970, 1973, pp. 325—332.
10. Clark, C. W. Possible effects of schooling on the dynamics of exploited fish populations. J. Cons. Int. Expl. Mer., 36 (1), 1974, pp. 7—14.
11. Ricker, W. E. Stock and recruitment. J. Fish. Res. Bd. Can. 11, 1954, pp. 559—623.
12. Ricker, W. E. Critical statistics from the reproduction curves. Symp. on Stock and Recruitment, 1970, 1973, pp. 333—340.
13. Tanaka, S. Studies on the dynamics and the management of fish population. Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., 28, 1960, pp. 1—200.

*A stock-recruitment model estimating the impact of the availability of food
for spawners on the survival of offspring*

T. I. Bulgakova

SUMMARY

Various surmises on selection of limiting factors for the recruitment of populations lead to different types of reproduction curves. The model suggested is based on the concept that the availability of food resources to spawners is the decisive factor. The survival of young fish throughout a certain vulnerable period of their life is dependent upon the quantity of nutrients received from their parents, i.e. milk for mammalian pups, nutrient eggs in fish, some part of parental food in birds. When the stock of spawners is very abundant food resources are sooner exhausted, more energy is spent on search for food and thus a smaller part of the ration of parents is used for formation of nutrients for their offspring.

The mathematical relations describing reproduction curves for this case are analysed and formulas for the determination of the maximum sustained yield are derived.