

Рыб.-хр. № 3
ISSN 0233-8858

639.2
Б12
МИНИСТЕРСТВО РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА СССР

ЦЕНТРАЛЬНЫЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
ИНФОРМАЦИИ И ТЕХНИКО-ЭКОНОМИЧЕСКИХ
ИССЛЕДОВАНИЙ РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА

Бабаев В. К.

МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ
ТЕОРИИ РЫБОЛОВСТВА
(модели изолированных
популяций)

ОБЗОРЫ ПО ИНФОРМАЦИОННОМУ
ОБЕСПЕЧЕНИЮ ОБЩЕСОЮЗНЫХ
НАУЧНО-ТЕХНИЧЕСКИХ ПРОГРАММ

МОСКВА - 1988

639.2
512

УДК 597-152.6.087.1.001.57

639.2.05.001.57

Редактор серии

канд. биол. наук М.А. ПАВЛОВ

Редакционный совет:

канд. биол. наук Б.Б. КАРАТАЕВА,

ЦЕНТРАЛЬНЫЙ
ИНФОРМАЦИОННЫЙ
МИНИСТЕРСТВО СССР

Ученые-исследователи различных институтов, ведущиеся по вопросам оценки трофеев промысловых и некоммерческих рыб, ставят перед собой задачу определения численности изучаемой популяции с учетом ее динамики. Помимо промыслового выловления, численность которых определяется в результате ловли промысловых рыболовных средств, включая морские, а также промыслового звероводства и животноводства, определяется и численность изучаемых объектов в результате ловли на хищников, в том числе бородавчатых, лягушек, птиц и других животных, используемых для вылавливания изучаемых объектов.

В.К.Бабаян

МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ТЕОРИИ РЫБОЛОВСТВА (модели изолированных популяций)

I. ВВЕДЕНИЕ

Важнейшей особенностью сырьевой базы промышленного рыболовства является ее полная или частичная недоступность для методов прямого учета и контроля в противоположность, например, животноводству или, с определенными оговорками, рыбоводству. Как показала отечественная и зарубежная практика, наиболее эффективным инструментом количественного изучения динамики промысловых популяций, результата которого служат для научного обоснования рационального использования сырьевой базы, в настоящее время является математическое моделирование.

Необходимо отметить, что у истоков этого направления стоял известный советский ученый профессор Ф.И.Баранов, первым в мире разработавший формальную (т.е. математическую) теорию жизни рыб (1918, 1925) *т. 5, 6*. В этой связи следует упомянуть также его учеников-профессоров Н.Н.Андреева и А.В.Засосова, много сделавших для популяризации и утверждения математических методов в практике отечественной рыбохозяйственной науки.

Моделирование как научный подход позволяет заменить исследование реального, но труднодоступного для наблюдений объекта промысла анализом его математического, хотя и существенно упрощенного аналога. Естественно, что в каждом конкретном случае система упрощающих допущений и структура модели, с одной стороны, должны обеспечивать адекватность модели, по крайней мере, в отношении наиболее специфичных функциональных характеристик объекта моделирования, а с другой

ВНИРО

№ 87-17-121

гой - отвечать содержанию решаемых задач, которые, как правило, связаны с оптимизацией управляемых параметров рыболовства (общего допустимого улова, интенсивности и селективности промысла).

Цель настоящего обзора - показать разнообразие существующих моделей эксплуатируемых популяций, которые позволяют учитывать в практике рыбохозяйственных исследований основные закономерности динамики запасов для выработки научно обоснованных рекомендаций промыслу. Изложение включенного в обзор материала ограничено рассмотрением концептуальных особенностей различных классов моделей изолированных популяций и не охватывает технические вопросы их использования. Для части наиболее известных моделей эти вопросы достаточно подробно освещены в ряде ранее изданных во ВНИРО методических рекомендаций (Ефимов, 1980; Бабаян, 1982, 1985; Бабаян и др., 1984; Бородин, 1984) /2, 3, 8, 13, 18/.

II. МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ ИЗОЛИРОВАННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

I. Аналитические модели

Центральной задачей рыбохозяйственной науки в целом, и теории рыболовства в частности, является выявление связей общей продуктивности эксплуатируемого запаса с основными факторами, определяющими его состояние и динамику: пополнением, ростом, естественной и промысловой смертностью. Первыми математическими моделями, которые стали применяться для решения этой задачи, были аналитические модели. Модели этого класса учитывают структуру запаса в рамках промысловых возрастов (допромысловый период жизни здесь не рассматривается) через описание динамики численности отдельных поколений. Аналитические модели широко используются в качестве теоретической базы регулирования рыболовства, позволяя определить не только величину общего допустимого улова (ОДУ), но и оптимальный с точки зрения критериев рационального использования ресурсов возраст вступления рыб в промысловую стадию (возраст пополнения).

При построении моделей математическое описание процессов, происходящих в промысловой популяции, осуществляется различными способами, однако общий подход сохраняется неизменным. Промысловый период жизни поколения разбивается на интервалы, в течение которых число пойманных рыб принимается пропорциональным интенсивности промысла, а число рыб, погибших от естественных причин, - некоторому коэф-

фициенту естественной смертности. В большинстве случаев интервалы принимаются равными одному году, однако это не является обязательным требованием. Численность поколения в начале первого интервала обычно отождествляется с численностью пополнения. Численность в начале каждого последующего отрезка времени будет равна числу рыб в начале предыдущего периода за вычетом общего числа особей, погибших по разным причинам. Схематически этот процесс представлен на рис. I. Имея возможность выполнить подобный анализ для всех составляющих запас поколений, нетрудно описать запас в любой момент времени в терминах пополнения, промысловой и естественной смертности, а если нас интересует биомасса запаса, то дополнительно привлекаются характеристики индивидуального весового роста.

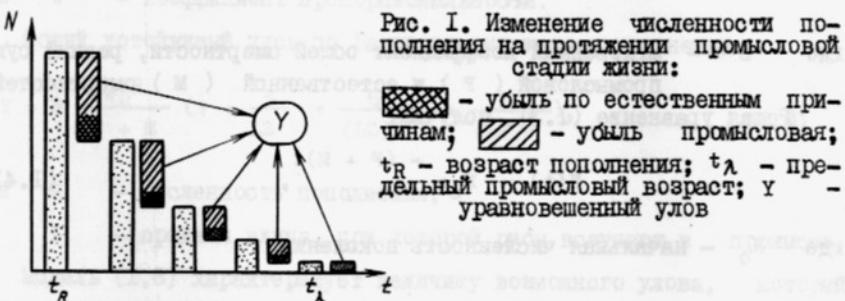


Рис. I. Изменение численности пополнения на протяжении промысловой стадии жизни:

■ - убыль по естественным причинам; ▨ - убыль промысловая;
 t_r - возраст пополнения; t_L - предельный промысловый возраст; Y - уравновешенный улов

Аналитические модели описывают идеализированную ситуацию, когда эксплуатируемая популяция находится в устойчивом состоянии, т.е. когда все процессы, приводящие к количественным изменениям в запасе, стабильны и уравновешены. В этих условиях начальная численность и закономерности ее усыщения у всех поколений будут полностью совпадать, что допускает рассматривать возрастную структуру промыслового запаса как точное отражение межгодовой динамики численности одного поколения на протяжении промыслового периода жизни. Следовательно, вычисление общего улова от всего запаса в произвольный год промысла (Y) можно заменить суммой годовых уловов, полученных от одного поколения в течение жизни:

$$Y = F \cdot \bar{B}, \quad (I.1)$$

где F - мгновенный коэффициент промысловой смертности (интенсивность промысла);
 \bar{B} - средняя величина биомассы поколения.

$$\bar{B} = \int_{t_R}^{t_A} N(t)W(t)dt, \quad (I.2)$$

где $N(t)$, $W(t)$ - численность поколения и средняя индивидуальная масса особи, зависящие от возраста;
 t_R и t_A - возраст пополнения и предельный промысловый возраст.

Динамика поколения в моделях рассматриваемого класса определяется экспоненциальным законом убыли, который в дифференциальной форме имеет вид:

$$\frac{dN(t)}{dt} = -ZN(t), \quad (I.3)$$

где Z - мгновенный коэффициент общей смертности, равный сумме промысловой (F) и естественной (M) смертностей.

Решая уравнение (I.3), получим:

$$N(t) = N_0 e^{- (F+M)t}, \quad (I.4)$$

где N_0 - начальная численность поколения.

В общем виде аналитическая модель записывается с помощью уравнения:

$$Y = F \cdot N_0 \int_{t_R}^{t_A} e^{- (F+M)t} W(t) dt. \quad (I.5)$$

Закон весового роста $W = W(t)$ не имеет универсальной формы, поэтому главной причиной разнообразия аналитических моделей является использование в моделях различных зависимостей массы особей от возраста.

История развития аналитических моделей, как, впрочем, и всей современной теории рыболовства, началась с работы Ф.И.Баранова "К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства" (1918), в которой он не только сформулировал основные принципы построения, но и разработал первую аналитическую модель [5]. Существенной особенностью модели Баранова, отличающей ее от всех известных моделей этого класса, является то, что величина элементарных интервалов времени, на которых основывался анализ динамики численности, определялась временем, в течение которого рыба вырастала на единицу дли-

ны. Другими словами, длина здесь используется в качестве своеобразной меры времени. В модели принят линейный закон увеличения длины рыбы (1) с возрастом (t):

$$l = at, \quad (I.6)$$

где a - средняя скорость роста, $a = \text{const.}$

Предполагается также, что весовой рост имеет изометрический характер, т.е. масса (w) пропорциональна кубу длины:

$$w_l = w \cdot l^3, \quad (I.7)$$

где w - коэффициент пропорциональности.

Общий устойчивый улов, по Баранову, выражается уравнением:

$$Y = R \frac{Fwl^3}{F + M} \left(1 + \frac{3}{LZ} + \frac{6}{(LZ)^2} + \frac{6}{(LZ)^3} \right), \quad (I.8)$$

где R - численность пополнения;

L - средняя длина, при которой рыбы вступают в промысел.

Модель (I.8) характеризует величину возможного улова, который можно получать от популяции при фиксированных значениях M как функцию интенсивности промысла (F).

Самым уязвимым для критики в модели Баранова является допущение о постоянстве темпа линейного роста на всем диапазоне рассматриваемых возрастов. Поэтому большинство последующих модификаций модели инициировалось необходимостью выбора более реальных законов роста.

Не останавливаясь подробно на самых ранних попытках совершенствования модели за счет включения в нее других функций роста (Йошихара (Joshihara, 1951) [106], например, с этой целью использовал логистический закон роста), рассмотрим модель Бивертона и Холта (Beverton, Holt, 1957), в которой подход Ф.И.Баранова приобрел наиболее законченную форму [7]. Для описания линейного роста Бивертон и Холт выбрали широко применяемое в ихтиологических исследованиях уравнение Берталанди, сохранив гипотезу об изометричности весового роста:

$$W(t) = W_\infty (1 - e^{- K(t - t_0)})^3 \quad (I.9)$$

или $W(t) = W_{\infty} \sum_{n=0}^3 \Omega_n e^{-nK(t-t_0)}$, (I.10)

где W_{∞} - максимальная масса особи;

K - коэффициент роста Броуди;

t_0 - гипотетический возраст, при котором длина особи $l = 0$;

Ω - биномиальный коэффициент; $\Omega_0 = 1$, $\Omega_1 = -3$,

$$\Omega_2 = 3, \quad \Omega_3 = -1.$$

Кроме того, было изменено представление о характере пополнения: вместо предположения Ф.И.Баранова о непрерывности процесса пополнения принято допущение, что пополнение происходит мгновенно в начале календарного года.

Аналитическая модель продуктивности популяции, известная просто как модель Бивертона-Холта, записывается с помощью уравнения:

$$Y = FW_{\infty} \sum_{n=0}^3 \Omega_n \frac{e^{-nK(t_R - t_0)}}{F + M + nK} (1 - e^{-(F+M+nK)\lambda}), \quad (I.11)$$

где λ - продолжительность промыслового периода жизни рыб.

Форма кривой уравновешенного улова, построенной по уравнению (I.11), может меняться от выпуклой вверх кривой с хорошо выраженным максимумом при описании популяций долгоживущих видов (M мал) до кривой гиперболического типа для короткоцикловых видов (M срав-

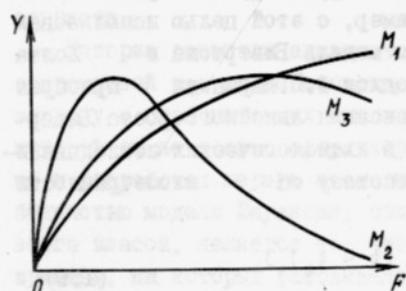


Рис. 2. Зависимость формы устойчивого улова от величины естественной смертности $M=\text{const}$ ($M_1 < M_2 < M_3 < M_4$)

нительно велико) (рис. 2). В промежуточных случаях кривая представляет собой куполообразную кривую с плоской вершиной.

Согласно уравнению (I.11) на величину возможного улова большое влияние оказывает и селективность промысла, выраженная через возраст пополнения t_R .

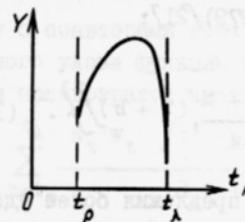


Рис. 3. Зависимость устойчивого улова от возраста пополнения: t_p - возраст, при котором особи попадают в промысловый район; t_A - предельный промысловый возраст

Варьируя интенсивность и селективность промысла, можно изменять уравновешенный улов Y в достаточно широких пределах. Исходя из этого свойства модели Бивертона и Холта разработали концепцию эвметрического (соподразмерного) промысла. Эта концепция заключается в том, что существуют такие пары значений F и t_R , которые обеспечивают получение наибольших уловов, соответствующих заранее установленным объемам промысловых затрат. Важной особенностью концепции является то, что она исключает возможность одновременного достижения максимального устойчивого улова и максимальной рентабельности промысла.

При анализе продуктивности популяций долгоживущих видов, у которых продолжительность промыслового периода жизни может достигать сравнительно больших значений, Банистер (Bannister, 1970) предложил в уравнении (I.11) опустить член, содержащий λ , и пользоваться упрощенной версией модели Бивертона - Холта [30]:

$$Y = FW_{\infty} \sum_{n=0}^3 \Omega_n \frac{e^{-nK(t_R - t_0)}}{F + M + nK}. \quad (I.12)$$

Для случая, когда весовой рост не подчиняется изометрическому закону, т.е. показатель степени β в зависимости $W = al^{\beta}$ не равен 3, Джоунс (Jones, 1957) [58] вывел модификацию модели Бивертона-Холта с использованием неполных бета-функций, β :

$$Y = \frac{FN_{\infty} e^{F(t_R - t_0)} W_{\infty}}{K}.$$

$$\cdot \left\{ \beta \int_{e^{-K(t_R - t_0)}}^{\frac{F+M}{K}}, \frac{F+M}{K}, (1+b) \right\} - \beta \int_{e^{-K(t_A - t_0)}}^{\frac{F+M}{K}}, (1+b) \right\}. \quad (I.13)$$

По аналогии с уравнением (I.12) выражение Джоунса для больших t_A можно переписать в виде (Рикер, 1979)/21/:

$$Y = \frac{FN_0 e^{F(t_R - t_0)} w}{K} \left\{ \beta \int_{e^{-K(t_R - t_0)}}^{\frac{F+M}{K}}, (1+b) \right\}. \quad (I.14)$$

Позднее Катти (Kutty, 1968)/62/ предложил более удобную для расчетов модификацию уравнения (I.11), которое также свободно от допущения об изометричности роста:

$$Y = FRW_\infty \sum_{n=0}^{d-1} (-1)^n \frac{\Omega'_n e^{-nK(t_R - t_0)}}{F + M + nK} (1 - e^{-(F+M+nK)\lambda}), \quad (I.15)$$

где Ω'_n обозначает последовательно:

$$1, \frac{\gamma}{1!}, \frac{\gamma(\gamma-1)}{2!}, \dots, \frac{\gamma(\gamma-1)(\gamma-2)\dots(\gamma-(d-2))}{(d-1)!},$$

а d - число биномиальных членов, полученных в результате разложения в ряд функции весового роста:

$$w(t) = w_\infty [1 - e^{-K(t-t_0)}]^\gamma.$$

Показатель степени $\gamma > 0$, причем если γ - целое число, то верхний предел суммирования в уравнении (I.15) ($d-1$) = γ ; если γ - дробное число, то d принимается равным количеству членов разложения, которое обеспечивает удовлетворительную точность оценки уравновешенного улова.

Рикер (Ricker, 1944; Рикер, 1979)/21, 81/ воспользовался гипотезой об экспоненциальном росте биомассы запаса, что позволило ему получить аналитическую модель в виде:

$$Y = \sum_{t=t_R}^{t_A} \left[\frac{F_t B_t (1 + e^{G_t - M_t - F_t})}{2} \right], \quad (I.16)$$

где t - индекс последовательных интервалов, в течение которых коэффициенты смертности и роста постоянны;
 B_t - биомасса поколения в начале интервала t ;
 G_t - мгновенный коэффициент роста.

Летт с соавторами (Lett et al, 1975)/64/ ввел в уравнение устойчивого улова функцию компенсационного роста, зависящего от величины половозрелой части популяции:

$$Y = \sum_{t=t_R}^{t_A} \frac{N_t w_t \left[1 - e^{-(\partial_t F + M)} \right] \partial_t F}{\partial_t F + M}, \quad (I.17)$$

где ∂_t - избирательность по возрасту, определяемая из уравнения огиба селективности:

$$\partial_t = \frac{1}{1 + \exp (\gamma' - \gamma \cdot t)},$$

где γ', γ - постоянные коэффициенты.

Весовой рост в модели Летта отвечает экспоненциальному уравнению $w_{t+1} = w_t \cdot e^{G_t}$,

причем мгновенный темп роста (G_t) функционально связан с биомассой нерестового запаса B_s зависимостью логистического типа:

$$G_t = \frac{a}{1 + \exp (bB_s - 1)},$$

где a, b - постоянные коэффициенты.

При наличии необходимых для параметризации модели данных уравнение (I.17) может оказаться полезным для изучения влияния компенсационного роста и возрастной селективности на величину возможного улова.

Дискретный вариант аналитической модели, разработанный Клайденом (Clyden, 1972)/35/, лишен некоторых ограничений классической модели Бивертона-Холта. Модель Клайдена освобождает от необходимости выбора закона роста и, кроме того, делает излишним допущение о

мгновенном пополнении. Вместо этого принимается допущение, что из-за различий в темпах индивидуального роста особи вступают в промысел ежегодными порциями по мере достижения ими промыслового размера.

Предположим, что особи в возрасте t и старше подвержены промысловой смертности F , тогда как промысловая смертность младших возрастов последовательно уменьшается. Это можно выразить соотношением:

$$F_t = \varepsilon_t F, \quad 1 \leq t < T, \quad 0 \leq \varepsilon_t \leq 1, \quad (I.18)$$

где ε_t - коэффициент, характеризующий уязвимость рыб для промысла в возрасте t .

В силу общего для всех аналитических моделей допущения о равновесном состоянии запаса и промысла годовой улов от всей популяции будет равен общему промысловому изъятию из одного поколения за время его участия в промысле:

$$Y = R \sum_{t=1}^{T-1} \frac{w_t \varepsilon_t F}{\varepsilon_t F + M} \left(1 - e^{-(\varepsilon_t F + M)} \right) e^{-\sum_{j=1}^{t-1} (\varepsilon_{j-1} F + M)}, \quad (I.19)$$

где R - численность поколения в возрасте одного года;

w_t - средняя масса особей возраста t .

Коэффициенты ε_t определяются путем численного решения уравнения:

$$\frac{y_T^C}{y_{T-k}^C} = \frac{\varepsilon_{T-k} F + M}{\varepsilon_{T-k} (F+M)} \cdot \frac{1 - \exp \{- (F_T + M)\}}{\exp (kM + F \sum_{t=T-1}^{T-k} \varepsilon_t) \{ 1 - \exp \{- (\varepsilon_{T-k} M) \} \}}, \quad (I.20)$$

где y_{T-k}^C - численность фактических уловов из соответствующих возрастных групп в год y ; $k = 1, T-1$.

Еще одно направление совершенствования аналитических моделей касается допущения о постоянстве коэффициента естественной смертности M на всем интервале рассматриваемых возрастов. Учет изменчивости M во времени в некоторых случаях, когда эта изменчивость значительна, может оказать существенное влияние на результаты расчетов, выполняемых с использованием данного класса моделей.

Бивертон и Холт (Beverton, Holt, 1957) [7] с этой целью выбрали линейный закон изменения естественной смертности и рассмотрели его для двух случаев:

а) график функции смертности имеет одинаковый наклон на всем диапазоне возрастов $t_p \leq t \leq t_\lambda$:

$$M(t) = m_0 + m_1 t; \quad (I.21)$$

б) график функции смертности меняет наклон в момент времени t_1 с m_1 на m_2 ($m_2 > m_1$):

$$M(t) = m_0 + m_1 t, \quad t_p \leq t < t_1$$

$$M(t) = m_0 + m_1 (t_1 - t_p) + m_2 t, \quad t_1 \leq t \leq t_\lambda. \quad (I.22)$$

Замена $M = \text{const}$ функциональной зависимости $M = M(t)$ приводит к резкому усложнению модели. Даже для сравнительно простого случая "а" при $m_1 > 0$ уравнение устойчивого улова приобретает достаточно сложную для анализа форму:

$$Y = FRW_\infty \sqrt{\frac{2}{m_1}} \sum_{n=0}^3 \Omega_n e^{-nK(t_R - t_0)} \begin{Bmatrix} H_1 \\ J_{H_2} \end{Bmatrix}, \quad (I.23)$$

$$\text{где } R = N(t_p) e^{-(m_0 \rho + 1/2 m_1 \rho^2)},$$

$$\begin{Bmatrix} H_1 \\ J_{H_2} \end{Bmatrix} = e^{H_1^2} \int_{H_1}^{H_2} e^{-z^2} dz,$$

$$z = \varphi \sqrt{\frac{m_1}{2}} \pm \frac{F + m_0 + nK}{2 \sqrt{2m_1}}, \quad 0 < \varphi < 1,$$

$$H_1 = \frac{F + m_0 + nK}{2 \sqrt{2m_1}}, \quad H_2 = H_1 + \lambda \sqrt{\frac{m_1}{2}}.$$

Очевидно, что для варианта "б" сложность модели еще более возрастет. В этом случае популяция условно разделяется на две части в соответствии с моментом времени (возрастом) t_1 , и для каждой части задача решается отдельно.

Для осуществления аналогичной модификации Т.И.Булгакова и Ю.Н.Ефимов (1982) выбрали функцию

$$M(t) = A + Bt^x, \quad (I.24)$$

где A, B, x - положительные константы, причем $x > 1$.

В качестве уравнения весового роста было использовано уравнение изометрического роста вида:

$$W(t) = (C + D e^{-\alpha t}) (1 - e^{-K(t-t_0)})^3 L_\infty^3, \quad (I.25)$$

где C, D, α - параметры функции безразмерного возраста;

$$\mu(t/t_n) = C + D e^{-\frac{(t/t_n)}{t_n}},$$

где t_n - возраст полового созревания.

Уравнение устойчивого улова с учетом сделанных допущений записывается в довольно сложной форме:

$$\begin{aligned} Y &= C_2 C \sum_{n=0}^3 W_n \int_{t_R}^{t_n} \exp \left[- (F + A + nK)t - \frac{B}{x+1} t^{x-1} \right] dt + \\ &+ C_2 D \sum_{n=0}^3 W_n \int_{t_R}^{t_n} \exp \left[- (F + A + \alpha + nK)t - \frac{B}{x+1} t^{x+1} \right] dt, \\ C_1 &= R e^{(F + A)t_R} + \frac{B}{x+1} t_R^{x+1}, \\ C_2 &= F C_1 L_\infty^3, \\ W_n &= \Omega_n e^{nKt_0}. \end{aligned} \quad (I.26)$$

Рассмотренные в данном разделе модели предполагают, что пополнение R постоянно и его величина известна. Однако в действительности пополнение оказывается самым изменчивым из всех входящих в аналитические модели параметров, и, кроме того, его оценка представляет самостоятельную, часто очень сложную задачу. Поэтому на практике аналитические модели, как правило, используются в виде уравнений

относительной величины улова на рекрут. Такая форма анализа эксплуатируемой популяции получила широкое распространение в рыболовецких исследованиях. Галланд (Gulland, 1985), например, отмечает, что всякий раз, когда данные позволяют применить аналитические модели, вычисление возможного улова на рекрут является необходимым элементом оценки любой популяции [56].

2. Методы когортного анализа

Рассмотренные аналитические модели благодаря допущению об уравновешенном состоянии популяции, по существу, являются моделями динамики одного поколения с усредненными характеристиками. Поэтому использование аналитических моделей оправдано в основном для исследования отдаленных последствий для продуктивности популяции, вызванных изменением стратегии промысла при условии отсутствия тенденций в развитии популяции.

Для более детального количественного анализа эксплуатируемой популяции, не ограниченного довольно искусственным допущением о равновесии, разработаны методы когортного анализа, которые дают возможность проследить особенности динамики всех составляющих запас поколений в условиях меняющейся интенсивности промысла. Этот подход, основанный на последовательном восстановлении численности отдельных поколений по результатам анализа размерно-возрастного состава уловов, был заложен в работах К.К.Терещенко (1917) и А.Н.Державина (1922) [2, 19], однако широкую известность и развитие получил только в послевоенный период, после того как был обогащен важнейшими соотношениями формальной теории жизни рыб Ф.И.Баранова (1918) [5]:

$$N_{i+1} = N_i e^{-(F_i + M)}, \quad (2.1)$$

$$c_i = \frac{N_i F_i}{F_i + M} (1 - e^{-(F_i + M)}), \quad (2.2)$$

где N_i, N_{i+1} - численность запаса в начале соответственно i -го и $(i+1)$ -го года;

c_i - численность улова в год i ;

F_i - мгновенный коэффициент промысловой смертности в год i ;

M - мгновенный коэффициент естественной смертности; предполагается, что $M = \text{const}$ для всех i .

Это позволило существенно расширить возможности данного подхода и привело к созданию самостоятельной группы методов количественной оценки состояния запасов, которые успешно применяются для решения разнообразных задач, связанных с рациональным использованием рыбных ресурсов. С точки зрения теории эти методы можно рассматривать как производные от аналитических моделей.

Среди методов когортного анализа наибольшее распространение получил анализ виртуальной популяции (VPA). VPA как современный метод оценки запасов сформировался в середине 60-х годов, когда независимо друг от друга Мерфи (Murphy, 1965) [68] и Галланд (Gulland, 1965) [54] опубликовали работы, посвященные способам решения уравнения улова Баранова применительно к процедуре последовательных вычислений.

В качестве исходного для расчетов выражения Мерфи использовал отношение фактических уловов соседних возрастных групп:

$$R_i = \frac{C_{i+1}}{C_i} = \frac{E_{i+1} e^{-(F_i + M)}}{E_i}, \quad (2.3)$$

где E_i, E_{i+1} - истинные (по Рикеру, 1970) коэффициенты эксплуатации; в частности, для t -ой возрастной группы:

$$E_i = \frac{C_i}{N_i} = \frac{F_i}{F_i + M} (1 - e^{-(F_i + M)}). \quad (2.4)$$

В противоположность Мерфи Галланд построил свой метод на анализе "виртуальной популяции", позаимствовав этот термин у Фрай (Fry, 1949), который под виртуальной популяцией понимал "сумму рыб, принадлежащих к разным годовым классам, находящимся в воде в любой данный момент времени, и которым суждено быть пойманными в рассматриваемый год и во все последующие годы" [50]. Нетрудно заметить полное смысловое совпадение этого определения с определением минимальной численности запаса у А.Н.Державина и термином "используемый запас" в понимании И.Н.Воеводина (1939).

Основным соотношением в методе Галланда является выражение:

$$r_i = \frac{N_{i+1}}{C_i} = \frac{F_i + M}{F_i} \frac{e^{-(F_i + M)}}{(1 - e^{-(F_i + M)})}, \quad (2.5)$$

где r_i - относительная численность поколения на конец i -го года.

В качестве показателя интенсивности вылова используется коэффициент эксплуатации виртуальной популяции:

$$E_i^* = \frac{V_i}{N_i}, \quad (2.6)$$

где V_i - используемая (виртуальная) численность поколения на начало i -го года

$$V_i = \sum_{j=1}^n, \quad (2.7)$$

где n - индекс самой старшей возрастной группы.

Исходя из определения виртуальной популяции, можно записать:

$$C_i = V_i - V_{i+1} \quad (2.8)$$

$$\text{или, учитывая (2.6): } C_i = E_i^* N_i - E_{i+1}^* N_{i+1}. \quad (2.9)$$

Выразив в уравнении (2.9) C_i через истинный коэффициент эксплуатации (2.4), а N_{i+1} - через N_i (2.1), после преобразования получим:

$$E_i^* = E_i + E_{i+1} e^{-(F_i + M)}, \quad (2.10)$$

т.е. виртуальный коэффициент эксплуатации равен сумме доли вылова рассматриваемого поколения в i -ом году (истинный коэффициент эксплуатации) и доли вылова из этого поколения во все последующие годы.

Методы Мерфи и Галланда составили теоретическую базу для всех современных биостатистических методов когортного анализа. Постановку задачи, решаемой с помощью этих методов, в самом общем виде можно сформулировать следующим образом:

Известно:

- общий вылов по годам промысла (в штучном выражении);
- возрастной состав уловов по годам промысла;
- мгновенный коэффициент естественной смертности (как правило, принимается, что $M = \text{const}$ для всех возрастных групп);
- мгновенный коэффициент промысловой смертности (или численность) одной из возрастных групп.

Можно определить:

- коэффициенты смертности промысловой и общей для всех возрастных групп;
- численность поколений по годам промысла.

При наличии дополнительной информации (по весовому росту, темпам полового созревания, селективности промысла и др.) задача может ставиться шире за счет, например, оценки биомассы всего запаса или его промысловой части, определения численности и биомассы родительского стада и т.д.

Процесс последовательного восстановления истинной численности поколений может начинаться с любой возрастной группы и вестись как назад, так и вперед. В рыбохозяйственных исследованиях, однако, последний способ практически не используется из-за того, что при такой процедуре расчетов происходит накопление ошибки в оценках коэффициента промысловой смертности.

Исследуя численными методами выражение:

$$c_{i+1} = \frac{\exp(-F_i + \alpha - M)(F_{i+1} + \beta)(F_i + \alpha + M)/[1 - \exp(F_{i+1} - \beta - M)]}{(F_{i+1} + \beta + M)(F_i + \alpha)[1 - \exp(-F_i - \alpha - M)]}, \quad (2.11)$$

где α - ошибка оценки коэффициента промысловой смертности младшей возрастной группы i ;
 β - ошибка оценки коэффициента промысловой смертности старшей возрастной группы $i+1$,

Томлинсон (Tomlinson, 1970) [97] показал, что при "прямом" методе расчетов $|\beta| > |\alpha|$. При "обратном" способе, напротив, ошибка в оценке промысловой смертности постепенно нивелируется при переходе от старшей возрастной группы к младшой. В результате использования в рамках VPA "обратной" расчетной процедуры оценки F_i для большинства младших групп сходятся независимо от выбора стартового коэффициента F_{st} (коэффициент смертности старшей возрастной группы в поколении, с которой начинаются расчеты) (рис. 4).

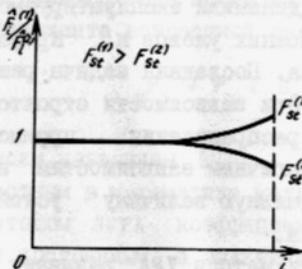


Рис. 4. Сходимость оценок мгновенного коэффициента промысловой смертности при разных значениях стартового коэффициента F_{st}

Расчеты ведутся последовательно от старшей возрастной группы к младшей. На каждом шаге процедуры определение коэффициента промысловой смертности F_i строится на оценке относительной численности поколения (r_i). Как было показано, r_i определяется с помощью формулы (2.5). Однако, с другой стороны, этот параметр можно выразить через известные величины:

$$r_i = \frac{N_{i+1}}{c_i} = \frac{V_{i+1}}{E^* \cdot c_i} \quad (2.12)$$

и оценить численно. Затем, приравняв к (2.5), итеративным способом получают оценку F_i .

Такой метод оценки F_i предложил Галланд (Gulland, 1965) [54]. Шумахер (Schumacher, 1970) [92], воспользовавшись тем, что при $M = \text{const}$ функция (2.5) легко табулируется на всем диапазоне возможных значений F , составил таблицу значений $r = r(F)$ при $F = 0,2$ и $0,01 \leq F \leq 1,30$. Использование таблиц значительно облегчает расчеты в отсутствие ЭВМ. Бабаян и др. (1984) расширили таблицы для $0,1 \leq M \leq 0,5$, сделав их пригодными для оценки запасов большинства средне- и длинноцикловых рыб [18].

После того как F_i найден, рассчитывается численность соответствующей возрастной группы:

$$N_i = \frac{c_i}{E_i} = \frac{c_i(F_i + M)}{F_i(1 - e^{-(F_i + M)})}. \quad (2.13)$$

Проведя подобные расчеты по всем поколениям, участвовавшим в промысле за рассматриваемое число лет, получаем двумерные массивы промысловых смертностей y_i (y - индекс года промысла) и численностей годовых классов y_i^N , которые являются хорошей основой

не только для ретроспективного анализа динамики эксплуатируемого запаса, но также для прогнозирования возможных уловов и проработки различных вариантов оптимизации промысла. Последняя задача решается с помощью зависимостей $Y = Y(F)$. Эти зависимости строятся для рассчитанных методом VPA вариантов распределения промысловой смертности по возрастам и подобно аналогичным зависимостям аналитических моделей характеризуют относительную величину устойчивого улова как функцию интенсивности промысла.

Основную трудность при использовании метода VPA вызывает необходимость оценки мгновенных коэффициентов промысловой смертности для последнего терминального года промысла. Эта проблема приобретает особую остроту при небольших рядах наблюдений или когда VPA применяется для прогнозирования возможных уловов. Существуют два подхода к решению задачи оценки терминальных значений коэффициента промысловой смертности по возрастным группам.

Первый из них связан с разработкой итеративных процедур "настройки" VPA. К настоящему времени создано уже более двух десятков таких процедур, и число их продолжает увеличиваться. Простейшие методы основаны на допущении о постоянстве коэффициента улавливаемости, что позволяет процедуру настройки свести к приближению рассчитанных с помощью VPA значений промысловой смертности к линейной зависимости от фактических данных по промысловому усилию (Бабаян и др., 1984; Babayan et al., 1986) [18, 25]. Для случаев, когда это допущение заведомо невыполнимо, применяются более сложные методы настройки, принимающие во внимание изменение коэффициента улавливаемости во времени. В качестве дополнительной информации в этих методах используются также данные по уловам на усилие и результаты учетных съемок. Анализ особенностей таких методов и рекомендации по их применению приводятся в Отчетах Рабочей группы ИКЕС по методам оценки запасов рыб (Алон, 1983, 1986), а также в статье Поупа и Шепарда (Pope, Shepherd, 1985) [77, 79, 76].

Второй подход реализован в методах раздельного (сепарабельного) VPA - SVPA, в которых процедура настройки органично входит в общую расчетную схему. При этом распределение относительных значений промысловой смертности по возрастам принимается одинаковым для всего рассматриваемого интервала времени. Принципиальной особенностью этой группы методов является представление мгновенного коэффициента промысловой смертности для конкретного года промысла (y) и конкретной возрастной группы (i) в виде произведения обще-

го для данного года промысла значения промысловой смертности F_y и коэффициента возрастной селективности s_i :

$$y^F_i = F_y \cdot s_i . \quad (2.14)$$

Своим названием SVPA обязан сходству представления (2.14) с известным в математике методом разделения переменных. При расчетах методом SVPA коэффициент естественной смертности M принимается постоянным, а величина общего коэффициента промысловой смертности для терминального года и коэффициент селективности для старшей возрастной группы задаются.

В законченном виде этот подход был предложен в 1982 г. в различных вариантах сразу несколькими авторами (Pope, Shepherd, 1982; Fournier, Archibald, 1982; Collie, Sissenwine, 1982) [74, 47, 36], однако задолго до этого представление (2.14) уже использовалось для количественного анализа возрастного состава уловов (Pope, 1974; Doubleday, 1976; Gray, 1977) [73, 40, 52]. Дальнейшее развитие SVPA получило в работах Поупа и Шепарда (Pope, Shepherd, 1984), Деризо, Квина и Нила (Deriso, Quinn P., Neal, 1985) и др. [75, 41].

Рабочая группа ИКЕС по методам оценки запасов (Алон, 1987) [80], сопоставив достоинства и недостатки обоих подходов, отметила некоторое преимущество методов SVPA. Вместе с тем практически важная задача выбора наилучшего метода применительно к конкретному объекту пока еще не имеет однозначного решения.

Задавшись целью оценить влияние ошибок во входной информации на конечные результаты расчетов с помощью метода VPA, Поуп (Pope, 1972) разработал упрощенный вариант VPA, получивший известность как когортный анализ Поупа [72]. Основная расчетная формула метода выводится следующим образом. Уравнение (I.1) можно переписать в форме:

$$N_{i+1} e^M = N_i - N_i (1 - e^{-F_i}) . \quad (2.15)$$

Тогда, выразив N_i из уравнения улова (2.2) и подставив его во второй член правой части уравнения (2.15), получим:

$$N_{i+1} e^M = N_i - C_i \left[\frac{(F_i + M)(1 - e^{-F_i})}{F_i(1 - e^{-(F_i + M)})} \right] . \quad (2.16)$$

Поуп показал, что в диапазоне значений $M < 0,3$, $F < 1,2$ допустима замена

$$\frac{(F_i + M)(1 - e^{-F_i})}{F_i(1 - e^{-(F_i + M)})} \approx \frac{M}{e^{\frac{M}{2}}}, \quad (2.17)$$

причем ошибка такой аппроксимации не превышает 4%. С учетом (2.17) из выражения (2.15) имеем:

$$N_i = N_{i+1} e^M + C_i e^{M/2}. \quad (2.18)$$

Принципиальное отличие уравнения (2.18) от исходной формы (1.1) заключается в замене гладкой экспоненциальной функции, согласно которой предполагается уменьшение численности эксплуатируемого поколения в традиционном методе VPA, ступенчатой функцией, характеризующейся двумя особенностями:

снижение численности поколения, вызванное естественными причинами, происходит по экспоненциальному закону;

весь годовой улов берется точно в середине рассматриваемого временного интервала (как правило, один год).

Существо произведенной замены нетрудно проиллюстрировать графически (рис. 5).

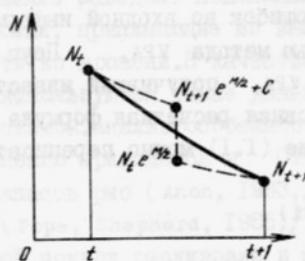


Рис. 5. График ступенчатой функции убыли поколения

Предложенный Поупом способ упрощения базового уравнения VPA, уравнения улова Баранова, не единственный. Грей (Gray, 1977), представив уравнение улова в виде произведения двух членов [52]:

$$C = (F \cdot N) \left(\frac{1 - e^{-(F + M)}}{F + M} \right)$$

и разложив второй сомножитель в ряд Тейлора, пришел к приближенному выражению:

$$\frac{1 - e^{-(F + M)}}{F + M} \approx \exp \left(-\frac{F + M}{2,25} \right). \quad (2.19)$$

Такая замена дает ошибку не более 2% в диапазоне значений $0 < F + M < 1,6$, однако за пределами указанного диапазона ошибка аппроксимации растет экспоненциально. (При аппроксимации Поупа ошибка увеличивается по линейному закону).

Когортный анализ Поупа заметно упрощает расчетную процедуру, позволяя избежать промежуточных расчетов (оценка r_i в методе VPA). В целом же, поскольку этот метод представляет собой упрощенный вариант анализа виртуальной популяции, основные особенности расчетной процедуры VPA сохраняются и в когортном анализе.

Задачи, решаемые с помощью метода Поупа, равно как и требуемая исходная информация для расчетов, полностью аналогичны методу VPA Галланда.

К этому можно также добавить, что если промысел ведется неравномерно в течение всего года, а сконцентрирован на достаточно узком временном интервале (в случае, например, сезонных ограничений на рыболовство), то когортный анализ представляется более предпочтительным, чем VPA, поскольку лучше соответствует реальной ситуации.

В рассмотренных методах когортного анализа время жизни каждого поколения разбивается на одинаковые интервалы, обычно равные одному году. Однако равенство интервалов разбиения не является принципиальным требованием подхода и применяется исключительно для удобства формализации. Эта особенность когортного анализа позволяет в качестве интервалов разбиения брать такие (в общем случае не равные между собой) временные интервалы, за которые длина особи увеличивается на заранее заданную величину ΔL . Условившись о начальной длине L_0 , динамику численности отдельного поколения можно рассматривать в виде численностей последовательных размерных групп, включавших особей, длины которых находятся в интервалах $(L_0 + (i-1) \Delta L, L_0 + i \Delta L)$, где $i=1, 2, \dots, n$ — порядковый номер размерной группы. Идею такого представления динамики численности впервые предложили и реализовали в своей модели Ф.И.Баранов.

Следовательно, обозначив через Δt период времени, в течение которого длина особи увеличивается на величину ΔL , можно переписать основное уравнение когортного анализа (2.17) следующим образом (Jones, 1974, 1981) [59, 61]:

$$N_t = N_{t_0} + \Delta t^e \frac{\Delta t \cdot M}{2} + C_t e^{-M/2K}, \quad (2.20)$$

где N_{t_0} - начальная численность некоторой размерной группы;
 $N_{t+\Delta t}$ - конечная численность той же размерной группы;
 C_t - накопленный улов из данной группы на протяжении времени Δt .

Для перехода от возрастных групп к размерным Джоунс воспользовался законом роста Берталанфи, связывающим размер рыб с возрастом:

$$L_t = L_\infty (1 - e^{-K(t - t_0)}),$$

решение которого относительно t дает:

$$t = t_0 - \frac{1}{K} \ln \left(1 - \frac{L_t}{L_\infty} \right). \quad (2.21)$$

Если нижнюю границу произвольного размерного интервала обозначить через L_1 , а его верхнюю границу ($L_1 + \Delta L$) через L_2 , то с помощью уравнения (2.21) можно определить промежуток времени Δt , за который рыба вырастет на величину $\Delta L = L_2 - L_1$:

$$\Delta t = \frac{1}{K} \ln \frac{L_\infty - L_1}{L_\infty - L_2}. \quad (2.22)$$

Существенно, что полученное выражение не зависит от параметра t_0 , который, по мнению большинства исследователей, не имеет биологического смысла.

Подставив Δt в уравнение (2.20), после преобразований получим:

$$N_1^{(L)} = N_2^{(L)} \left(\frac{L_\infty - L_1}{L_\infty - L_2} \right)^{M/K} + C_1 \left(\frac{L_\infty - L_1}{L_\infty - L_2} \right)^{M/2K}, \quad (2.23)$$

где $N_1^{(L)}$ - численность рыб, имеющих длину L_1 ;
 $N_2^{(L)}$ - численность рыб, имеющих длину L_2 ;
 C_1 - численность пойманных за год рыб в диапазоне линейных размеров (L_1, L_2).

Для удобства вычислений выражение (2.23) представляют в виде:

$$N_1^{(L)} = (N_2^{(L)} X_1 + C_1) X_1, \quad (2.24)$$

$$\text{где } X_1 = \left(\frac{L_\infty - L_1}{L_\infty - L_2} \right)^{M/2K}. \quad (2.25)$$

Предложенный Джоунсом метод допускает использование помимо уравнения Берталанфи и других уравнений роста, если они лучше соответствуют фактическим данным. Например, для оценки запасов капской ставриды Бабаян и Булгакова (1983)/24/ разработали модификацию метода Джоунса на основе уравнения Паркера-Ларкина (Parker, Larkin, 1959)/69/, которое для линейного роста имеет вид:

$$L_{i+1}^A = B + L_i^B,$$

где A и B - постоянные коэффициенты.

Используя это уравнение, интервал времени, необходимый особи, чтобы вырасти от нижней границы некоторого размерного интервала L_1 до его верхней границы L_2 , определяется следующим образом:

$$\Delta t = (L_2^A - L_1^A) / B. \quad (2.26)$$

Основное уравнение метода Джоунса (2.23) при подстановке в него Δt из выражения (2.26) принимает вид:

$$N_1^{(L)} = (N_2^{(L)} Q_1 + C_1) Q_1, \quad (2.27)$$

$$\text{где } Q_1 = \exp \left[\frac{A}{2B} \left(L_2^A - L_1^A \right) \right].$$

Порядок расчетов, принятый в VPA и когортном анализе Поупа, сохраняется и в методе Джоунса.

Входными данными для метода Джоунса являются:
размерный состав уловов (в штучном выражении), усредненный за ряд лет;

данные, необходимые для определения коэффициентов уравнения роста;

мгновенный коэффициент естественной смертности M , одинаковый для всех размерных групп;

стартовый коэффициент промысловой смертности или численность старшей размерной группы.

Метод позволяет оценить:

коэффициенты промысловой смертности для выделенных размерных групп;

численность размерных групп.

При оценке запасов методом Джоунса необходимо учитывать, что использование в качестве входных данных усредненного за некоторый период размерного состава уловов, по существу, сводит реальную ситуацию к уравновешенной. Чтобы сгладить последствия такой замены для оценок численности и коэффициентов смертности, желательно максимально расширить интервал усреднения, на котором рассчитывается результатирующий размерный состав уловов. Это наиболее формальный и простой способ. Возможны, однако, и другие приемы, повышающие репрезентативность усредненного размерного состава. Например, отбраковка данных за те годы, когда селективность промысла резко отличалась от этого показателя за соседние годы, - в начале освоения запаса, при переходе на новые орудия лова, при изменении размера ячей и т.д.

Достоинством метода анализа размерных когорт по сравнению с когортным анализом Поупа является то, что в силу объективных причин (точность и массовость изменений) размерный состав уловов определяется, как правило, с меньшими погрешностями, чем возрастной, и поэтому представляет собой более надежную основу для оценки величины запаса. Кроме того, в ряде случаев анализ размерного состава уловов предоставляет единственную возможность для получения количественной оценки эксплуатируемой популяции. Следует также отметить, что метод Джоунса менее трудоемок по сравнению с классическими методами когортного анализа, поскольку не нуждается в процедурах "настройки".

3. Продукционные модели

Продукционные модели, или модели прибавочной продукции, используются в практике рыбохозяйственных исследований прежде всего для решения оптимизационных задач регулирования рыболовства. Благодаря тому, что продукционные модели требуют крайне ограниченной и легко доступной исходной информации, - данных по уловам и усилиям (уловам на усилие), - область их применения, обусловленная необходимым информационным обеспечением, значительно шире, чем у аналитических

моделей и методов когортного анализа. Это достоинство, однако, имеет и свою негативную сторону, поскольку достигается за счет условного округления объекта моделирования с помощью системы упрощающих допущений. Фокс (Fox, 1974)/48/ различал две категории допущений, используемых в классическом продукционном подходе: допущения, относящиеся собственно к запасу, и допущения, касающиеся интерпретации исходных данных. В обобщенном виде эти допущения сводятся к следующим:

- запас считается генетически изолированным;
- естественный прирост запаса не зависит от его возрастной структуры, а определяется общей биомассой запаса;
- запас находится в уравновешенных условиях; при изменении величины запаса последний мгновенно переходит в новое состояние равновесия;
- улов на единицу усилия является индексом величины (плотности) запаса;
- мгновенный коэффициент промысловой смертности F прямо пропорционален величине эффективного промыслового усилия f :

$$F = qf, \quad (3.1)$$

где q - коэффициент улавливаемости.

С учетом принятых допущений представление о механизме динамики запаса сводится к несложной схеме. В отсутствие промысла результаты роста популяции (пополнение плюс весовой рост особей) уравновешиваются потерями из-за естественной смертности, и биомасса запаса стабилизируется на некотором уровне, определяемом емкостью среды. Промысел как дополнительная причина смертности сокращает запас и тем самым нарушает сложившееся равновесие. При этом, как показал еще Ф.И.Баранов (1918, 1925)/5, 6/, продуктивность запаса возрастает благодаря высвободившимся кормовым ресурсам, стремясь вернуть запас в утраченное равновесное состояние. Если прибавочную продукцию уравнять величиной промыслового изъятия, то запас окажется в новом состоянии равновесия, соответствующем данной интенсивности промысла.

Истоки математической теории продуктовых моделей можно обнаружить в работах Вольтерра (Volterra, 1928)/100/, посвященных анализу системы хищник - жертва, и в известной аксиоме Рассела (Russel, 1931)/86/, постигнувшей условие динамического равновесия эксплуатируемого запаса. Опираясь на приведенные выше представления о меха-

низме изменения запаса под влиянием как внутренних, так и внешних причин, скорость изменения его биомассы можно записать в виде:

$$\frac{dB}{dt} = B [r(B) + g(B) - M(B) - F(f)], \quad (3.2)$$

где B - биомасса облавливаемой части запаса;

r, g, M - мгновенные скорости протекания основных процессов в запасе: пополнения, индивидуального роста особей и смертности (естественной) как функций текущей величины биомассы;

F - мгновенный темп убыли запаса в результате промысла как функция промыслового усилия f .

Первые три члена в квадратных скобках уравнения (3.2) характеризуют процессы, в совокупности составляющие естественный регуляторный механизм популяции, на который промысел влияет через изменение биомассы B . В производственных моделях эти процессы принято учитывать с помощью "обезличенной" функции:

$$G(B) = r(B) + g(B) - M(B). \quad (3.3)$$

Таким образом, с учетом выражения (3.3) общая формулировка модели имеет вид:

$$\frac{dB}{dt} = B [G(B) - F(f)]. \quad (3.4)$$

Состояние равновесия между запасом и промыслом задается условием:

$$\frac{dB}{dt} = 0. \quad (3.5)$$

Этому состоянию соответствует так называемый уравновешенный улов (Y), равный чистому естественному приросту биомассы запаса за рассматриваемый интервал времени:

$$Y = B \cdot G(B) = B \cdot F(f). \quad (3.6)$$

В силу принятых допущений каждому значению f отвечает вполне определенная величина B , а следовательно, и величина уравновешенного улова Y . Кривая $Y = Y(f)$ называется кривой

уравновешенного улова и служит основой принятия решений по регулированию промысла в соответствии с концепцией устойчивого улова.

Очевидно, что конкретный вид производственной модели зависит от выбора функций продуктивности запаса $B \cdot G(B)$ и промысла, $B \cdot F(f)$.

Классическими производственными моделями, в которых использованы все перечисленные выше допущения, являются следующие.

Линейная модель Шефера (Schaefer, 1954, 1957)/87, 88/:

$$Y = qfB_{\infty} - \frac{q^2 B_{\infty}}{k} f^2, \quad (3.7)$$

где B_{∞} - максимальная уравновешенная биомасса, емкость среды;

k - коэффициент, характеризующий мгновенный темп роста запаса при отсутствии лимитирующего влияния плотности.

Модель построена на логистическом уравнении популяционного роста (Verhulst, 1938)/99, 22/ и предполагает линейную связь биомассы запаса, а точнее ее показателя - улова на единицу усилия, с величиной затраченного усилия.

График уравнения устойчивого улова представляет собой симметричную параболу (рис. 6, а).

Обобщенная модель Пелла- Томлинсона (Pella, Tomlinson, 1969):

$$Y = qfB_{\infty} \left(1 - \frac{qf}{K}\right)^{\frac{1}{m-1}}, \quad (3.8)$$

где m - параметр ($m > 0$).

Модель Пелла- Томлинсона - нелинейная модель, основанная на уравнении роста Ричардса (Richards, 1959)/84, 22/. Уравнение (3.8) описывает целое семейство производственных кривых (рис. 6, б), в том числе и параболическую кривую шеферовского типа. Дополнительная степень свободы ($m \neq \text{const}$) делает модель более гибкой, позволяя лучше подгонять ее к исходным данным. Параметр m определяет форму кривых устойчивого улова.

Экспоненциальная модель Фокса (Fox, 1970):

$$Y = fU_{\infty} e^{-bf}, \quad (3.9)$$

где U_{∞} — показатель максимальной биомассы запаса;
 b — постоянный коэффициент, $b > 0$.

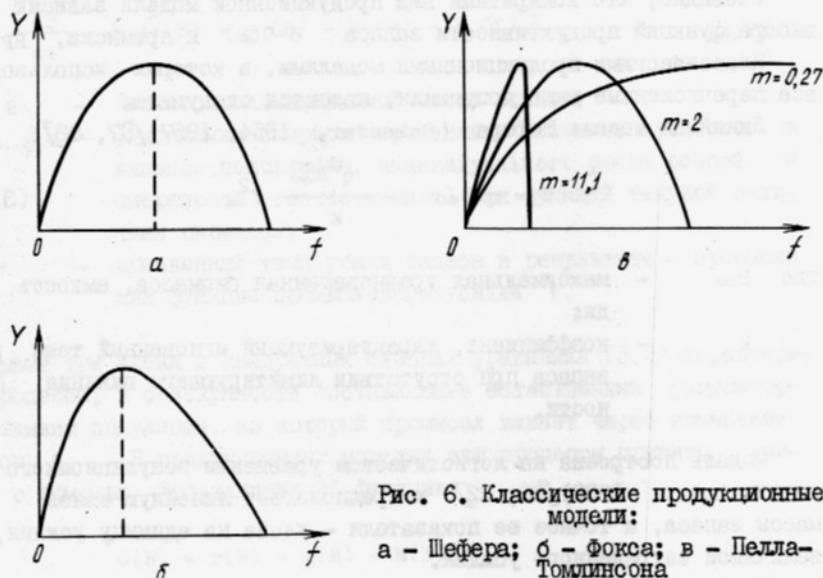


Рис. 6. Классические производственные модели:
 а - Шефера; б - Фокса; в - Пелла-Томлинсона

Модели Фокса соответствует уравнение роста Гомперца (Gompertz, 1825)/51, 227. Она отражает отмеченный Галландом (Gulland, 1961) /53/ экспоненциальный характер зависимости величины запаса от усилия. График уравнения (3.9) представляет собой асимметричную выпуклую вверх кривую (см. рис. 6,в).

Модели Шефера, Пелла-Томлинсона и Фокса подробно рассмотрены в целом ряде публикаций (например, Засосов, 1976; Локшина, 1978; Рикер, 1979)/14, 16, 29/. Далее мы коснемся преимущественно менее известных в отечественной научной литературе версий производственных моделей.

Допущения, лежащие в основе классических производственных моделей, далеко не всегда оказываются приемлемыми для оценки реальных объектов, поэтому в своем оригинальном виде эти модели сейчас используются сравнительно редко. Для практических целей все чаще стали применяться их модификации, позволяющие исправить или смягчить недостатки моделей, вызванные расхождением отдельных допущений с действительностью, либо повысить адекватность модели путем учета дополнительных факторов, имеющих важное значение в конкретном случае.

Обшим и наиболее существенным недостатком производственных моделей в их традиционном представлении является то обстоятельство, что равновесные значения параметров оцениваются с помощью данных, характеризующих, как правило, неуравновешенное состояние системы "запас-промышлен". Эдвардс и Хеннемут (Edwards, Hennemuth, 1975)/42/, в частности, отмечают, что условия эксплуатации подавляющего большинства запасов нельзя считать уравновешенными. Если это обстоятельство игнорировать, то при выработке количественных рекомендаций промыслу на основе классических производственных моделей можно допустить грубые ошибки.

Простейшее решение этой проблемы предложил Галланд (Gulland, 1961, 1969)/53, 55/. Согласно Галланду при параметризации производственных моделей значения улова на усилие (u_i) следует соотносить не с фактическими значениями промыслового усилия за тот же год (f_i), а с некоторым усредненным за несколько лет усилием (\bar{f}_i), для которого величина u_i с большим основанием может считаться уравновешенной:

$$f_i = \frac{1}{T} \sum_{j=i-T+1}^i \bar{f}_j. \quad (3.10)$$

Интервал усреднения ($T-1 \leq j \leq i$) выбирается в зависимости от продолжительности промыслового периода жизни и возрастного состава уловов.

Метод коррекции исходных данных Галланда не учитывает различий в степени воздействия на запас текущего года промысловых усилий предшествующих лет. Метод Фокса (Fox, 1975) позволяет в значительной мере устранить этот недостаток путем присвоения соответствующих весов P_j значениям промыслового усилия, включенным в интервал усреднения:

$$f_i = \frac{\sum_{j=i-T+1}^i P_j \bar{f}_j}{\sum_{j=i-T+1}^i P_j} \quad (3.11)$$

Метод Уолтера (Walter, 1975) предназначен для коррекции фактических значений уловов на усилие в соответствии с их отклонениями от равновесных величин u_{ei} /102/. Метод основан на модели Шефера:

$$\frac{dB}{Bdt} = b - aB - qf \quad (3.12)$$

и поэтому область его применения ограничена линейными производственными моделями. Уолтер разработал двухэтапную процедуру расчета равновесных аппроксимаций (u_{ei}), исходных данных u_i , основанную на следующих формулах:

$$I. \quad u_{ei} \approx u_{i+1}. \quad (3.13)$$

$$II. \quad u_{ei} \approx u_i + \frac{q(u_{i+1} - u_i)}{a u_{i+1}}. \quad (3.14)$$

Шевалье (Chevalier, 1976), также броя за основу модель Шефера, предложил метод корректировки данных по уловам на усилия, учитывающий их отклонения от линии уравновешенных условий [34]:

$$u_e(f) = (U_\infty - \frac{q^2}{k} f). \quad (3.15)$$

Расчетная формула метода Шевалье имеет вид:

$$u_{ei} = (U_\infty - q^2 f_i(k) + q/f_i \ln(u_{i-1}/u_i)),$$

где u_{i-1} , u_i – значения уловов на усилие в начале и конце i -го года.

Методы коррекции исходных данных в некоторой степени сглаживают остроту рассматриваемой проблемы, однако более радикальным подходом к приведению в соответствие природы входных данных и содержания решаемых с помощью производственных моделей задач является разработка динамических модификаций.

Понятие "динамическая версия производственной модели" как противопоставление классическим производственным моделям требует пояснения. Стого говоря, если исходить из основополагающих концепций производственных моделей, все они являются динамическими. Однако в традиционном, общепринятом варианте они служат лишь для описания частного случая – равновесного состояния запаса. В таком варианте модели могут использоваться исключительно для анализа долгопериодных изменений продуктивности запаса в связи с различными режимами регулирования. В рамках этого анализа предполагается, что при изменении интенсивности промысла запас мгновенно переходит из одного устойчивого состояния в другое, минуя промежуточные, неуравновешенные состояния. Возможности динамических моделей значительно шире. Дина-

мические модификации позволяют оценить не только уравновешенные состояния запаса, но и промежуточные, т.е. проследить траекторию движения запаса от исходного состояния равновесия к новому, что, в частности, используется в прогнозистических целях. Процесс модификации может затрагивать как процедуру параметризации, так и структуру уравнения базовой модели.

Для того чтобы вывести уравнение возможных условий для неуравновешенных условий, Уолтер (Walter, 1976) [103] рассматривал биомассу как непрерывную функцию времени $B = B(t)$. Это позволило ему, решая уравнение Шефера

$$\frac{dB}{Bdt} = k \left(1 - \frac{B}{B_\infty} \right) - qf$$

относительно B и подставив результат в выражение

$$Y_1 = qf \int_{t_{i-1}}^{t_i} Bdt, \quad (3.16)$$

$$\text{получить } Y_1 = \frac{qf B_\infty}{k} (k - qf) + \frac{qf B_\infty}{k} \cdot \ln \left(\frac{B_{i-1}}{B_i} \right), \quad (3.17)$$

где B_{i-1}, B_i – биомасса запаса в начале и конце года i .

Так как первое слагаемое в уравнении (3.17) представляет собой оценку улова при равновесных условиях (Y_{ei}), можно записать:

$$Y_1 = Y_{ei} + \frac{qf B_\infty}{k} \ln \left(\frac{B_{i-1}}{B_i} \right). \quad (3.18)$$

Нетрудно видеть, что второе слагаемое определяет отклонение возможного улова от Y_{ei} в зависимости от величины и знака изменения биомассы запаса за год. Исходя из уравнения (3.18) Уолтер рассмотрел две стратегии управления запасом: на основе постоянного промыслового усилия и на основе постоянного улова, соответствующих выбранному критерию регулирования промысла (MSY). В первом случае улов будет асимптотически приближаться к MSY, во втором – усилие будет возрастать до значения f_{MSY} (разумеется, если начальная биомасса запаса $B_0 > B_\infty / 2$). Для практической реализации первого случая с учетом случайных колебаний запаса Уолтер вывел приближенную формулу оценки ОДУ:

$$\text{ОУ}_1 \approx \frac{c_{i-1}}{f_{i-1}} \cdot f_{\text{MSY}}. \quad (3.19)$$

Уолтер пришел к выводу, что стратегия, основанная на постоянстве промыслового усилия, быстрее снижает запас до наиболее продуктивного уровня, чем стратегия постоянства годовой добычи.

Модификация Шноте (Schnute, 1977, 1979) разработана на базе модели Шефера, однако предложенный подход применим и к более сложным нелинейным моделям [89, 90]. Если записать модель Шефера в терминах улова на усилие и проинтегрировать полученное выражение

$$\frac{du}{dt} = ku \left(1 - \frac{u}{qB_\infty}\right) - qfu \quad (3.20)$$

в пределах $i \leq t \leq i+1$, можно от непрерывной модели перейти к дискретной с шагом один год:

$$\ln \left(\frac{u_{i-1}}{u_i} \right) = k - qf_i - \frac{k}{qB_\infty} \bar{u}_i, \quad (3.21)$$

где \bar{u}_i — средний улов на усилие в год i .

Определив двумя способами связь между среднегодовыми значениями улова на усилие и значениями этого показателя в начале годовых интервалов, Шноте получил следующие динамические модификации уравнения (3.21):

$$\ln \left(\frac{\bar{u}_{i+1} + \bar{u}_i}{\bar{u}_i + \bar{u}_{i-1}} \right) = k - qf_i - \frac{k}{qB_\infty} \bar{u}_i, \quad u_i \approx \frac{\bar{u}_i + \bar{u}_{i-1}}{2} \quad (3.22)$$

$$\ln \left(\frac{\bar{u}_{i+1}}{\bar{u}_i} \right) = k - q \left(\frac{f_i + f_{i+1}}{2} \right) - \frac{k}{qB_\infty} \left(\frac{\bar{u}_i + \bar{u}_{i+1}}{2} \right), \quad (3.23)$$

$$\bar{u}_i \approx \sqrt{u_i \cdot u_{i+1}}.$$

Модель (3.23) более реалистична, поскольку она ставит \bar{u}_{i+1} в зависимость от f_{i+1} , а не от f_i , как модель (3.22).

Уравнение возможного улова в этом случае будет иметь вид:

$$Y_{i+1} = \frac{qB_\infty}{k} \cdot f_{i+1} \cdot \ln \left\{ 1 + \frac{k - qf_i}{k - qf_{i+1}} \cdot \frac{\exp(k - qf_{i+1}) - 1}{1 - \exp(-k + qf_i)} \cdot \sqrt{1 - \exp \left(\frac{k}{qB_\infty} \cdot \frac{Y_i}{f_i} \right)} \right\}.$$

Модель Баттерворта и Эндрю (Butterworth, Andrew, 1984) [32] в известном смысле является развитием подхода Шноте и состоит из двух уравнений:

$$B_{i+1} = B_i + G(B_i) - c_i, \quad (3.24)$$

$$u_i = q \frac{B_{i+1} + B_i}{2}, \quad (3.25)$$

где B_i — биомасса запаса на начало i и $(i+1)$ года;
 u_i — средняя величина улова на усилие в i -ом году
(здесь и далее черта над u опускается).

Подставляя в (3.24) вместо $G(B)$ функции роста

$$- \text{Шефер: } G(B) = k \cdot B \left(1 - \frac{B}{B_\infty}\right) \quad (3.26)$$

$$- \text{Фоко: } G(B) = kB \left(1 - \frac{\ln(B)}{\ln(B_\infty)}\right), \quad (3.27)$$

получим динамические версии соответствующих моделей.

Оценка параметров модели k , B_∞ , q (предполагается, что $B_1 = B_\infty$) производится с помощью итерационной процедуры, реализация которой связана с определенными трудностями. Кроме того, выбор начального значения биомассы существенно оказывается на конечных результатах расчетов, поэтому допущение $B_1 = B_\infty$ требует строгого обоснования.

Другое обобщение подхода Шноте предложили Бабаян и Кизнер (Babayan, Kizner, 1987) [28], использовав вместо соотношения (3.25) уравнение:

$$qB_{i+1} = \frac{u_{i+1} + u_i}{2}, \quad (3.28)$$

что придало модели некоторые новые качества, в частности, позволило существенно упростить процедуры параметризации и настройки.

Для случаев классических производческих моделей новая модификация приобретает следующие формы:

- динамическая версия модели Шефера

$$u_{i+1} - u_{i-1} = k(u_1 + u_{i-1}) \left(1 - \frac{u_i + u_{i+1}}{2qB_\infty}\right) - 2qC_i \quad (3.29)$$

- динамическая версия модели Фокса

$$u_{i+1} - u_{i-1} = k(u_1 + u_{i-1}) \sqrt{1 - (1 - \frac{u_i + u_{i+1}}{2q}) / \ln B_\infty} - 2qC_i. \quad (3.30)$$

Когда запас не находится в состоянии биологического перелова, он постоянно адаптируется к промыслу, стремясь компенсировать потери от вылова. Способность к адаптации определяется состоянием и биологическими особенностями эксплуатируемого запаса. Леонарт и др. (Leonart et al., 1984) охарактеризовали скорость адаптации с помощью коэффициента инерции [65]:

$$G = \frac{c_i - Y_{ei}}{Y_i - Y_{ei}}, \quad (3.31)$$

где c_i - фактический улов в году i ;

Y_{ei} - уравновешенный улов, оцененный по кривой устойчивого улова для уровня фактического промыслового усилия в год i , f_i ;

Y_i - гипотетический улов, соответствующий усилию f_i при условии стабилизации величины запаса на уровне прошлого ($i-1$) года.

Физический смысл параметров уравнения (3.31) поясняется на рис. 7.

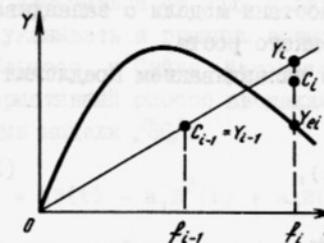


Рис. 7. Модель Леонарта-Салата-Роэла

Если улов на усилие принять в качестве показателя биомассы запаса, условие ее постоянства запишется в виде:

$$\frac{Y_i}{f_i} = \frac{c_{i-1}}{f_{i-1}}, \text{ откуда } Y_i = \frac{c_{i-1}}{f_{i-1}} \cdot f_i. \quad (3.32)$$

Подставив (3.32) в уравнение (3.31), получим:

$$\frac{c_i}{f_i} = G \frac{c_{i-1}}{f_{i-1}} + (1 - G) \frac{Y_{ei}}{f_i}. \quad (3.33)$$

Заменив величину Y_{ei} ее выражением из модели Шефера или Фокса, придем к динамическим версиям этих моделей:

$$\frac{c_i}{f_i} = G \frac{c_{i-1}}{f_{i-1}} + (1 - G)(a + bf_i), \quad (3.34)$$

$$\frac{c_i}{f_i} = G \frac{c_{i-1}}{f_{i-1}} + (1 - G)a' \cdot \exp(-bf_i'), \quad (3.35)$$

где a и b - коэффициенты модели Шефера, a', b' - коэффициенты модели Фокса.

Для безынерционного запаса ($G=0$) уравнения (3.34) и (3.35) сводятся к исходным классическим производческим моделям.

Еще одним недостатком классических производческих моделей является то, что они рассматривают продукцию запаса в виде функции его текущей величины, тогда как ежегодный прирост популяции зависит и от состояния запаса в предшествующие годы, в течение которых формируется пополнение как составляющая этого прироста. Чтобы преодолеть

леть указанный недостаток, были разработаны модели с запаздыванием, учитывающие эту особенность популяционного роста.

Простейшую версию модели Шефера с запаздыванием предложил Мон (Monh, 1980) /67/:

$$\frac{dB}{Bdt} = b - a_1 B(t - \omega) - qf(t), \quad (3.36)$$

где ω — величина временного лага.

Уолтер (Walter, 1973) попытался решить эту проблему, дополнив традиционные формулировки моделей Шефера и Фокса членами, зависящими от интервала времени между нерестом и пополнением /101/:

$$\frac{dB}{Bdt} = b - a_1 B(t) + a_2 B(t - \omega) - qf(t), \quad (3.37)$$

$$\frac{dB}{Bdt} = b - a_1 B(t) + a_2 \ln B(t - \omega) - qf(t), \quad (3.38)$$

здесь a_2 — коэффициент пополнения.

Уравнения (3.37) и (3.38) отвечают случаю, когда пополнение состоит из представителей одной генерации. Если структура пополнения более сложная или в запасе наблюдается каннибализм, модели записываются в виде:

$$\frac{dB}{Bdt} = b - a_1 B(t) + a_2 B(t - \omega) + a_3 B(t - 2\omega) + \dots + a_{m+1} B(t - m\omega) - qf(t), \quad (3.39)$$

$$\frac{dB}{Bdt} = b - a_1 \ln B(t) + a_2 \ln B(t - \omega) + a_3 \ln B(t - 2\omega) + \dots + a_{m+1} \ln B(t - m\omega) - qf(t). \quad (3.40)$$

Как и в первом случае, коэффициенты моделей b, a_1, a_2, \dots, q можно оценить методами множественной регрессии.

Определяя параметры оптимального с точки зрения критерия MSY режима рыболовства, Уолтер, в частности, для модификации (3.37) нашел:

$$f_{MSY} = \frac{a_1 B}{q} = \frac{b + a_2 B(t - \omega)}{2q}. \quad (3.41)$$

Это означает, что оптимальная интенсивность промысла определяется величиной запаса ω лет назад. Если доказано, что нерестовое стадо нестабильно во времени, то оптимальное промысловое усилие

будет изменяться от года к году и в рекомендациях промыслу необходимо указывать и границы возможных изменений улова.

Маршеско и Сайла (Marchesault, Saita, 1976) предложили альтернативный способ введения запаздывания в классические производственные модели /66/:

$$\frac{dB}{dt} = bB(t) - a_1 B^2(t) + a_2 B(t - \omega) - qf(t) B(t). \quad (3.42)$$

Такая модификация модели Шефера имеет не только структурное, но и принципиальное отличие от аналогичной версии Уолтера (3.37), так как здесь темп пополнения (член с запаздыванием) определяется только нерестовым запасом и не зависит от текущей величины биомассы.

Сопоставление результатов расчетов, выполняемых по одним и тем же исходным данным с помощью классической модели Шефера и ее модификации (3.42), наглядно показывает, что учет запаздывания приводит к оправданному занижению рекомендаций по допустимым значениям объемов вылова и интенсивности промысла (рис. 8).

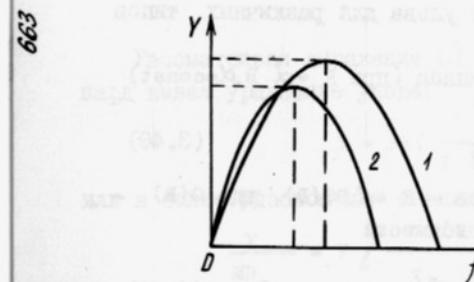


Рис. 8. Модель Маршеско-Сайлы:
1 — без лага; 2 — с лагом

Позднее Уолтер (Walter, 1978) усложнил задачу, рассмотрев процесс пополнения в более явном виде. Он разделил мгновенный темп компенсационного роста запаса на две компоненты, одна из которых характеризовала пополнение. Последнее предполагается мгновенным в начале каждого года и не ограничивается одной генерацией.

С учетом сделанных допущений новая модификация модели Шефера имеет вид:

$$\frac{dB}{Bdt} = b - aB(t) + \sum_{i=-\infty}^{+\infty} r_i \delta(t-i) - qf(t), \quad (3.43)$$

где $\delta(t-i)$ — δ -функция Дирака, т.е. единичный импульс в момент времени $t = i$, причем при $t \neq i$ $\delta(t-i) = 0$, но $\int_{-\infty}^{+\infty} \delta(t-i) dt = 1$;

$b = aB(t)$ - составляющая популяционного роста, обусловленная индивидуальным ростом и естественной смертностью;

$\sum_{-\infty}^{+\infty} r_i \delta(t-i)$ - составляющая популяционного роста, обусловленная пополнением;

r_i - мгновенный коэффициент пополнения в год i .

При уравновешенных условиях устойчивый улов

$$Y = \frac{qf}{a}(b + \bar{r} - qf), \quad (3.44)$$

где \bar{r} - среднее значение коэффициента r_i .

Выразив \bar{r} через биомассу запаса B и пополнения R ,

$$\bar{r} = \ln\left(\frac{R}{B} - 1\right), \quad (3.45)$$

Уолтер получил уравнение уравновешенного улова для различных типов пополнения:

а) пополнение не зависит от плотности запаса (при $R = d B, \alpha = \text{const}$)

$$Y = \frac{qf}{a} / b + \ln(\alpha + 1) - qf; \quad (3.46)$$

б) пополнение зависит от плотности запаса - $R = d Q(B)$, где $Q(B)$ - функциональная форма компенсационной зависимости

$$Y = \frac{qf}{a} / b + \ln(\alpha Q(B) + 1) - qf. \quad (3.47)$$

Модель (3.43) можно применять и для анализа переходных состояний, используя процедуры, разработанные Уолтером (Walter, 1976) для менее сложных моделей [103]. Так, если решается задача регулирования с помощью постоянного усилия $f = f_{MSY}$, общий допустимый улов рассчитывается по формуле:

$$\text{ОДУ}_i = \frac{b + \bar{r}}{2a} \ln(a B_i + 1), \quad (3.48)$$

где B_i - биомасса запаса в год i непосредственно после пополнения.

Фогарти и Муравский (Fogarty, Murawski, 1984) разработали модификацию модели Пелла-Томлинсона с запаздыванием:

$$\frac{dB}{dt} = aB(t) - b[B(t)]^m + cB(t - \omega) - qf(t)B(t). \quad (3.49)$$

В этой модели, как и в версии Маршесо и Сайлы, темп пополнения пропорционален нерестовому запасу в год $(t - \omega)$.

Учет причинной связи пополнения с нерестовым запасом в производственных моделях может быть также осуществлен по аналогии с моделями "запас-пополнение". В этом контексте заслуживает интерес подход Шепарда (Shepherd, 1982b) [95].

Непрерывную производственную модель можно записать в виде:

$$\frac{dB}{dt} = G(B) - (F + M)B. \quad (3.50)$$

Если в качестве функции роста $G(B)$ использовать предложенное Шепардом (Shepherd, 1982a) [94] выражение (4.16), получим:

$$\frac{dB}{dt} = \frac{aB}{1 + (B/K)} - (F + M)B. \quad (3.51)$$

Рассматривая выражение (3.51) при уравновешенных условиях, Шепард вывел уравнение улова:

$$Y = FK\left(\frac{a}{F + M} - 1\right)^{1/\beta}, \quad (3.52)$$

или в более удобном для анализа нормированном виде:

$$\frac{Y}{MB_0} = P \left[\frac{\alpha/(1 + P) - 1}{\alpha - 1} \right]^{1/\beta}, \quad (3.53)$$

где B_0 - уровень биомассы, которого данная популяция достигнет при прекращении промысла, но сохранении всех прочих условий; $B_0 \neq B^\infty$, $P = F/M$, $\alpha = a/M$.

Семейство кривых устойчивого улова, соответствующее уравнению (3.53), представлено на рис. 9.

С помощью уравнения (3.52) нетрудно установить критический уровень интенсивности промысла (F_c), при достижении которого равновесный промысел оказывается невозможным:

$$F_c = a - M. \quad (3.54)$$

В заключение остановимся еще на нескольких моделях, которые ходят за рамки принятой схемы изложения материала, однако

представляют несомненный теоретический и практический интерес.

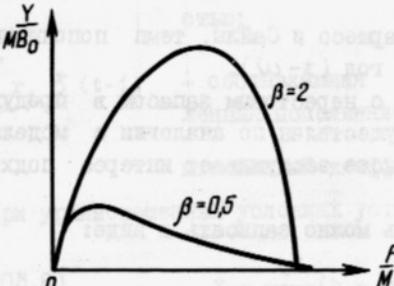


Рис. 9. Модель Шепарда

Лалё (Laloe, 1987) рассмотрел случай, когда часть эксплуатируемого запаса оказывается недоступной для промысла [63]. Если предположить, что недоступная часть характеризуется постоянной долей (α) девственной биомассы B_∞ , то для модели шеферовского типа будет:

$$\frac{dB}{dt} = k B(t) \sqrt{B(t)} - B_\infty \gamma - qf(t) \sqrt{B(t)} - \alpha B_\infty \gamma. \quad (3.55)$$

Общий вид кривых устойчивого улова, построенных по модели (3.55) для различных α , напоминает аналогичные кривые в модели Пелла-Томлинсона при изменении параметра m (рис. 10).

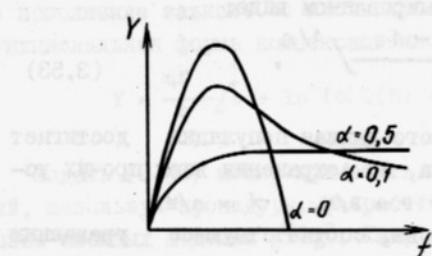


Рис. 10. Модель Лалё

Флетчер (Fletcher, 1975, 1978) [43, 44] отметил неоднозначность формулировки модели Пелла-Томлинсона в зависимости от величины показателя степени m :
при $0 < m < 1$

$$\frac{dB}{dt} = a \sqrt{B(t)}^m - b B(t) - qf(t) B(t), \quad (3.56)$$

при $m > 1$

$$\frac{dB}{dt} = - a \sqrt{B(t)}^m + b B(t) - qf(t) B(t), \quad (3.57)$$

где a, b – коэффициенты ($a, b > 0$),
и предложил единую форму записи модели:

$$\frac{dB}{dt} = \gamma \cdot P \cdot \frac{B(t)}{B_\infty} - \gamma \cdot P \frac{B(t)}{B_\infty} - qf(t) B(t), \quad (3.58)$$

где P – максимальная продуктивность запаса

$$P = \frac{b(1-m)}{m} \left(\frac{am}{b} \right)^{\frac{1}{1-m}}, \quad (3.59)$$

γ – числовой множитель:

$$\gamma = \frac{\frac{m}{m-1}}{m-1}. \quad (3.60)$$

Изменение знаков в уравнении (3.59), а следовательно, и в модели (3.58) происходит автоматически при переходе m через точку $m = 1$.

Версия Флетчера позволяет избежать неопределенность при оценке параметров модели, характерную для исходной модели Пелла-Томлинсона.

В рассмотренных до сих пор моделях модификация затрагивала преимущественно производственную функцию запаса, однако не меньшее значение для повышения достоверности результатов расчетов имеет совершенствование и производственной функции промысла.

В классических производственных моделях и подавляющем большинстве их модификаций эта функция имеет простейшую линейную форму:

$$C = qfB.$$

Считая такую зависимость нереалистичной, Цо с соавторами (Tsao et al., 1985) [98] попытались в качестве производственной функции промысла использовать функцию Кобба-Дугласа в форме:

$$C_i = e^{P_f f_i^\alpha} B_i^\beta, \quad (3.61)$$

где C_i – улов в году i , полученный с помощью определенного промыслового комплекса (судно-орудие лова);

f_i – стандартизированное усилие в год i ;

B_i - биомасса запаса в начале года i ;

ρ, α, β - коэффициенты.

Вторым уравнением своей модели Цо с соавторами избрали дискретную версию модели Шеффера:

$$B_i - B_{i-1} = \rho B_{i-1}^2 - C'_{i-1}. \quad (3.62)$$

Решая совместно уравнения (3.61) и (3.62), получим:

$$C_i = e^{P_f \alpha} \left(\frac{C_{i-1}}{(1+\rho)} \right)^{1/\beta} - \rho \left(\frac{C_{i-1}}{e^{P_f \alpha} C_{i-1}} \right)^{2/\beta} - C'_{i-1}, \quad (3.63)$$

где C'_{i-1} - общий улов из рассматриваемого запаса за год $i-1$.

Легко видеть, что уравнение (3.63) обладает прогностическими свойствами, отсутствующими у классических производственных моделей.

4. Модели "запас - пополнение"

В теории рыболовства задача определения связи численности пополнения с величиной родительского стада занимает особое место, поскольку ее решение не только дает еще один подход к оптимизации параметров регулирования, но и позволяет установить безопасные с точки зрения опасности перелова по пополнению пределы изменения величины промыслового запаса. Эта задача решается с помощью моделей "запас - пополнение", которые формализуют процесс формирования численности пополнения, начиная с ранних стадий развития. В большинстве моделей рассматриваемого класса предполагается, что основное уменьшение начальной численности генерации приходится на первый год жизни и происходит под влиянием естественной смертности, которая складывается из двух компонент: смертности, не зависящей от плотности (депенсационная смертность), и смертности, зависящей от плотности (компенсационная смертность). Поскольку поколение, как правило, сосредоточено в ограниченном объеме, под плотностью часто понимают численность генерации. Механизм компенсационной смертности определяется тремя главными причинами: хищничеством (или каннибализмом), недостаточной кормовой базой для личинок в период их перехода на экзогенное питание (так называемый критический период) и темпом роста на критической стадии развития, - которые могут действовать

как индивидуально, так и в различных комбинациях. Для упрощения жизненный цикл рыб условно разбивается на два этапа, причем в момент перехода во второй этап рассматриваемая генерация считается пополнением. Временная граница между этапами в каждом конкретном случае определяется по-разному. Это может быть, например, конец первого года жизни, возраст полового созревания, возраст вступления в промысловую стадию и т.д.

Первая математическая модель "запас - пополнение" была разработана Рикером (Ricker, 1954)/82/. Принятое в модели допущение о механизме плотностной регуляции численности первоначально было основано на каннибализме. Такое допущение, однако, сужает область применения модели, так как у многих видов рыб личинки и неполовозрелая молодь обитают отдельно от взрослых особей. Позднее Рикер изменил допущение, приняв, что величина компенсационной смертности зависит от всех видов хищников, численность которых, в свою очередь, определяется первоначальной численностью рассматриваемого поколения (Ricker, 1958)/83/. Общепринятая форма модели имеет вид:

$$R = APe^{-BP}, \quad (4.1)$$

где R и R - соответственно численности генерации на стадии икры и пополнения;

A и B - соответственно депенсационная и компенсационная смертности.

Поскольку между нерестовым запасом и количеством отложенной икры существует однозначная зависимость, в качестве переменной в уравнении (4.1) допустимо рассматривать численность родительского (нерестового) стада.

Для видов с одноразовым нерестом (моноциклические популяции) параметры модели можно выразить через так называемый замещающий запас (P_r), равный, по определению, численности продуцируемого им пополнения (R_r):

$$\frac{R}{R_r} = \frac{P}{P_r} \exp \sqrt{\frac{P_r}{P_m} (1 - \frac{P}{P_r})}, \quad (4.2)$$

где P_m - родительский запас, обеспечивающий максимальное пополнение.

Если запас имеет сложную структуру, предпочтение отдается исходной форме модели.

График кривой пополнения, построенный по модели Рикера, имеет

куполообразную форму, причем максимум кривой выражен тем лучше, чем выше значение коэффициента компенсационной смертности (рис. II).

Джоунс (Jones, 1978), однако, считает, что модель Рикера недочитывает смертность, вызываемую не зависящими от плотности причинами, поэтому ее целесообразно использовать для оценки верхних границ численности [60].

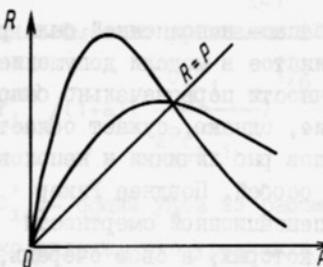


Рис. II. Модель Рикера

Бивертон и Холт (Beverton, Holt, 1957, 1969) [7] при выводе зависимости "запас - пополнение" приняли альтернативную гипотезу, что коэффициент смертности M линейно зависит от текущей численности запаса $N(t)$:

$$M = [\mu_1(t) + \mu_2(t)N(t)], \quad (4.3)$$

где $\mu_1(t)$ и $\mu_2(t)$ - соответственно депенсационная и компенсационная смертности.

Такое определение смертности предполагает, что плотностная регуляция может осуществляться не только через хищничество, но и через пищевую конкуренцию внутри генерации. Если допустить, что $\mu_1(t)$ и $\mu_2(t)$ постоянны на всем интервале $0 < t < t_R$, где t_R - возраст пополнения, а динамику численности генерации в этом интервале можно описать уравнением

$$\frac{dN(t)}{dt} = -M N(t), \quad (4.4)$$

то с помощью выражений (2.3) и (2.4) нетрудно получить:

$$R = (\alpha + \frac{\beta}{E}), \quad (4.5)$$

где R - численность пополнения;
 E - начальная численность поколения, $E = N(t_0)$;
 α, β - постоянные коэффициенты, причем

$$\alpha = \alpha(\mu_1, \mu_2, t_R),$$

$$\beta = \beta(\mu_1, t_R).$$

Уравнение (4.5) представляет собой первую форму модели Бивертон-Холта, которому соответствует гиперболическая кривая пополнения (рис. I2).

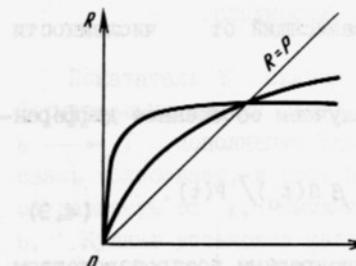


Рис. I2. Модель Бивертон-Холта (первая форма)

Если предположить, что хищничество как основная причина естественной смертности действует только до некоторого возраста t_c и определяется на этом этапе величиной μ'_1 , а на следующем интервале ($t_c < t < t_R$), где преобладают другие причины, - величиной μ'_2 / μ'_1 , то, повторяя процедуру вывода уравнения (4.5), получаем вторую форму модели:

$$R = \alpha' E e^{-\beta' E}, \quad (4.6)$$

где α' и β' - постоянные коэффициенты, причем

$$\alpha' = \alpha'(\mu'_2, t_R),$$

$$\beta' = \beta'(\mu'_1, \mu'_2, t_c).$$

Легко заметить полное функциональное совпадение зависимостей (4.6) и (4.1), хотя основаны они на разных допущениях.

Детальный анализ рассмотренных моделей приводится в работах Н.Н.Андреева (1969) и Рикера (1971) [1, 20].

Деанджелис и Кристенсен (DeAngelis, Christensen, 1979) [39] пытались объединить математические допущения обеих моделей для вывода более общей модели "запас-пополнение", чем исходные. Для этого они воспользовались дифференциальным уравнением Бивертон-Холта для описания динамики численности потомства $P(t)$:

$$\frac{dP}{dt} = -(\mu_1 + \mu_2 P(t)) P(t) \quad (4.7)$$

и аналогичным уравнением, учитывающим допущение модели Рикера:

$$\frac{dp}{dt} = -(\mu_1 + \beta s(t)) P(t), \quad (4.8)$$

где β — коэффициент смертности, зависящий от численности родительского стада.

Объединяя допущения обеих моделей, получаем обобщенное дифференциальное уравнение:

$$\frac{dP(t)}{dt} = -[(\mu_1 + \mu_2 (P(t)) + \beta s(t_0))] P(t). \quad (4.9)$$

Если теперь рассмотреть популяцию с дискретным воспроизведением и для определенности принять, что поколение t -го года на следующий ($t+1$) год становится половозрелым и участвует в нересте, т.е. $P(t+1) = s(t+1)$, а начальная численность потомства линейно связана с численностью родительского запаса через среднюю индивидуальную плодовитость F , т.е. $P(t) = FS(t)$, решением уравнения (4.9) будет:

$$R = P(t+1) \frac{F[\mu_1 + \beta P(t)] / P(t) \exp[-\mu_1 - \beta P(t)]}{[\mu_1 + \beta P(t)] + \mu_2 F P(t) \{1 - \exp[-\mu_1 - \beta P(t)]\}} \quad (4.10)$$

Если μ_2 пренебрежимо мала, уравнение (4.10) сводится к модели Рикера в форме:

$$R = F \exp(-\mu_1) P(t) \exp[-\beta P(t)]. \quad (4.11)$$

При $\beta \rightarrow 0$ из уравнения (4.10) получается модель Бивертона-Холта:

$$R = \left[\frac{\mu_2}{\mu_1} (\exp(\mu_1) - 1) + \frac{\exp \mu_1}{F \cdot P(t)} \right]. \quad (4.12)$$

Летт с соавторами (Lett et al, 1975), анализируя особенности воспроизводства атлантической трески, пришли к выводу, что классические двухпараметрические модели Рикера и Бивертона-Холта не

всегда обеспечивают удовлетворительную интерпретацию наблюденных данных. Еще раньше к такому же заключению пришел Кушинг (Cushing, 1973) [37], который предложил степенную модель:

$$R = k P^b, \quad (4.13)$$

где k — коэффициент пропорциональности;
 b — показатель зависимости пополнения от численности (плотности) запаса.

Показатель b связан с выживаемостью рыб в течение периода формирования пополнения и изменяется в диапазоне $0 < b < 1$. При $b \rightarrow 1$ пополнение растет пропорционально запасу, при $b \rightarrow 0$ связь ослабевает, и рост пополнения во все большей степени начинает зависеть от k . Пытаясь определить физический смысл параметра b , Кушинг установил наличие линейной связи величины b с корнем кубическим из плодовитости для девяти видов рыб. Это свидетельствует о том, что интенсивность компенсационных процессов является функцией объемной плотности икринок и личинок в море. Показательно, что в функциональном отношении параметр b соответствует члену ($-BP$) в уравнении (4.1) модели Рикера. Величины b и ($-BP$) хорошо коррелируют между собой для целого ряда видов, обладающих разной популяционной плодовитостью.

Шепард (Shepherd, 1982a [94]), сопоставляя модели Рикера, Бивертона-Холта и Кушинга, пришел к заключению о структурной схожести перечисленных моделей, которую он выразил в виде:

$$R = a S^p (S/K')^q, \quad (4.14)$$

где a — параметр, имеющий размерность пополнения на единицу биомассы;
 S — биомassa нерестового запаса;
 K' — пороговая биомасса, при превышении которой в запасе начинают преобладать зависящие от плотности процессы (K' в отличие от емкости среды (K) не равна величине девственной популяции). Шепард нашел, что численно это такая биомасса, при которой пополнение уменьшается наполовину по сравнению с его уровнем при полном отсутствии плотностной регуляции);

$f(S/K)$ - монотонно убывающая функция, обеспечивающая учет плотного характера зависимости запас - пополнение.

Преследуя цель построить возможно более гибкую модель, Шепард выбрал функцию

$$f(S/K') = \frac{1}{1 + (S/K')^\beta}, \quad (4.15)$$

которая и послужила основой модели:

$$R = \frac{\alpha S}{1 + (S/K')^\beta}, \quad (4.16)$$

где β - степень компенсации, характеризует интенсивность зависящего от плотности процесса компенсации изменений величины запаса.

Степень компенсации - параметр, определяющий все многообразие зависимостей запас - пополнение, которые можно получить с помощью модели Шепарда (рис. I3). При $\beta < 1$ пополнение неограниченно возрастает с ростом биомассы запаса (аналог модели Күшинга).

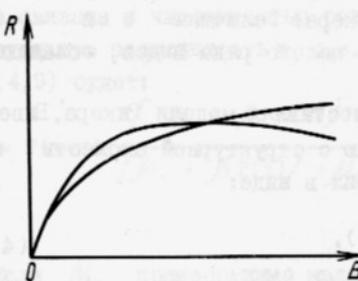


Рис. I3. Модель Шепарда

При $\beta = 1$ с возрастанием запаса пополнение стабилизируется на некотором уровне (аналог первой формы модели Бивертона-Холта). При $\beta > 1$ компенсация настолько велика, что темп сокращения пополнения опережает рост запаса (аналог модели Рикера). В результате численных экспериментов с моделью (4.16) Шепард получил, что наиболее реальный диапазон значений β лежит в пределах от 0,5 до 2,0, причем для пелагических видов β несколько меньше 1,0, примерно равна 1,0 для камбал и превышает 1,0 только для тех рыб, в популяциях которых наблюдается высокий уровень каннибализма.

Шепард, по существу, предложил универсальный подход к построению зависимостей запас - пополнение, который в принципе допускает ис-

пользование вместо выражения (4.15) и других функциональных форм, учитывающих влияние плотности запаса на формирование пополнения.

Полик (Paulik, 1973)^{/70/} предложил способ повышения гибкости классических моделей "запас-пополнение" путем включения в них дополнительного параметра δ , идентичного параметру ν в модели Күшинга. Параметризация моделей в этом случае осуществляется не с помощью обычного метода линейной регрессии R/P на P , а путем использования асимптотической экспоненциальной регрессии R/P на P^δ . Модель Рикера в модификации Полика имеет вид:

$$R = \alpha \exp(-\beta P^\delta), \quad (4.17)$$

α и β - коэффициенты.

Полученная тем же методом модификация первой формы модели Бивертона-Холта позволяет численно охарактеризовать производственную способность запаса через скорость приближения кривой пополнения к асимптоте $R = R_{\max}$:

$$R = R_{\max} \cdot f(P, \gamma),$$

где $\gamma = \alpha/\beta$ - скорость возрастания монотонной функции

$$f(P, \gamma) = (1 + \frac{1}{\gamma P}). \quad (4.18)$$

Еще один подход к построению рассматриваемого класса моделей связан с гипотезой о связи компенсационной смертности с темпом роста личинок в критический период. Впервые этот подход был реализован в модели Чепмена (Chapman, 1973)^{/33/}, в которой учтено влияние весового роста особей на формирование численности пополнения в условиях ограниченной кормовой базы. Если допустить, что темп роста является монотонно убывающей функцией текущей численности, а темп смертности постоянен на протяжении рассматриваемого периода, то динамику численности и биомассы поколения можно описать системой двух дифференциальных уравнений:

$$\frac{dN(t)}{dt} = -\mu N(t) \quad (4.19)$$

$$\frac{dW(t)}{dt} = G(N), \quad (4.20)$$

где N - текущая численность поколения;
 μ - мгновенный коэффициент естественной смертности;
 G - функция роста.

Процесс, описываемый моделью Чепмена, рассматривается в пределах от $t = 0$ до возраста пополнения t_R , которое определяется моментом времени, когда средняя индивидуальная масса особей данной генерации достигает определенной величины W_R . При $(G)(N) \sim 1/N$ коэффициент μ будет линейно возрастающей функцией численности на всем интервале $0 \leq t < t_R$. Другими словами, в этом случае модель формально сводится к гиперболической модели Бивертона-Холта. Чепмен наметил возможный путь совершенствования модели за счет детализации уравнения (4.20):

$$\frac{dW}{dt} = G'(F/N), \quad (4.21)$$

где G - функция роста, учитывающая степень обеспеченности личинок пищей (F - величина кормовой базы).

Идея Кушинга получила развитие в ряде работ. Так, Шепард и Күшинг (Shepard, Cushing, 1980), в целом следуя схеме рассуждений Чепмена, сконцентрировали внимание на более детальном описании процесса развития личинок, выделив в нем так называемый критический период, когда хищничество является одной из основных причин личиночной смертности [96]. Чем лучше личинки обеспечены пищей (т.е. чем ниже их численность в условиях ограниченной кормовой базы), тем интенсивнее их рост и тем скорее они достигают неизвестных для хищников размеров. Таким образом, зависящий от плотности рост при наличии хищничества вызывает зависимую от плотности смертность. Структура модели Шепарда и Күшинга полностью идентична модели Чепмена, однако уравнение темпа роста носит более развернутый характер:

$$\frac{dW}{dt} = \frac{G_{\max}}{1 + N/K'}, \quad (4.22)$$

где G_{\max} - рост личинок при изобилии корма;
 K' - коэффициент, в определенном смысле аналогичный емкости

среды и равный численности (плотности) личинок, при которой пищевая конкуренция приводит к снижению темпа роста до $G_{\max}/2$.

Предложенное уравнение роста учитывает два лимитирующих фактора: физиологическое ограничение темпа роста до величины G_{\max} и ограничение, связанное с обеспеченностью личинок пищей (количество кормовых единиц на одну личинку).

Совместное решение уравнений (4.19) и (4.22) при граничных условиях $t = t_0$ и $t = t_1$ (границы критического периода, у камбал, например, совпадающие соответственно с моментами выклева и метаморфоза) дает:

$$R = N(t_1) = \frac{AN(t_0)}{1 + (1-A)N(t_0)/K'}, \quad (4.23)$$

здесь A - доля личинок, доживших до конца критического периода в условиях изобилия пищи:

$$A = \exp(-\mu T_0), \quad (4.24)$$

где T_0 - время критического периода при благоприятных для личинок условиях роста.

Модель (4.23) имеет ту же функциональную форму, что модель Бивертона-Холта: гипербола с горизонтальной асимптотой, однако биологический смысл параметров этих моделей существенно различен.

Из модели, в частности, следует, что если $N_0 \gg K'$, численность пополнения зависит как от величины кормовой базы (через K'), так и от интенсивности хищничества:

$$R = \frac{AK'}{1 - A}. \quad (4.25)$$

Если $N_0 \ll K'$, величина пополнения определяется только хищничеством и начальной численностью генерации:

$$R = AN_0. \quad (4.26)$$

Позднее Күшинг (Cushing, 1984) дал числовой пример построения с помощью этой модели кривой воспроизведения для случая высокой

вариабельности данных по величине пополнения при разных уровнях запаса [38].

Дальнейшее совершенствование модели Чепмена было предпринято Е.А.Криксуновым и Н.А. Снетковым (1986) [15], которые внесли в нее два важных уточнения. Показав, что уравнение Бивертона-Холта в форме (4.7) лучше отражает реальный характер убывания численности генерации на ранних стадиях, чем использованное Чепменом уравнение экспоненциальной убыли, они произвели в исходной модели (4.19, 4.20) соответствующую замену; кроме того, при выводе зависимости запас - пополнение авторы приняли во внимание явление неравномерности роста (а следовательно, и полового созревания) у особей одной генерации.

Модель Чепмена в модификации Криксунова и Снеткова имеет вид:

$$\frac{dN}{dt} = -(\alpha N + \beta) N, \quad (4.27)$$

$$\frac{dw}{dt} = \frac{\delta}{N}. \quad (4.28)$$

Путем интегрирования уравнений (4.27) и (4.28) по интервалу формирования пополнения ($0 \leq t \leq T$) получим:

$$N_T = \beta / [\alpha + \frac{\beta}{N_0}] e^{\beta T} - \alpha, \quad (4.29)$$

$$w_T = \frac{\gamma}{\beta^2} \left(\alpha + \frac{\beta}{N_0} \right) (e^{\beta T} - 1) - \frac{\gamma \alpha}{\beta} T + w_0. \quad (4.30)$$

Если под пополнением понимать совокупность половозрелых особей возраста T , то с учетом гипотезы о неравномерности созревания численность пополнения можно выразить равенством:

$$R = N_T F \sqrt{\frac{1}{\sigma^2} (w_T - w_{mT})}, \quad (4.31)$$

где F - функция распределения стандартизированного нормального закона;

σ - дисперсия индивидуальных масс особей (предполагается независимой от N_0);

w_{mT} - масса, при достижении которой особь возраста t считается половозрелой.

График полученной зависимости (рис. 14) имеет характерную форму, сочетающую в себе некоторые особенности кривых пополнения Рикера (наличие максимума) и Бивертона-Холта (ненулевая горизонтальная асимптота).

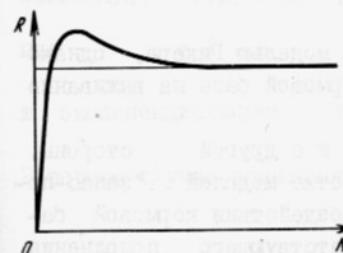


Рис. 14. Модель Криксунова-Снеткова

Среди факторов, оказывающих прямое или косвенное влияние на формирование пополнения, кормовая база занимает особое место. Естественно, что названный фактор так или иначе учитывается в большинстве моделей "запас - пополнение", однако, как правило, в явной форме (среди уже рассмотренных моделей исключение составляет только так и нереализованная попытка Чепмена - уравнение 4.21). В этой связи определенный интерес представляет работа В.В.Максименкова (1986) [17], который представил смертность личинок (Z) при переходе на экзогенное питание в виде функции двух независимых параметров: начальной численности генерации (N_0) и численности кормовых организмов (N_f), причем

$$\frac{dz}{d(N_0/N_f)} = k N_f / N_0, \quad (4.32)$$

где k - безразмерный коэффициент.

Решением уравнения (4.32) будет:

$$Z = -b N_0 / N_f, \quad b = \text{const}, \quad (4.33)$$

откуда следует, что смертность обратно пропорциональна обеспеченности личинок пищей, N_f / N_0 .

Если уменьшение численности со временем отмечает экспоненциально-му закону:

$$N(t) = a N_0 \exp(-bt), \quad (4.34)$$

то при возрасте пополнения $t_R = I$ и с учетом выражения (4.33) имеем:

$$R = aN_0 \exp(-bN_0/N_f). \quad (4.35)$$

Зависимость (4.35) по форме совпадает с моделью Рикера, однако при этом в явном виде учитывает влияние кормовой базы на выживание личинок.

К решению данной проблемы можно подойти и с другой стороны. Т.И. Булгакова (1978), например, при разработке моделей "запас-пополнение" приняла гипотезу о лимитирующем воздействии кормовой базы родительского стада на численность соответствующего пополнения [97]. Эта гипотеза в подходе Булгаковой реализуется с помощью довольно сложной системы допущений, касающихся структуры энергетических затрат половозрелых самок, особенностей их питания в условиях различной плотности корма и зависимости выживания половозрелых особей от количества накопленных в желточном мешке личинок питательных веществ. Графическая интерпретация полученных в результате моделей представляет семейство куполообразных кривых воспроизведения рикеровского типа.

Теоретической базой подавляющего большинства моделей "запас-пополнение" являются формализованные представления о динамике численности отдельной генерации со стадии икры или выклева личинок до момента достижения ею возраста пополнения. На практике, однако, эти модели чаще используются для установления количественных зависимостей между пополнением и величиной родительского запаса. Такая замена допустима, если продуктивность по икре (E) не зависит от плотности запаса, т.е. между биомассой запаса и количеством отложенной икры существует прямая пропорциональная зависимость:

$$P = kB, \quad k = \text{const}. \quad (4.36)$$

Наблюдения, однако, свидетельствуют о том, что популяционная плодовитость является более сложной функцией плотности запаса в обычных для реальных популяций условиях внутривидовой пищевой конкуренции. Поэтому в общем случае связь между нерестовым за-

пасом и численностью продуцированной им икры правильнее выражать некоторой нелинейной функцией $f(B)$:

$$P = f(B)B. \quad (4.37)$$

Ротшильд и Фогарти (Rotschild, Fogarty, 1987)/85/ рассмотрели две наиболее правдоподобные, по их мнению, формы функции $f(B)$:

$$\text{степенную: } f(B) = aB^{-b}, \quad \text{или} \quad f(B) = aB^{c-1}, \quad (4.38)$$

$$\text{где } c = I + b$$

$$\text{и экспоненциальную: } f(B) = a \exp(-bB). \quad (4.39)$$

В первом случае зависимость (4.37) приобретает вид:

$$P = aB^c, \quad (4.40)$$

$$\text{во втором - } P = [a \exp(-bB)]B. \quad (4.41)$$

Записав уравнения моделей Рикера и Бивертона-Холта соответственно в виде:

$$R = P \exp[-(\mu_1 + \mu_2)T]P, \quad (4.42)$$

$$R = P / (\mu_2 / \mu_1) (\exp \mu_1 T - 1) + (\exp \mu_1 T / P)^{-1}, \quad (4.43)$$

где μ_1 и μ_2 - депенсационная и компенсационная смертности; T - интервал времени между нерестом и пополнением, и подставив в каждое из них вместо P последовательно выражения (4.40) и (4.41), получим семейство зависимостей запас-пополнение, аналогичных исходным традиционным моделям, в которых, однако, учет плотностной зависимости осуществляется не только через коэффициент смертности μ_2 , но и распространяется на результаты нереста:

- аналоги модели Рикера

$$R = aB^c \exp(-bB^c), \quad (4.44)$$

$$R = aB \exp(-bB - cB); \quad (4.45)$$

- аналоги модели Бивертона-Холта

$$R = \left(a + \frac{b}{B^c} \right)^{-1}, \quad (4.46)$$

$$R = \frac{a \exp(-bB)}{B} + c. \quad (4.47)$$

Важным практическим приложением моделей "запас- пополнение" является построение на их основе кривых устойчивого улова, которые в ряде случаев обладают определенными достоинствами по сравнению с кривыми, полученными с помощью других классов моделей. Для одновозрастных запасов построение таких кривых осуществляется через оценки соответствующих величин замещающего уровня запаса P_r (Ricker, 1958) [83]:

$$Y = R - P_r.$$

Для многовозрастного запаса процедура несколько изменяется (Булгакова, 1969):

$$Y = R - \varphi_M P,$$

где φ_M - естественная убыль запаса.

Более строгие процедуры построения кривых устойчивого улова разработаны Шепардом (Shepherd, 1982 и др.) и Галландом (Gulland, 1985)/95, 56/.

Завершая рассмотрение моделей "запас- пополнение", необходимо отметить, что они имеют близкое сходство с производственными моделями в том смысле, что те и другие позволяют выразить продуктивность эксплуатируемой популяции (в одном случае - в терминах прибавочной продукции, в другом - в терминах пополнения) как функцию плотности (величины) однородного по структуре запаса.

5. Комбинированные модели

Допущения, заложенные в основу различных классов моделей, не содержат принципиальных противоречий, что позволяет объединить их в различных комбинациях с целью достижения наибольшего эффекта в каждом конкретном случае. Получаемые в результате такого синтеза модели, как правило, сочетают в себе основные достоинства исходных моделей, приобретая тем самым новые, важные для практического применения качества.

Сопоставляя два основных класса моделей эксплуатируемых запасов, Йенсен (Jensen, 1973) пришел к заключению, что все теоретичес-

кие допустимые методы оценки уравновешенного улова (Y) сводятся к следующим [57]:

$$1) \quad Y = F \cdot B. \quad (5.1)$$

Метод не требует функционального представления F и B .

$$2) \quad Y = f(B) \cdot B. \quad (5.2)$$

Интенсивность промысла $F = f(B)$ выражается функцией биомассы запаса (или времени, так как, в свою очередь, биомасса функционально зависит от времени); это - производственный подход.

$$3) \quad Y = F \int_0^n w(t)N(t)dt. \quad (5.3)$$

Индивидуальная масса особи (w) и численность особей (N) выражаются непрерывными функциями возраста особей t , $t = 0, n$; это - аналитический подход.

$$4) \quad Y = f(B) \int_0^n w(t)N(t)dt. \quad (5.4)$$

Все параметры являются функциями либо биомассы запаса, либо возраста особей.

Последний подход правомерно назвать комбинированным, поскольку он объединяет в себе основополагающие концепции обоих классов моделей. Строго говоря, этот подход распространяется практически на все классы моделей теории рыболовства.

Так, Бивертон и Холт (Beverton, Holt, 1957) [7] осуществили комбинацию аналитических моделей с моделями "запас- пополнение":

$$Y = \frac{FW_\infty e^{-\alpha(t_R - t_p)}}{(1 - \frac{\beta}{\gamma})}, \quad (5.5)$$

$$\sum_{n=0}^3 \frac{\Omega_n e^{-nK(t_R - t_o)}}{F + M + nK} (1 - e^{-(F + M + nK)\lambda}),$$

где γ - годовое количество отложенной икры, приходящееся на одну особь пополнения, так что $E = \gamma R$;

α, β - коэффициенты первой формы модели "запас- пополнение" (4.5).

Уолтерс (Walters, 1969) расширил возможности комбинированного подхода, построив модель, позволяющую сочетать в рамках общей концепции аналитических моделей различные зависимости запас-пополнение и две формы закона роста: уравнение Берталанфи и эмпирическую "сегментную" функцию роста [105]. Учет изменения параметров модели по возрастным группам и годам промысла дает возможность анализировать реальную динамику запаса. Основу модели Уолтерса составляет уравнение возможного улова из произвольной возрастной группы i в год j , которое выводится путем интегрирования по соответствующему временному интервалу уравнения улова Баранова. При использовании зависимости Берталанфи это уравнение имеет вид:

$$y_{ij} = \int_0^1 F_{ij} R_{ij} w_\infty e^{-(F_{ij} + M_i)t} (1 - e^{-K(t+i-1)})^3 dt,$$

где w_∞ , K - константы уравнения роста Берталанфи;

R_{ij} - численность пополнения, оценка которого осуществляется согласно выбранной модели "запас-пополнение".

Сходный подход (комбинация аналитической модели и модели "запас-пополнение"), но реализованный не на цифровом, а на аналоговом компьютере, осуществил Силлиман (Silliman, 1969) [93]. Модель записывается с помощью уравнения:

$$y_t = R_W e^{G \{ 1 - \exp[-g(t - t_R)] \}} - (F + M)(t - t_R),$$

где y_t - масса поколения в возрасте t лет;

R_W - масса рекрутов;

G, g - константы уравнения роста Гомперца;

t_R - возраст пополнения.

Как уже было показано в предыдущей главе, Шепард (Shepherd, 1982) построил синтетическую модель на основе производственной модели и модели "запас-пополнение" [95].

Нетрудно видеть, что приведенные примеры относятся к случаю парного синтеза моделей (аналитическая - "запас-пополнение", аналитическая - производственная). Преодолеть это структурное ограничение помогают разработанные в последние годы более универсальные варианты комбинированного подхода, которые обеспечивают использование в качестве компонентов практически всех известных классов моделей, включая модели "запас-пополнение", аналитические и производственные.

Проверка производственных моделей на соответствие наблюдаемым проявлениям динамики запаса существенно затрудняется тем обстоятельством, что основа этого класса моделей, производственная функция популяции, представляет собой интегральную функцию процессов, вызывающих количественные изменения в запасе. В этом смысле аналитические модели более биологичны, поскольку допускают независимую дифференцированную интерпретацию параметров модели, характеризующих отдельные процессы. С другой стороны, важным преимуществом производственных моделей является возможность их параметризации с помощью, как правило, доступной информации по уловам и усилиям.

Деризо (Deriso, 1980) первым предпринял попытку совместить достоинства обоих классов моделей, разработав способ построения производственной модели с помощью хорошо известных соотношений и допущений традиционных аналитических моделей популяций со сложной возрастной структурой [41]. Предложенный Деризо способ реализуется следующим образом. Допустим, что особи вступают в промысел одновременно по достижении ими возраста k лет. Тогда биомассу облавливаемой части популяции в начале года t можно выразить уравнением:

$$B_t = \sum_{i=k}^{\infty} w_{i,t} N_{i,t}. \quad (5.6)$$

Здесь $N_{i,t}$ - численность особей возраста i в начале года t ;
 $w_{i,t}$ - средняя масса особи i -го возраста ($i \geq k$)
 в год t , определяемая согласно уравнению
 Броуди в модификации Деризо:

$$w_{i,t} = w_{k,t-(i-k)} \left(\frac{1 + (i - k)}{1 - \rho} \right), \quad (5.7)$$

где ρ - безразмерный коэффициент Броуди для весового роста ($0 \leq \rho \leq 1$).

Считая далее, что особи промысловых возрастов подвержены одинаковой общей смертности, определяемой годовым коэффициентом выживания l_t (доля $\sum_{i=k}^{\infty} N_{i,t}$ особей, доживших до конца года t), а также что пополнение промыслового запаса происходит мгновенно, получим выражение для B_{t+1} в форме разностного уравнения вида

$$B_{t+1} = (1 - \rho) l_t B_t - \rho l_t l_{t-1} B_{t-1} + R_{t+1}, \quad (5.8)$$

где $R_{t+1} = w_{k,t+1} N_{k,t+1}$ – пополнение в год ($t+I$), являющееся функцией биомассы нерестового запаса в год ($t+I-k$):

$$R_{t+1} = f (B_{t+1-k} - C_{t+1-k}), \quad (5.9)$$

причем, если улов (C) – результат круглогодичного промысла, то нерест предполагается только в конце года.

Разделив общий коэффициент выживания (l_t) в уравнении (5.8) на компоненты, зависящие от уровней естественной и промысловой смертности, путем разложения параметра l_t в ряд Тейлора Деризо получил:

$$B_{t+1} = (1 + \rho) l S_t - \rho l^2 \frac{S_t}{B_t} S_{t-1} + f (S_{t+1-k}), \quad (5.10)$$

где l – годовой коэффициент выживания, определяемый естественной смертностью;

$$S_t = B_t - C_t \text{ – биомassa нерестового запаса в год } t.$$

Использованное для вывода уравнений (5.8) и (5.9) допущение о мгновенном пополнении, хотя и широко применяется в аналитических моделях, не обеспечивает удовлетворительной адекватности модели в большинстве практических ситуаций. Деризо удалось реализовать более реалистическую версию с помощью допущения о растянутом во времени порционном пополнении. При этом он исходил из наблюдаемой на практике неравномерности роста и связанных с ростом темпов полового созревания особей одного и того же поколения. Различия в индивидуальных темпах роста приводят к тому, что тугорослая особь становится объектом промысла в возрасте не k лет, когда в промысел вступает первая группа рыб данного поколения, а, скажем, в $(k+i)$ лет. Следовательно, масса такой особи возраста $(k+i+j)$, вступившей в промысел в t -ом году, выражается уравнением:

$$w_{k+i+j, t} = w_{k+i, t-j} \left(\frac{1 - \rho^{j+1}}{1 - \rho} \right). \quad (5.11)$$

Для построения соответствующей модели запаса Деризо выделил в нем две субпопуляции: необлавляемую субпопуляцию неполовозрелых особей (P) и облавливаемую субпопуляцию половозрелых особей (B). При этом предполагается, что промысловая часть запаса (B) в начале каждого года t пополняется не только за счет впервые вступающего в промысел поколения, но и за счет P_t , благодаря рекрутам из числа тугорослых представителей более старших возрастов. Пополнение второго типа принимается дискретно-постоянным с ежегодной величиной $(1 - m)$ P_t .

С учетом сделанных допущений Деризо пришел к уравнениям:

$$P_{t+1} = (1 + \rho) l \cdot m \cdot P_t - \rho (1 - m)^2 P_{t-1} + f (S_{t+1-k}), \quad (5.12)$$

$$B_{t+1} = (1 + \rho) l S_t - \rho l^2 \frac{S_t}{B_t} S_{t-1} + (1 - m) P_{t+1}. \quad (5.13)$$

Сведя полученную систему к одному уравнению (путем подстановки второго уравнения в первое) и использовав замену $B_t = u_t/q$, Деризо окончательно получил:

$$\begin{aligned} u_{t+1} = & (1 + \rho) l (1 - q E_t + m) u_t - l^2 [\rho (1 - q E_t) (1 - q E_{t-1}) + \\ & + (1 + \rho)^2 (1 - q E_{t-1}) \cdot m + \rho m^2] u_{t-1} + \\ & + (1 + \rho) \rho l^3 m (1 - q E_{t-2}) (1 - q E_{t-1} + m) u_{t-2} - \\ & - (\rho l^2)^2 m^2 (1 - q E_{t-2}) (1 - q E_{t-3}) u_{t-3} + q (1 - m) \cdot R_{t+1-k}, \quad t+1, \end{aligned} \quad (5.14)$$

где E_t – промысловое усилие в год, t ;

$R_{t+1-k, t+1}$ – пополнение ($t+I-k$) года рождения, вступающее в промысел в ($t+I$) году; определяется с помощью предложенной Деризо трехпараметрической зависимости:

$$R = \frac{\alpha s}{(\beta s + 1) \gamma}, \quad \alpha, \beta, \gamma \geq 0. \quad (5.15)$$

Таким образом, модель Деризо представляет собой аналог динамической продукционной модели с семью параметрами: $\rho, l, q, m, \alpha, \beta, \gamma$.

(восьмой параметр, k , считается известным), большинство из которых имеют вполне конкретный биологический смысл, однако определяются исключительно по данным промысловой статистики. Очевидно, что ввиду большого количества определяемых параметров массив исходных данных должен быть достаточно объемным.

Предложенный Деризо подход развел Шнюте (Schnute, 1985), доведя его до уровня обобщенной теории /91/. Основная задача, которуюставил перед собой Шнюте, - разработать универсальный метод построения моделей одного класса в широком диапазоне исходных допущений, что позволило бы осуществлять объективный и обоснованный выбор наилучшей для конкретного объекта модели, принадлежащей к этому классу.

Если допустить, что каждое поколение вступает в промысел по достижении им возраста k лет и с этого момента промысловая ($F = qE$) и естественная (M) смертности становятся независимыми от возраста, то динамику промыслового запаса в общем виде можно описать с помощью известных соотношений аналитических моделей, характеризующих основные количественные процессы, протекающие в запасе:

1) пополнение

$$R_t = f_1(S_{t-k}), \quad (5.16)$$

2) индивидуальный весовой рост особей

$$W_{a+1, t+1} = f_2(W_{a-1, t-1}), \quad i = 0, 1, \dots \quad (5.17)$$

3) убыль численности поколения

$$N_{a+1, t+1} = \varphi_t N_{a, t}, \quad (5.18)$$

где $\varphi_t = \varphi_t^{(M)} + \varphi_t^{(F)}$ - коэффициент общей убыли в год t ;

$\varphi_t^{(M)} = f_3(M)$ - коэффициент естественной убыли в год t ;

$\varphi_t^{(F)} = f_4(F)$ - коэффициент промысловой убыли в год t .

Здесь f_1, f_2, f_3, f_4 - некоторые функции, которые отражают особенности рассматриваемого промыслового объекта.

Шнюте показал, что, варьируя набор этих функций, для одного и того же объекта можно построить множество однотипных моделей. Этим и достигается большая гибкость подхода.

Так, для описания связи запас-пополнение помимо функции Деризо (Deriso, 1980), классических моделей Биверттона - Холта (Beverton-Holt, Holt, 1957) и Рикера (Ricker, 1958) /41, 7, 83/ Шнюте предложил использовать и более сложную зависимость:

$$R = \alpha S(1 - \beta S)^{1/\gamma}, \quad \alpha, \beta \geq 0, \quad (5.19)$$

включающую ранее перечисленные в качестве частных случаев.

Для описания роста Шнюте считал удобным основываться на модели Форда (Ford, 1933) /46/, предварительно приведя ее к виду:

$$W_{a-t} = v + (V - v) \frac{1 - r^{1+a-k}}{1 - r}, \quad (5.20)$$

где r - коэффициент роста Форда;

v - масса особи накануне вступления в промысел;

V - масса особи в год вступления в промысел.

Из модифицированной модели Форда выводятся и другие формы уравнений роста, в частности модели Броуди (Brody, 1979) и Деризо (Deriso, 1980) /21, 41/.

В зависимости от исходных условий Шнюте предложил различные варианты представления функций выживания:

а) промысел начинается сразу после вступления в промысловый запас пополнения:

$$\varphi_t^{(M)} = \exp(-M_t), \quad (5.21)$$

$$\varphi_t^{(F)} = \exp(-q_t E_t), \quad (5.22)$$

б) промысел начинается в конце года непосредственно перед пополнением промыслового запаса:

$$\varphi_t^{(M)} = \left\{ 1 + \exp(q_t E_t) / \exp(M_t) - 1 \right\}^{-1}, \quad (5.23)$$

$$\varphi_t^{(F)} = 1 - \exp(-M_t) / 1 - \exp(-q_t E_t), \quad (5.24)$$

в) промыловая и естественная смертность действуют одновременно в течение всего года: $M_t + q_t E_t$

$$\varphi_t^{(M)} = \frac{M_t + q_t E_t}{M_t \exp(M_t + q_t E_t) + q_t E_t}, \quad (5.25)$$

$$\varphi_t^{(P)} = \frac{M_t + q_t E_t \exp(-M_t - q_t E_t)}{M_t + q_t E_t}, \quad (5.26)$$

г) и является индексом численности промыслового запаса:

$$\varphi_t^{(M)} = \exp(-M_t), \quad (5.27)$$

$$\varphi_t^{(P)} = 1 - q_t E_t. \quad (5.28)$$

Осуществив выбор функций для описания рассмотренных выше компонентов динамики запаса, можно приступить, следуя технике Деризо-Шноте, к выводу синтетической модели. Для этого достаточно записать разностное уравнение сохранения прироста биомассы, а затем перейти от биомассы к уловам с помощью зависимости:

$$B_t = C_t / (1 - \varphi_t), \quad (5.29)$$

где $C_t = \sum_{a=1}^{\infty} C_{a,t}$ $B_t = \sum_{a=1}^{\infty} w_{a,t} N_{a,t}.$

Так, для модифицированного уравнения Форда разностное уравнение сохранения прироста биомассы запаса записывается следующим образом:

$$\begin{aligned} B_{t+1} - \varphi_t B_t - w_{k,t+1} R_{t+1} = \\ = r \varphi_t (B_t - \varphi_{t-1} B_{t-1} - v_{t-k} w_{k,t} R_t / v_{t-k}), \end{aligned} \quad (5.30)$$

откуда после необходимых подстановок и алгебраических преобразований получаем уравнение улова в общем виде:

$$\begin{aligned} C_{t+1} = (1 - \varphi_{t+1}) \left\{ (1 + r) \varphi_t C_t / (1 - \varphi_t) - \right. \\ \left. - r \varphi_t \varphi_{t-1} \cdot C_{t-1} / (1 - \varphi_{t-1}) + v_{t+1-k} R_{t+1} / \varphi_{t+1-k} C_{t+1-k} / \right. \\ \left. / (1 - \varphi_{t+1-k}) \right\} - r \varphi_t \varphi_{t-k} R_t \left[\varphi_{t-k} C_{t-k} / (1 - \varphi_{t-k}) \right]. \end{aligned} \quad (5.31)$$

Детализируя полученное уравнение для конкретных функций роста, выживания и пополнения, придем к искомой синтетической модели, ко-

торую, с определенными оговорками, допустимо рассматривать как аналог промысловой статистики.

В зависимости от принятых допущений в отношении процессов, определяющих динамику запаса, подход Деризо-Шноте позволяет построить для одного объекта целое семейство моделей разной степени сложности: от модели с семью параметрами ($M, q, r, \alpha V, \alpha v, \beta, \gamma$)

$$\begin{aligned} C_{t+1} = \sqrt{1 - \exp(-qE_{t+1})} / \{ (1 + r) \exp(-M) \cdot (\exp qE_t - 1)^{-1} C_t - \\ - r \exp(-2M - qE_t) (\exp qE_{t-1} - 1)^{-1} C_{t-1} + \\ + \alpha v (\exp qE_{t+1-k} - 1)^{-1} C_{t+1-k} \cdot \\ \cdot \sqrt{1 - \beta} (\exp qE_{t+1-k} - 1)^{-1} C_{t+1-k} \}^{1/\gamma} - r \alpha v \exp(-M - qE_t). \\ \cdot (\exp qE_{t-k} - 1) C_{t-k} \sqrt{1 - \beta} (\exp qE_{t-k} - 1)^{-1} C_{t-k} \}^{1/\gamma} \end{aligned} \quad (5.32)$$

до простой модели всего с двумя параметрами ($\mathcal{T}, (1 - \varphi)/RV$)

$$C_{t+1} = \mathcal{T} C_t + (1 - \varphi) RV. \quad (5.33)$$

Альтернативный подход к синтезу моделей заключается в том, что он реализуется не в виде самостоятельной модели, а в форме алгоритма расчетной процедуры, в рамках которой используемые модели играют роль отдельных блоков. Такой подход разработан для оценки ОДУ и получил название гибкого динамического подхода (ГДП) (Babayan, 1984; Babayev, 1986; Babayan, Kisner, 1987) [23, 4, 28].

Наиболее распространенная цель регулирования промысла – обеспечение продолжительной эксплуатации запаса с таким расчетом, чтобы ежегодно получать максимально допустимый с точки зрения промышленных возможностей запаса улов. Этот улов, или ОДУ, в регулируемом промысле устанавливается как с учетом долговременной стратегии эксплуатации данного запаса, так и его текущего состояния. При такой постановке задачи оценивания ОДУ последняя, в свою очередь, распадается на три отдельные задачи: оценка оптимального, согласно выбранному критерию, состояния запаса; оценка состояния запаса с заданной заблаговременностью и установление функциональной связи между ОДУ и показателями состояния запаса.

Поскольку в качестве оптимального состояния рассматривается долгопериодный, а следовательно, - статический оптимум, его положение может быть охарактеризовано не оптимальной величиной запаса (y_R) или продуцируемого им прироста биомассы (y_{R+}), а соответствующим значением интенсивности промысла (f_R), так как для равновесного случая справедлива однозначная зависимость $y = y(f)$.

Состояние запаса на год прогноза правильнее охарактеризовать величиной улова на усилие, которая является динамической характеристикой запаса, отражая его текущую численность (биомассу).

Такой выбор показателей состояния запаса позволяет задать связь между ними и ОДУ в наиболее простой и наглядной форме:

$$ODU_{n+k} = \hat{u}_{n+k} \cdot f_R, \quad (5.34)$$

где k - заблаговременность прогноза.

Графическая интерпретация выражения (5.34) показана на рис. 15.

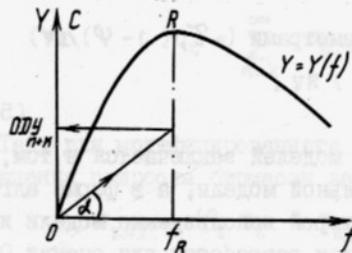


Рис. 15. Графическая интерпретация процедуры оценки ОДУ при неуравновешенных условиях, $t_{\text{од}} = \hat{u}_{n+k}$

Нетрудно видеть, что в соответствии с этой формулой $ODU_{n+k} = y_R$ только при условии, что $\hat{u}_{n+k} = u_R = qB_R$. На практике в силу различных причин это встречается крайне редко, и в подавляющем большинстве случаев $\hat{u}_{n+k} \neq u_R$. Очевидно, что если $\hat{u}_{n+k} < u_R$, $ODU_{n+k} < y_R$; аналогично, если $\hat{u}_{n+k} > u_R$, $ODU_{n+k} > y_R$. Таким образом, регулирование промысла с помощью оцененных по этой схеме ОДУ позволяет последовательно приближать биомассу облавливаемого запаса, а значит, и его продуктивность к заранее установленному оптимальному уровню.

Величина f_R определяется с учетом принятого критерия регулирования (R) по кривой устойчивого улова $y(f)$, которая строится с помощью любой из рассмотренных ранее моделей.

Для оценки u_{n+k} в рамках данного подхода можно использовать любые прогностические методы, в частности, основанные на спиральных в разделе 3 динамических моделях. В этом случае вся расчетная процедура основывается на одной модели (Babayan, Kisner, Vasiliev, 1987)/29/. Хорошие результаты дает применение статистических методов экстраполяции динамических рядов, которые обеспечивают качественный прогноз улова на усилие на требуемую перспективу ($k = 2$ и более лет) (Babayan, et al., 1986, 1987)/26, 27/.

Независимость параметров f_R и u_{n+k} позволяет производить их оценки раздельно и использовать для этой цели все приемлемые методы, обеспечивающие достижение наилучшего конечного результата. Таким образом, в рамках общей схемы данный подход допускает любые обоснованные варианты структуры расчетной процедуры.

Практические вопросы применения гибкого динамического подхода, включая рекомендации по выбору моделей, рассмотрены в работе (Бабаян, 1985)/3/.

Ш. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Математические методы теории рыболовства в настоящем обзоре представлены моделями изолированных промысловых популяций, составляющими основу современной методологии оценки запасов и долгосрочного прогнозирования уловов. Формально эти модели ограничиваются установлением функциональной связи продуктивности запаса с рядом его биологических показателей, а также с некоторыми характеристиками промысла. В неявном виде, однако, они учитывают и взаимодействия более высокого, экосистемного порядка. В частности, выбор зависимости между запасом и пополнением, формы функции популяционного роста, естественной смертности определяются результатами, по крайней мере, качественного анализа взаимодействий объекта исследования со средой. В некоторых случаях оценка состояния и промыслового потенциала запаса требует более строгого учета в моделях влияния на динамику популяций (в первую очередь, на этапе формирования пополнения промыслового запаса) отдельных важных межвидовых взаимоотношений (каннибализма, хищничества, пищевой конкуренции) и ряда абиотических факторов (температуры, солености и т.п.). Наиболее простой путь решения таких задач состоит в частичной модификации традиционных

моделей изолированных популяций путем введения дополнительных параметров в функции роста и естественной смертности или создания на их основе моделей многовидовых промысловых сообществ. В этом направлении уже получены обнадеживающие результаты, позволяющие надеяться на скорое внедрение таких модификаций в практику оценки запасов и регулирования рыболовства. Практическая реализация другого направления, создание моделей сложных морских экосистем, представляется делом отдаленного будущего, поскольку здесь отчетливо проявляется сильный разрыв между довольно хорошо разработанной теорией экосистемного моделирования и недостаточно высоким уровнем фактических знаний об объекте, что затрудняет проверку правомерности заложенных в основу этих моделей гипотез.

Ключевые слова: математическое моделирование, рациональное рыболовство, критерий регулирования, изолированная популяция, промысловый запас, уравновешенный улов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андреев А. А. Математический анализ кривых воспроизводства рыб//Бiol. основы рыбного хозяйства и регулирование морского рыболовства: Тр./ВНИРО. - 1969. - Т. 67, вып. I. - С. 32-48.
2. Бабаян В. К. Методические рекомендации к оценке параметров рационального промыслового режима//ВНИРО. - М., 1982 - 46с.
3. Бабаян В. К. Методические рекомендации по применению современных методов оценки общего допустимого улова (ОДУ)//ВНИРО. - М., 1985. - 57 с.
4. Бабаян В. К. О комплексном подходе к оценке общего допустимого улова//Динамика численности промысловых рыб. - М.: Наука, 1986. - С. 55-69.
5. Баранов Ф. И. К вопросу о биологических основаниях рыбного хозяйства//Изв. отдела рыбоводства и науч.-промышл. исслед. - 1918. - Т. I, вып. I. - С. 84-128. - То же: Цит//Избр. тр.: В 3-х т. - М., 1971. - Т.3. - С. 12-56.
6. Баранов Ф. И. К вопросу о динамике рыбного промысла//Бюлл. рыбн. хоз.-ва. - 1925. - № 8. - С. 26-38. - То же: Цит//Избр. тр.: В 3-х т. - М., 1971. - Т. 3. - С. 56-65.
7. Бивертон Р., Холт С. Динамика численности промысловых рыб. Пер. с англ. - М.: Пищ. пром-сть, 1969. - С. 248.
8. Бородин Р. Г. Критерии и методы управления промысловыми запасами морских животных: Метод. рек./ВНИРО. - М., 1984. - 44 с.
9. Булгакова Т. И. Модель популяции типа "запас-пополнение", учитывающая влияние кормовой базы производителей на выживание молоди//Применение мат. способов оценки состояния промысловых объектов Мирового океана: Тр./ВНИРО. - 1978. - Т. I28. - С.16-22.
10. Булгакова Т. И., Ефимов Ю. Н. Метод расчета величины возможного улова с учетом зависимости естественной смертности от возраста//Вопр. ихтиологии. - 1982. - Т. 22, № 2. - С. 200-206.
11. Гасюков П. С., Доровских Р. С., Приц С. Е. Методические рекомендации по применению математических методов для оценки запасов и возможного вылова промысловых объектов//Атлантический океан: Метод. рек./ВНИРО. - Калининград, 1980. - 104 с.
12. Державин А. Н. Севрюга (Acipenser Stellatus). (Биол. очерк)//Изв. Бакинской ихтиол. лаборатории. - 1922. - Т. I. - 393 с.
13. Ефимов Ю. Н. Методические рекомендации по принципам регулирования промысла и методам оценки параметров рыбных популяций//ВНИРО. - М., 1980. - 51 с.
14. Засосов А. В. Динамика численности промысловых рыб. - М.: Пищ. пром-сть, 1976. - 312 с.
15. Криксунов Е. А., Снетков М. А. Расширенная модель формирования пополнения нерестового стада рыб. - М.: Наука, 1985. - С. 46-55.
16. Локшина И. Е. Динамика промысла и оценка вылова. - М.: Пищ. пром-сть, 1978. - 68 с.
17. Максименков В. В. К теории формирования пополнения у рыб//Экология. - 1986. - № I. - С. 65-69.
18. Применение математических методов и моделей для оценки запасов рыб: Метод. рек./В.К. Бабаян, Т.И. Булгакова, Р.Г.Бородин, Ю.Н.Ефимов: ВНИРО. - М., 1984. - 154 с.
19. Рикер В. Е. Биостатистический метод А.Н.Державина//Рыбн. хоз.-во. - 1970. - № 10. - С. 6-9; № II. - С. 5-7.
20. Рикер В. Е. Сопоставление двух кривых воспроизводства//Рыбн. хоз.-во. - 1971. - № 3. - С. 16-21; № 4. - С. 10-13.
21. Рикер У. Е. Методы оценки и интерпретация биологич-

ских показателей популяций рыб. Пер. с англ. - М.: Пром-стъ, 1979. - 408 с.

22. Р и к е р Ю. Е. Количественные показатели и модели роста рыб//Биоэнергетика и рост рыб. Пер. с англ. Под ред. У. Хорса, Д. Рендалла и Д. Бретта. - М.: Легк. и пищ. пром-сть, 1983. - С. 347-398.

23. Babayan V. K. Determining safe TAC level for Cape hakes in divisions 1.3-1.4//ICSEAF, Coll. Sci.Pap.11(I). - 1984. - P.1-4.

24. Babayan V. K., Bulgakova T. Estimation de l'état du stock et de la capture admissible de chinchard du Cap (*Trachurus trachurus capensis* L.) dans les divisions 1 et 1.4. apartir de L'analyse de la composition en tailles des captures//ICSEAF, Coll.Sci.Pap.10(I). - 1983. - P. 37-47.

25. Babayan V. K. e.a. Stock assessment and catch projection for Cape horse mackerel in ICSEAF divisions 1.3.+1.4.+1.5.// ICSEAF, Coll.Sci. Pap. 13(I). - 1986. - P. 55-63.

26. Babayan V. K. e.a. Estimation of CPUE and total allowable catch of Cape hake for 1986//ICSEAF, Coll. Sci. Pap.13(I).- 1986. - P. 65-70.

27. Babayan V. K. e. a. TAC estimate for 1987 for Cape hakes in divisions 1.3. + 1.4. and 1.5.//ICSEAF, Coll. Sci.Pap. 14 (I). - 1987. - P. 51-58.

28. Babayan V. K., Kizner Z. I. Dynamic models for TAC assessment: logic, potentialities, development//ICSEAF, SAC/87/S.P./7. - 46 p.

29. Babayan V. K., Kizner Z. I., Vasil'yev D. A. Application of new version of the dynamic production model to CPUE prediction and TAC assessment (with special reference to Cape hake stocks in divisions 1.3. + 1.4.)/ICSEAF, SAC/87/S.P./44. - 24 p.

30. Bannister R. C. A. Maximum age and yield of North Sea plaice//ICES (Demersal Fish Comm.), C.M. - 1970/F: 16. - P. 1-5.

31. Bertrandaffy von. L. A quantitative theory of organic growth//Hum. Biol. - 1938. - V. 10. - P. 181-213.

32. Butterworth D. S., Andrew P. A. Dynamic catch-effort model for the hake stocks in ICSEAF divisions 1.3. - 2.2.//Coll. Pap. Intern. Comm. SE Atl. Fish. Pap. 11(I). - 1984. - P. 29-58.

33. Chapman D. G. Spawner-recruit models and estimation

of the level of maximum sustainable catch//Rapp.P.- W.Reun. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer. - 1973. - N 164. - P. 325-332.

34. Chevalier R. The Schaefer model and the disequilibrium of the fisheries//ICNAF, Res. Doc. - 76/VI/44. - P. 1-5.

35. Clyden A. D. Simulation of changes in abundance of the cod (*Gadus morhua* L.) and the distribution of fishing in the North Atlantic/U.K.Min//Agric. Fish. Food. Fish. Inv., Ser.2. - 1972. - N 27. - P. 1-58.

36. Collie J. S., Sissenwine M. P. Estimating population size from relative abundance data measured with error//Can.J.Fish.Aquat.Sci. - 1982. - V.40. - P. 1871-1879.

37. Cushing D. H. The dependence of recruitment on parent stock//J. Fish. Res. Board. Canada. - 1973. - V. 30. - P.1965-1975.

38. Cushing D. H. The dependence of recruitment on parent stock derived from the average recruitment//J.Cons. Intern. Explor. Mer. - 1984. - V. 41. - P. 276-279.

39. DeAngelis D. L., Christensen S. W. A general stock-recruitment curve//J.Cons. Intern. Explor. Mer. - 1979. - V. 38 (3). - P. 324-325.

40. Doubleday W. G. A Least squares approach to analysing catch at age data//ICNAF, Res. Bull. - 1976. - N 12. - P. 69-81.

41. Deriso R. B. Harvesting strategies and parameter estimation for an age. - structured model//Can. J. Fish. Aquat.Sci. - 1980. - V. 37. - P. 268-282.

42. Edwards R. L., Hennemuth R. C. Maximum yield assessment and attainment//Oceanus. - 1975. - V. 18 (2). - P.

43. Fletcher R. I. On the restructuring of the Pella-Tomlinson system//Fish. Bull. - 1978. - V. 76, N 3. - P. 515-521.

44. Fletcher R. I. Time-dependent solutions and efficient parameters for stock-production models//Fish. Bull. - 1978. - V. 76, N 2. - P. 377-388.

45. Fogarty M. J., Murawski S. A. An evalution of two delayed recruitment models for crustacean fisheries//ICES, C.M. - 1984/K: 23. - 14 p.

46. Ford E. An account of the herring investigations conducted at Plymouth during the years from 1924 to 1933//J.Mar.Biol. Assoc. U.K. - 1933. - V. 19. - P. 305-384.

47. Fournier D., Archibald C. P. A general theory for analysing catch at age data//Can. J. Fish. Aquat. Sci. - 1982. - V. 39. - P. 1195-1207.
48. Fox W. W. An overview of production modeling//WTPD-Nantes/74/13. - 1974. - P. 142-156.
49. Fox W. W. Fitting the generalised stock production model by least-squares and equilibrium approximation//Fish. Bull. - 1975. - V. 73, N 1. - P. 23-37.
50. Fry F. E. Statistics of a lake trout fishery//Biometrika. - 1949. - V. 5. - P. 27-67.
51. Gompertz B. On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode of determining the value of life contingencies//Philos. Frans. R. Soc. - 1825. - V. 115. - P. 515-585.
52. Gray D. F. An iterative derivation of fishing and natural mortality from catch and effort data giving measurements of goodness of fit//ICES, C.M. - 1977/F:33. - 13 p.
53. Gulland J. A. Fishing and the stocks of fish at Iceland/U.K. Min//Agric. Fish. Food. Fish. Inv., Ser. 2. - 1961. - V. 23, N 4. - 52 p.
54. Gulland J. A. Estimation of mortality rates. Annex to Rep. Arctic Fish. Working Group//ICES, C.M. - 1965(3). - 9 p.
55. Gulland J. A. Manual of methods for fish stock assessment//FAO Man. Fish. Sci. Part I. Fish population analysis. - 1969. - V. 4. - P. 1-154.
56. Gulland J. A. Fish stock assessment//FAO/Wiley series on food and agriculture. "A Wiley - Interscience publication". - 1985. - V. 1. - 223 p.
57. Jensen A. L. Relation between simple dynamic pool and surplus production models for yield from a fishery//J. Fish. Res. Board Canada. - 1973. - V. 30, N 7. - P. 998-1002.
58. Jones R. A much simplified version of the fish yield equation//Lisbon joint meeting of ICNAF, ICES and FAO. - 1957. - Doc. N P 21. - 8 p.
59. Jones R. Assessing the long-term effects of changes in fishing effort and mesh size from length composition data//ICES, C.M. - 1974/F:33. - 13 p.
60. Jones R. Stock and recruitment//FAO Fish. Circ. - 1978. - N 701. - P. 79-98.
61. Jones R. The use of length composition data in fish stock assessment//FAO Fish. Circ. - 1981. - N 734. - 55 p.
62. Kuttty K. M. Some modifications in the Beverton and Holt model for estimating the yield of exploited fish population//J. Fish. Res. Board. Canada. - 1968. - V. 25, N 6. - P. 1241-1254.
63. Laloe F. A simple production model with unaccessed quantity of biomass//W.P. subm. to ICES W.G. on methods of fish stock assessments (Copenhagen, 9-16 June, 1984). - Copenhagen, 1987.
64. Lett P. F., Kohler A. C., Fitzgerald D. N. Role of stock biomass and temperature in recruitment of southern Gulf of St. Lawrence Atlantic cod, *Gadus morhua*//J. Fish. Res. Board. Canada. - 1973. - V. 32. - P. 1613-1627.
65. Leonart J., Salat J., Roel B. A dynamic production model//ICSEAF, Coll. Sci. Pap. - 1985. - N 12, Part. 1.- P. 119-146.
66. Marchesault G. D., Saille S. B., Palm W. J. Delayed recruitment models and their application to the American lobster (*Homarus americanus*) fishery//J. Fish. Res. Board Canada. - 1976. - V. 33. - P. 1779-1787.
67. Monch R. K. Bias and error propagation in logistic production models//Canada J. Fish. Aquat. Sci. - 1980. - V. 37. - P. 1276-1283.
68. Murphy G. I. A solution of the catch equation//J. Fish. Res. Board Canada. - 1965. - V. 22. - P. 191-202.
69. Parker R. R., Larkin P. A. A concept of growth in fishes//J. Fish. Res. Board Canada. - 1959. - V. 16. - P. 721-745.
70. Paulik G. J. Studies of the possible form of the stock-recruitment curve//Rapp. P. - V. Reun. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer. - 1973. - V. 164. - P. 302-315.
71. Pella J. J., Tomlinson P. K. A generalized stock production model//Bull. Intern. Amer. Trop. Tuna. Comm. - 1969. - V. 13, N 3. - P. 419-496.
72. Pope J. G. An investigation of the accuracy of virtual population analysis using cohort analysis//ICNAF, Res. Bull. - 1972. - V. 9. - P. 65-74.
73. Pope J. G. A possible alternative method to Virtual Population Analysis for the calculation of fishing mortality from catch at age data 1974//Ann. Meet Intern. Comm. NW. Atlant. Fish., 1974 Res. Doc. N 20, Ser. N 3166.

74. Pope J. G., Shepherd J. G. A simple method for the consistent interpretation of catch-at-age data//J.Cons. Intern. Explor. Mer. 40. - 1982. - P. 176-184.
75. Pope J. G., Shepherd J. G. On the integrated analyses of catch-at-age and groundfish survey or CPUE data//ICES, Doc. C.M. - 1984/G:16.
76. Pope J. G., Shepherd J. G. A comparison of the performance of various methods for tuning VPA's using effort data//J.Cons. Intern. Explor. Mer. 42. - 1985. - P. 129-151.
77. Report of the Working Group on methods of fish stock assessment//ICES, C.M. 1983/Assess: 17. - 1983. - 73 p.
78. Report of the Working Group on methods of fish stock assessment. C.M. 1984/Assess: 19. - 1984. - 56 p.
79. Report of the Working Group on methods of fish stock assessment. C.M. 1986/Assess: 10. - 1986. - 92 p.
80. Report of the Working Group on methods of fish stock assessment//ICES, C.M. 1987/Assess: 24. - 1987. - 107 p.
81. Ricker W. E. Further notes on fishing mortality and effort//Copeia. - 1944. - P. 23-44.
82. Ricker W. E. Stock and recruitment//J.Fish.Res.Board Canada. - 1954. - V. 11. - P. 559-623.
83. Ricker W. E. Handbook of computations for biological statistics of fish populations//Bull.Fish. Res. Board Canada. - 1958. - V. 119. - P. 300 p.
84. Richards F. J. A flexible growth function for empirical use//J.Exp. Bot. - 1959. - V. 10. - P. 290-300.
85. Rothschild B. J., Fogarty M. J. Spawning stock biomass: a source of error in recruitment-stock relationships and management advice//ICES, C.M. - 1987/G: 62. - 10 p.
86. Russell P. S. Some theoretical considerations on the "overfishing" problem//J.Cons. Intern. Explor. Mer. - 1931. - V.6. - P.3-27.
87. Schaefer M. B. Some aspects of the dynamic of populations important to the management of the commercial marine fisheries//Bull.Intern. - Amer. Trop. Tuna Comm. - 1954. - V.1(2) - P. 27-56.
88. Schaefer M. B. A study of the dynamics of the fishery for yellowfin tuna in the eastern tropical Pacific ocean//Bull. Intern. - Amer. Trop. Tuna Comm. - 1957. - V.11(6). - P. 247-285.
89. Schnute J. Improved estimates from the Schaefer production model: theoretical consideration//J.Fish. Res. Board Canada. - 1977. V. 34. - P. 583-603.
90. Schnute J. A revised Schaefer model//Inv. Pesq. - 1979. - V. 43(1). - P. 31-40.
91. Schnute J. A general theory for analysis of catch and effort data//Canad. J. Fish. Aquat. Sci. - 1985. - V.42.- P.414-429.
92. Schumacher A. Bestimmung der fischereilichen Sterblichkeit beim Kabeljaubestand vor Westgrönland//Ber. Dtsch. Komm. Meeresforsch. - 1970. - Bd. 21 (1-4). S. 248-259.
93. Silliman R. P. Analog computer simulation and catch forecasting in commercially fished populations//Trans. Amer. Fish. Soc. 1969. - V. 98. - P. 560-569.
94. Shepherd J. G. A versatile new stock-recruitment relationship for fisheries, and the construction of sustainable yield curves//J.Cons. Intern. Explor. Mer. - 1982a. - V. 40 (1). - P. 67-75.
95. Shepherd J. G. A family of general production curves for exploited populations//Math. Biosci. - 1982. - V. 59. - P. 77-93.
96. Shepherd J. G., Cushing D. H. A mechanism for density-dependent survival of larval fish as the basis of a stock-recruitment relationship//J.Cons. Intern. Explor. Mer. - 1980. - V. 39. - P. 160-167.
97. Tomlinson P. R. A generalization of the Murphy catch equation//J. Fish. Res. Board Canada. - 1970. - V.27.- P.821-825.
98. Tsoua E., Schrank W. E., Roy N. Generalizing fisheries models: an extension Schaefer analysis//Can. J. Fish.Aquat. Sci. - 1985. - V. 42. - P. 44-50.
99. Verhulst P. F. Notice sur la loi que la population subit dans son accroissement//Corres. Math. Phys. - 1838. - V. 10.- P. 113-121. (Цит. по Рыке, 1983).
100. Volterra V. Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together//J.Cons. Intern. Explor. Mer. - 1928. - V. 3. - P. 3-51.
101. Walter G. G. Delay-differential equation models for fisheries//J.Fish. Res. Board Canada. - 1973. - V. 30. - P.939-945.

102. Walter G. G. Graphical methods for estimating parameters in simple models of fisheries//J. Fish. Res. Board Canada. - 1975. - V. 32. - P. 2163-2168.

103. Walter G. G. Non-equilibrium regulation of fisheries//ICNAF, Selected Pap. - 1976. - V. 1. - P. 129-140.

104. Walter G. G. A surplus yield model incorporating recruitment and applied to a stock of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*)//J. Fish. Res. Board Canada. - 1978. - V. 35. - P. 229-234.

105. Walters C. J. A generalized computer simulation model for fish population studies//Trans. Amer. Fish. Soc. - 1969. - V. 98. - P. 505-512.

106. Yoshihara T. On the fitting, the summation and an application of the logistic curve//J. Tokyo Univ. Fish. - 1951. - V. 38(2). - P. 181-195.

УДК 597-152.6.087.1.001.57; 639.2.05.001.57

Бабаян В.К. Математические методы теории рыболовства (модели изолированных популяций). - М., 1988. - 68 с. - (Рыбн.хоз-во. Обзоры по информационному обеспечению общесоюзных научно-технических программ: Обзорная информация/ЦНИИТЭИРХ). - Библиогр.: с. 68-76.

Математические методы теории рыболовства служат для количественной оценки состояния запасов промысловых объектов, а также изучения особенностей их динамики, являясь, таким образом, основой для разработки научно обоснованных рекомендаций по рациональному использованию рыбных ресурсов. Решение этих задач осуществляется с помощью математического моделирования, причем объектом моделирования обычно служит изолированная популяция. Рассмотрение популяции вне связи со средой обитания существенно упрощает поставленные задачи и в то же время благодаря хорошо отработанным модельным подходам и вычислительным процедурам позволяет получать приемлемые для практики результаты. В настоящий обзор включены все основные классы применяемых в настоящее время моделей изолированных популяций, показаны история создания и перспективы дальнейшего развития.

СОДЕРЖАНИЕ

I. Введение.....	I
II. Математические модели изолированных популяций	2
1. Аналитические модели.....	2
2. Методы когортного анализа.....	13
3. Продукционные модели.....	24
4. Модели "запас- пополнение".....	42
5. Комбинированные модели.....	56
III. Заключение.....	67
IV. Литература.....	68

Редактор А.К.Прощун

Технический редактор А.Ю.Измайлова

Корректор Т.Э.Забрянская

T-03394 Подп. в печ. 18/У 1988 г. Формат 60x84 I/16 Тираж 580
Объем 4,75 п.л. 3,98 уч.-изд.л. Цена 80 коп. Заказ 663

ЦНИИТЭИРХ, 101925, Москва, ул.Архипова, 4/2