

УДК: 519.8

Эффекты промыслового воздействия на рыбную популяцию

Абакумов А.И.^{*1,2}, Израильский Ю.Г.^{1}**

¹*Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия*

²*Дальневосточный государственный университет, Владивосток, Россия*

Аннотация. Популяция рыб в водоеме подвержена различным воздействиям окружающей среды, существенную роль играет антропогенное влияние, в том числе промысловое. В работе прослеживается динамика размерной структуры популяции в условиях изменения среды без промысла и под его воздействием. Популяционные характеристики соответствуют пелагическим или полупелагическим рыбам, близким примером являются популяции минтая *Theragra chalcogramma*, обитающие в морях северной части Тихого океана. Для исследования промысловых воздействий решается задача оптимизации режима сбора урожая по критерию максимизации дохода за рассматриваемый период времени. Исследовано воздействие пополнения на популяционную динамику и вылов. Выявлен сглаживающий эффект размерной структуры по отношению к изменениям среды обитания и промыслу. Сезонные изменения в среде обитания способствуют еще большей устойчивости популяции.

Ключевые слова: математическая модель, популяция, оптимальный сбор урожая, динамика численности, рыболовство, промысел.

ВВЕДЕНИЕ

В работе предпринята попытка достаточно подробного анализа промысла в популяции рыб и возможных последствий промысла для популяции, ее состояния и функционирования. Исследование подобной проблемы средствами математического моделирования весьма полезно для построения эффективной системы управления рыбным промыслом. Мы исследуем промысловую популяцию с использованием одной из доступных для изучения популяционных структур – размерной. Речь идет о линейном размере особи – характерной длине. Для рыб это одна из легко измеряемых характеристик, она является существенной характеристикой особи.

Природные популяции подвергаются антропогенным воздействиям разных видов, среди которых наиболее частыми являются загрязнение и сбор урожая [1–3]. Эти воздействия можно трактовать как управляющие. В применении к биологическим системам задачи управления и оптимизации чаще всего существенно нелинейны, что создает трудности в применении известных методов при исследовании проблем существования допустимых и оптимальных решений. Вместе с тем, такие задачи имеют глубокие приложения в изучении биологических процессов, что было, в частности,

*abakumov@iacp.dvo.ru

**izrailsk@iacp.dvo.ru

четко продемонстрировано еще полвека назад при зарождении математической биологии [4].

При исследовании проблем сбора урожая, рыбного промысла в частности, эффективно использование математического моделирования для изучения различных способов сбора и их последствий для популяции или сообщества. Популяции моделируются в разных вариантах: без учета популяционных структур или же со структурами. Модели являются дискретными или непрерывными по времени. Для популяций без учета структур с критерием максимизации дохода от собранного урожая выяснено существование свойств магистральности по аналогии с моделями экономической динамики [5–7]. Введение дисконтирующего свойства дохода от собранного урожая, качественно и содержательно обоснованные ограничения на решение не меняют свойства оптимального решения [5].

Среди структур чаще всего рассматривается возрастная. Влияние различных процессов исследовалось в работах [8–10]. В матричной модели Р.Н. Leslie [11] оптимальное решение обладает своеобразным свойством магистральности по номерам собираемых в урожай возрастных классов [10]. Сложные динамические режимы при промысле для популяции с двумя возрастными классами исследуются в работе [12]. Моделируется динамика половой структуры, влияние генной структуры на эволюционное развитие популяции [13, 14].

Несколько групп работ посвящены исследованию математических свойств моделей и их решений в случае, когда они описываются уравнениями в частных производных (квазилинейных или параболического типа) с ограничениями, выражаемыми, в том числе, интегральными операторами. Эти работы касаются моделей для популяций с возрастной [15–20] или размерной [21–23] структурами. Описывается пространственное распределение особей популяции. Речь идет о математических свойствах задач и их решений. В первую очередь, это проблемы существования и единственности решения. Рассматриваются периодические режимы [24], динамика возрастной структуры и пространственного распределения популяций. Используются параболические уравнения с интегральными функционалами – критериями качества решения [13]. Результаты исследований касаются условий существования решений в сложных оптимизационных задачах.

Рыболовство представляет собой обширную область человеческой деятельности. Морское и океаническое рыболовство связано со многими проблемами, в том числе и информационного характера [25]. В первую очередь сказывается недостаток знаний о биологических ресурсах, их состоянии и функционировании. Для рыбных популяций трудно определяемыми характеристиками являются их пространственно-временная динамика, естественная смертность и формирование пополнения [26]. Научные экспедиции, промысловая статистика и иные источники информации лишь частично восполняют эти пробелы. Соответствующую область исследований известный специалист в области анализа водных биоресурсов и управления рыбным промыслом С.В. Clark назвал «Bioeconomics» [5].

Другой проблемой рыболовства является сам процесс промысла. С экологической точки зрения важны проблемы технологий промысла (в частности, потери неиспользуемой части вылова) и экологические последствия изъятия биоресурса. В теории рыболовства [5, 26] разработаны различные варианты стратегий промысла. В большинстве случаев они описывают какое-либо закономерное состояние популяции или сообщества, например, равновесное, или как-либо соответствующее известным характеристикам рыб. Если же рассматривать динамический режим, то система может находиться в состоянии, далеком от равновесного, что существенно влияет на динамику популяции, результаты промысла и последствия промыслового воздействия [27]. Именно динамические сценарии мы рассматриваем в этой работе.

МОДЕЛЬ РЫБНОГО ПРОМЫСЛА

Состояние популяции описывается функцией $y(t, x)$ плотности обилия в замкнутом ограниченном (компактном) множестве $D \subset R^n$ изменения пространственной переменной x в зависимости от времени t , $t \in T = [0, T]$. Переменная x означает моделируемые характеристики особей. Это могут быть характеристики пространственного расположения, возраста, размера, массы, морфологических особенностей или физиологического состояния организмов, и многое другое.

Динамика плотности обилия популяции описывается параболическим уравнением [28, 29]

$$\partial_t y + \nabla \cdot (vy) = \Delta(y) + F(t, x, y, u) \quad (1)$$

при начальных и граничных условиях

$$y(0, x) = y_0(x), \quad y(t, x)|_{x \in \partial D} = y_1(t, x). \quad (2)$$

Через ∂D обозначена гладкая граница компактного множества D . Вектор $v = v(t, x)$ означает скорость направленного движения (переноса) особей в множестве D . Символ « \cdot » означает скалярное произведение. Символ ∇ , как обычно, обозначает оператор взятия производной по переменной x (градиент), а оператор Δ описывает диффузионные процессы и имеет вид $\Delta(y) = \nabla \cdot (k \nabla y)$, где $k = k(t, x)$ – коэффициент диффузии. Система управляется воздействиями, описываемыми скалярной кусочно-непрерывной (с разрывами первого рода по гладким многообразиям меры нуль) функцией $u = u(t, x)$, $u \in U \subset C(T \times D; R)$. Полезность управления определяется функцией дохода $\varphi(t, x, y, u)$, в качестве критерия оптимизации выставляется максимизация дохода за период промысла T :

$$\int_{T \times D} \varphi(t, x, y, u) dt dx \rightarrow \max_{u \in U}. \quad (3)$$

В целом задача собирается в следующую систему математических соотношений:

$$\begin{cases} \int_{T \times D} \varphi(t, x, y, u) dt dx \rightarrow \max_{u \in U} \\ \partial_t y + \nabla \cdot (vy) = \Delta(y) + F(t, x, y, u) \\ y(0, x) = y_0(x), \quad y(t, x)|_{x \in \partial D} = y_1(t, x) \end{cases}. \quad (4)$$

Эта задача применяется нами к изучению рыбного промысла. Для рыб одной из важных и легко определяемых характеристик является линейный размер особи [24]. Обозначим через x нормированный размер особи – в долях к наибольшему возможному размеру, который принят за единицу. В этом случае множество D представляет собой промежуток $D = [0, 1] \subset R$. Функция v характеризует скорость роста, вид такой функции постулируется ихтиологами в рамках теории рыболовства [30] и соответствует общим представлениям о росте организмов. Коэффициент k диффузии определяет разброс при росте особи, его примем равным константе. Функция F определяет скорость локального изменения биомассы, соответствующую функцию выберем ниже из множества используемых зависимостей в математической экологии и, в частности, в теории рыболовства. Если речь идет о задаче оптимизации промысла по объему собираемого количества особей, то функция φ полезности промысла является строго вогнутой по функции интенсивности промысла, которая и является управляющей функцией u . Время изменяется в промежутке $t \in T = [0, T]$. Тогда задача принимает вид:

$$\left\{ \begin{array}{l} \int_{T \times D} \varphi(t, x, y, u) dt dx \rightarrow \sup_{u \in U} \\ \partial_t y + \partial_x (vy) = k \partial_x^2 y + F(t, x, y, u), \\ y(0, x) = y_0(x), \\ y(t, 0) = y_1(t), \\ y(t, 1) = y_2(t). \end{array} \right. \quad (5)$$

Здесь $y(t, x)$ - плотность численности особей в момент времени t . Величину пополнения задаем функцией $y_1(t)$ вне связи с запасом. В случае рыб с высокой плодовитостью численность нарождающегося поколения зависит не столько от этой плодовитости, сколько от условий среды на ранних стадиях развития от икринки к личинке и далее к мальку. Например, критическим является момент выклева личинки из икринки: если в это время нет достаточного питания, неподходящие температурные или физико-химические условия среды, то наступает массовая гибель личинок. Специалисты отмечают слабую связь между запасом и пополнением для рыб [31]. Предполагая достаточное количество икры на нересте (запас не подорван), можем задавать величину пополнения указанным образом. Функцию $y_1(t)$ в дальнейшем будем называть функцией пополнения.

Система оптимальности для задачи (5) имеет вид [32]:

$$\left\{ \begin{array}{l} \partial_t y + \partial_x (vy) = k \partial_x^2 y + F(t, x, y, u), \\ \partial_t \lambda + v \partial_x \lambda = k \partial_x^2 \lambda = -\partial_y L(t, x, \hat{u}, y, \lambda), \\ y(0, x) = y_0(x), \quad y(t, 0) = y_1(t), \quad y(t, 1) = y_2(t), \\ \lambda(T, x) = 0, \quad \lambda(t, 0) = \lambda(t, 1) = 0, \\ \hat{u}(t, x) = \arg \max_{u \in U} L(t, x, u, y, \lambda), \end{array} \right.$$

где функция Лагранжа вычисляется по формуле:

$$L(t, x, y, u, \lambda) = \varphi(t, x, y, u) + \lambda(t, x) F(t, x, y, u).$$

В своих вычислениях мы используем эту систему оптимальности или применяем одну из стандартных программ прямой оптимизации задачи (5) после дискретизации по времени и пространству [33, 34].

МОДЕЛЬНАЯ ПОПУЛЯЦИЯ РЫБ

В качестве начального состояния выбираем равновесное состояние при отсутствии промысла. Для получения соответствующих соотношений из системы уравнений (5) следует считать функцию y не зависящей от времени t . Размер x измеряется в условных единицах размера, плотность численности y соответственно измеряется в единицах численности на единицу размера. Время измеряем в годах. Размерности остальных величин являются производными от перечисленных.

При описании промысла рыб мы примем функцию F в виде [5]

$$F(t, x, y, u) = -m(x)y^\gamma - q(x)u(t, x)y, \quad (6)$$

при вычислении равновесного решения интенсивность промысла u положим равной нулю. Через $m(x)$ обозначена удельная естественная смертность. Постоянный параметр γ указывает на нелинейную зависимость общей естественной смертности от плотности численности популяции, подобные варианты часто используются другими авторами

[5]. Функция $q(x)$ обозначает улавливаемость особей размера x орудиями лова. Ее вид описывается в следующем разделе.

Отсюда для вычисления равновесного начального состояния получаем задачу:

$$\partial_x(vy) = k\partial_x^2 y - m(x)y^{\gamma} \quad (7)$$

с условиями

$$y(0) = y_0(0), \quad y(1) = 0. \quad (8)$$

Коэффициент диффузии k (разброс скоростей роста по размеру) предполагается постоянным, это согласуется с физиологическими характеристиками рыб [30].

Размер особи x свяжем с возрастом τ , учитывая, что возраст изменяется синхронно с реальным временем: $\partial_t \tau = 1$. Отсюда следует

$$\partial_\tau x = v(x). \quad (9)$$

Решение последнего уравнения при условии $x(0) = 0$ дает зависимость $x(\tau)$ в равновесном решении.

Конкретный вид функций для расчетов определен следующим образом [26, 30]: $v(x) = v_0 v_1(x)$, где $v_1(x) = (1-x)^\alpha$, $\alpha \in [0, 1)$, $m(x) = m_0 m_1(x)$. Обоснования конкретного выбора приведены ниже по ходу описания модели.

Из уравнения (9) получаем зависимость размера x от возраста τ :

$$\partial_\tau x = v(x) \Rightarrow \frac{1 - (1-x)^{1-\alpha}}{1-\alpha} = v_0 \tau. \quad \text{Отсюда, в частности, следует}$$

$$\frac{1 - (1-x_0)^{1-\alpha}}{1-\alpha} = v_0 \tau_0, \quad v_0 \tau_e = \frac{1}{1-\alpha}. \quad \text{Здесь } x_0 \text{ — средний размер особей при вступлении в}$$

половую зрелость в возрасте τ_0 . Если мы зафиксируем средний размер x_0 вступления в половую зрелость, параметр α скорости роста и предельный возраст (наибольший возможный возраст) τ_e , то найдем v_0 , τ_0 . Для функции $y_0(x)$ задано условие:

$$y_0(x_0) = \delta y_0(0). \quad (10)$$

На основе качественных описаний ихтиологов [1, 26, 30] функция $m_1(x)$ принята нами в виде (рис. 1): с нормировкой начального значения на единицу, минимумом при размере x_0 вступления в половую зрелость, незначительным увеличением смертности до размера $x = 0.8$ и последующим устремлением функции к ∞ при $x \rightarrow 1$. До размера $x = 0.8$ особи значимо присутствуют в популяции, при больших размерах их количество невелико. Наибольший (предельный) размер $x = 1.0$ не достигается.

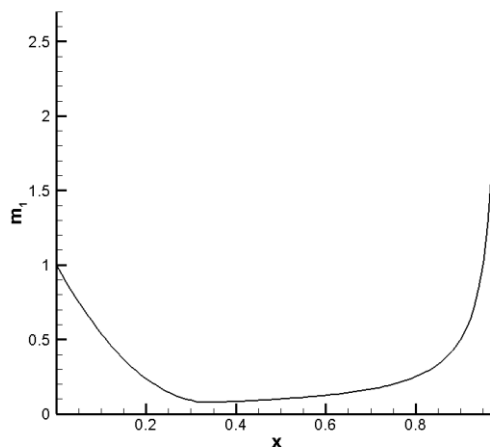


Рис. 1. Зависимость функции $m_1(x)$ удельной естественной смертности от размера особи.

Тогда условие (10) совместно с решением задачи (7)–(8) позволяет найти параметр m_0 и начальное распределение $y_0(x)$ численности рыб по размеру.

Далее будем рассматривать динамику популяции без промысла или с промыслом при гладком изменении численности пополнения в соответствии с медленным (в течение десятилетий) изменением условий обитания:

$$y_1(t) = y_0(0)\left(1 + \sin \frac{4\pi t}{T}\right). \quad (11)$$

Наконец, принимаем ограничение $y_2(t) = 0$. Оно естественно вытекает из вида функции естественной смертности (рис. 1).

Начальную численность $y_0(0)$ при расчетах примем равной 100, размер вступления в половую зрелость равен $1/3$ от максимального размера, принятого за 1. Параметр α скорости роста равен 0.75, постоянный параметр γ в функции смертности равен 1.1, а коэффициент диффузии $k = 10^{-3}$. Предельный возраст жизни принимаем равным 25 годам, а временной промежуток исследования популяции равен удвоенному предельному возрасту. Все эти параметры выбраны с ориентиром на популяцию рыб минтая *Theragra chalcogramma*, имеющего обширные места обитания в северной части Тихого океана и широко подвергаемого промыслу [35]. Изменение параметров в интервалах их правдоподобных значений не влияют на качественные свойства решений. Поэтому наш модельный анализ мы считаем справедливым для любой промысловой популяции рыб.

Нулевой возраст в нашей модели соответствует возрасту малька, а стадии икры, личинки не рассматриваются. Поэтому в модели сравнительно невелики значения $y_0(0)$ начальной плотности численности особей нулевого размера (и возраста). Скорость роста, в отличие от классических зависимостей [26], нелинейно зависит от самого размера: $\alpha < 1$. Классическая зависимость ($\alpha = 1$) соответствует возможности неограниченного предельного возраста. Наш случай согласован с указанной конечной величиной предельного возраста. Значение коэффициента диффузии соответствует представлению о сравнительно небольшом разбросе скоростей роста. Хотя, так как согласно [36] среднегеометрический радиус ρ активности особей связан с коэффициентом диффузии соотношением $\rho = 2\sqrt{k} \approx 0.063$, то такой разброс в изменении размера за год по сравнению с максимальным размером 1.0 достаточно заметен.

Зависимость естественной смертности от численности популяции определяется не равным единице параметром $\gamma > 1$. Тем самым мы учитываем слабо нелинейное влияние численности на смертность [37]. Период моделирования берем удвоенным по сравнению с предельным возрастом жизни рыб: $T = 2\tau_e$.

ПАРАМЕТРЫ ПРОМЫСЛА

Для описания промысловых процессов в модели (5) используются следующие функции.

Функция $F(t, x, y, u)$ смертности и промыслового изъятия имеет вид (6). Функция дохода от промысла представлена формулой:

$$\varphi(t, x, y, u) = p(x)q(x)u(t, x)y - c(x)u^2(t, x). \quad (12)$$

В отличие от большинства моделей сбора урожая [4] затраты на проведение промысла постулированы нелинейной зависимостью от интенсивности: $c(x)u^2(t, x)$. Это один из примеров подобной нелинейной зависимости, используемой также в моделях экономической динамики [38]. Случай линейной зависимости от u изучен весьма основательно, в этом случае управление имеет вид bang-bang, принимая минимальные или максимальные значения и являясь кусочно-постоянной функцией времени [5]. Нам представляется, что такое разрывное управление трудно реализовать для рыбного промысла.

Функция улавливаемости выбрана в достаточно традиционном [26] виде кусочно-постоянной функции: $q(x) = q_0\theta(x - x_0)$ (здесь $\theta(a) = \begin{cases} 0, & a < 0 \\ 1, & a \geq 0 \end{cases}$ – функция Хэвисайда).

Коэффициент улавливаемости при этом полагаем равным максимальной удельной смертности: $q_0 = m_0$. Функция дохода от промысла кусочно-линейная:

$$p(x) = p_0 \frac{1-x}{1-x_0} \theta(x - x_0).$$

Осуществляется в местах нереста рыб. Он возможен только для половозрелых рыб, когда они концентрируются в местах нереста. Промысел неполовозрелых особей запрещен. Многие рыбы в морях промысляются именно таким образом [26], мы также рассматриваем такую схему промысла.

Функция затрат на интенсивность промысла выбрана постоянной: $c(x) = c_0$. Для определенности параметр затрат на интенсивность промысла вычисляем из соотношения $c_0 = p_0 q_0$ связи с доходом и улавливаемостью. Значение c_0 вычислено при базовом значении $p_0 = 4$. В дальнейшем мы делаем вариантыные расчеты при различных значениях p_0 . Но параметр c_0 остается неизменным.

Функцию управления предполагаем зависящей только от времени: $u(t, x) = u(t)$. Это соответствует реалиям рыбного промысла, когда управлять можно только количеством промысловых усилий. А изменение распределения промысловых усилий по характеристикам рыб требует конструктивных изменений орудий лова, что является длительным и дорогостоящим процессом, слабо поддающимся оперативному управлению, которое мы здесь рассматриваем. У нас распределение усилий по размерам особей отражено в функции улавливаемости.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Плотность численности рыб без промысла в своем изменении следует за колебаниями численности пополнения, но с гораздо меньшими градиентами, чем у пополнения. Под промысловой частью популяции понимаем всех особей размера не менее x_0 . Численность промысловой части популяции (промысловая численность) еще менее изменчива, чем плотность общей численности (рис. 2).

На рисунках 2–9 у вертикальных осей зачастую присутствуют обозначения интегралов по переменной размера x . Они напоминают о формулах вычисления численности, промысловой численности, объема вылова и других характеристиках. Опущенные у интегралов промежутки интегрирования равны, как правило, $[0, 1]$. Если нижний предел отличается от нуля, то он указан явно (например, x_0 для промысловой численности).

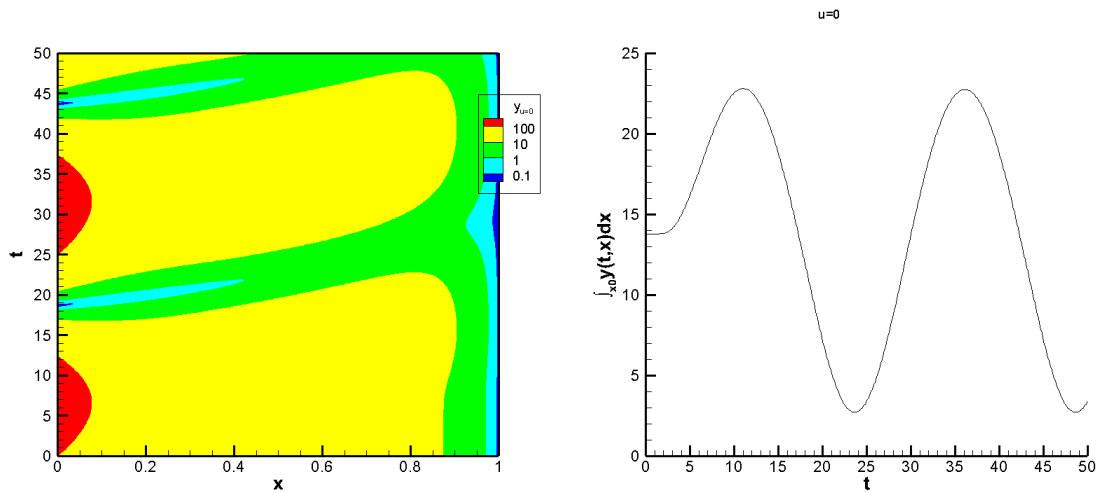


Рис. 2. Динамика плотности численности рыб по размеру (слева) и промысловой численности (справа) при отсутствии промысла.

Интенсивность промысла при базовом значении $p_0 = 4$ коэффициента максимального дохода от промысла одной особи и результаты промысла (рис. 3) в своей динамике также «следуют» за динамикой пополнения.

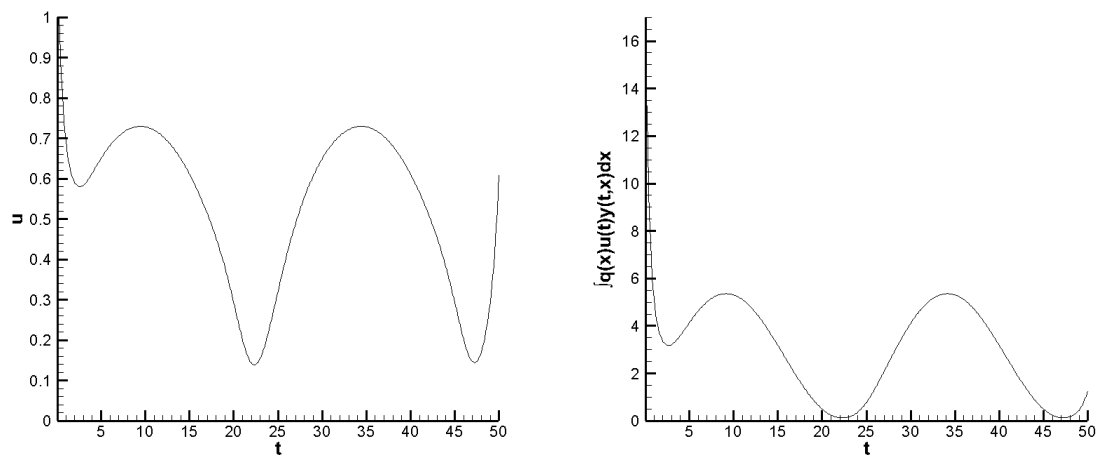


Рис. 3. Динамика интенсивности промысла (слева) и вылова рыб (справа).

Под действием промысла при базовом значении коэффициента дохода промысловая численность уменьшается в 3–4 раза (рис. 2, 4). В дополнение к естественной смертности популяция «приобретает» промысловую смертность, которая значительным образом влияет на ее функционирование. Средний уровень численности промысловой части популяции уменьшается примерно в четыре раза.

В целом плотность численности по размеру снижается, но качественная структура остается похожей. Под влиянием промысла плотность численности изменяется почти пропорционально по времени и размеру, средний размер особей (и возраст) несколько уменьшается (рис. 4), так как промысловое изъятие производится, начиная с размера вступления в половую зрелость. Наибольшее давление промысла особи испытывают при вступлении в промысловый запас. Сбор урожая сосредоточен, в основном, на рыбах начальных половозрелых размеров, с увеличением размера промысловое давление убывает, но, как правило, в популяции наблюдается уменьшение среднего размера особей. Этот эффект давно отмечен ихтиологами [1, 30].

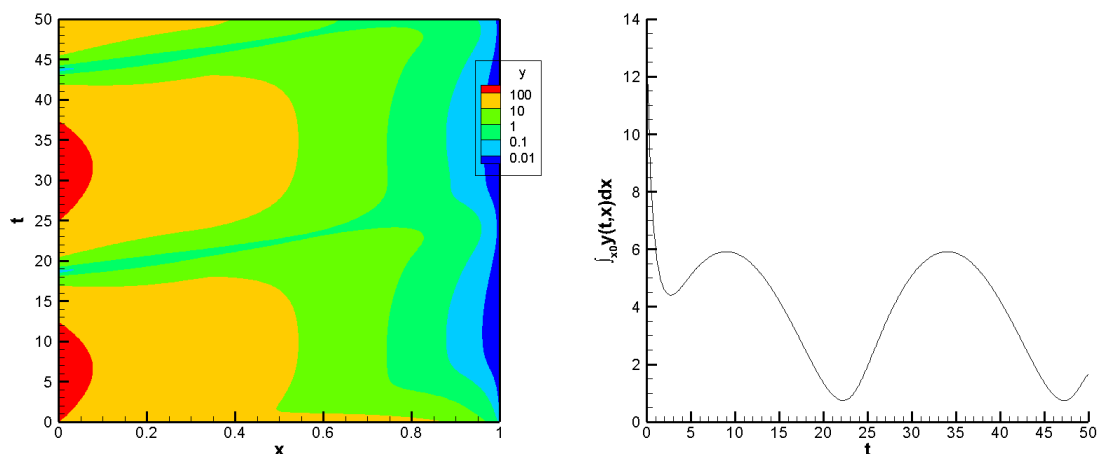


Рис. 4. Динамика плотности численности рыб по размеру (слева) и промысловой численности (справа) при оптимальном промысле.

Стремление собирать большой урожай приводит к удорожанию затрат на единицу собранного урожая. При увеличении коэффициента p_0 максимального дохода от промысла в 100 раз интенсивность промысла увеличивается в 8–10 раз, вылов увеличивается всего в 1.2–1.5 раза (рис. 5).

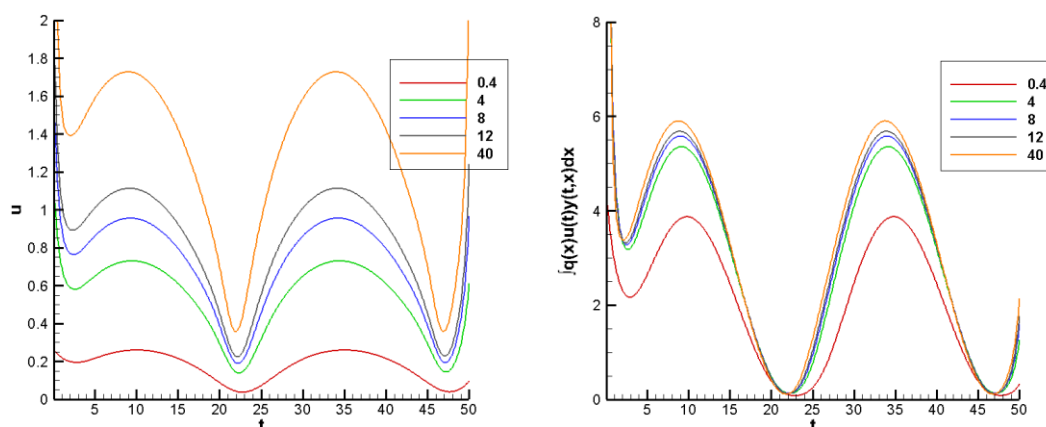


Рис. 5. Интенсивность промысла (слева) и динамика вылова (справа) при различных p_0 (значения p_0 указаны справа).

Это означает, что биологические характеристики популяции определяют промысловые воздействия и результаты промысла в значительно большей степени, чем экономические условия. Популяции рыб достаточно устойчивы по отношению к промысловым воздействиям.

Нелинейность функции дохода (12) от интенсивности промысла кардинально меняет свойства функции управления – интенсивности промысла. Эта функция становится непрерывной и реализуемой, в отличие от разрывного управления в линейном случае [10].

Итак, рыбная популяция под воздействием промысла может сильно менять свою промысловую численность. Популяция омолаживается – средний возраст особей становится меньше. Но, если не подорван репродуктивный потенциал популяции, то она стабилизирует себя при резких воздействиях среды или человека. Популяция сглаживает резкие воздействия, своей структурой обеспечивает стабилизацию. Промысел в оптимальном режиме еще более способствует такому сглаживанию. Популяция адекватно реагирует на промысловое давление, сглаживая его динамикой

своей структуры. Для сравнения рассматриваем варианты неоптимального вылова. Вылов может оказаться гораздо менее значительным, а ущерб для популяции весьма существенным. При постоянной интенсивности промысла $u=1.5$ плотность численности популяции в промысловой части существенно снижается, а доход от промысла снижается на порядок и в иные годы становится отрицательным (динамика дохода $\int_D \varphi(t, x, y, u) dx$ на рис. 6 справа). Соответствующие значения суммарного дохода (3) с подинтегральной функцией (12) равны: 408, 387, 306, 39.

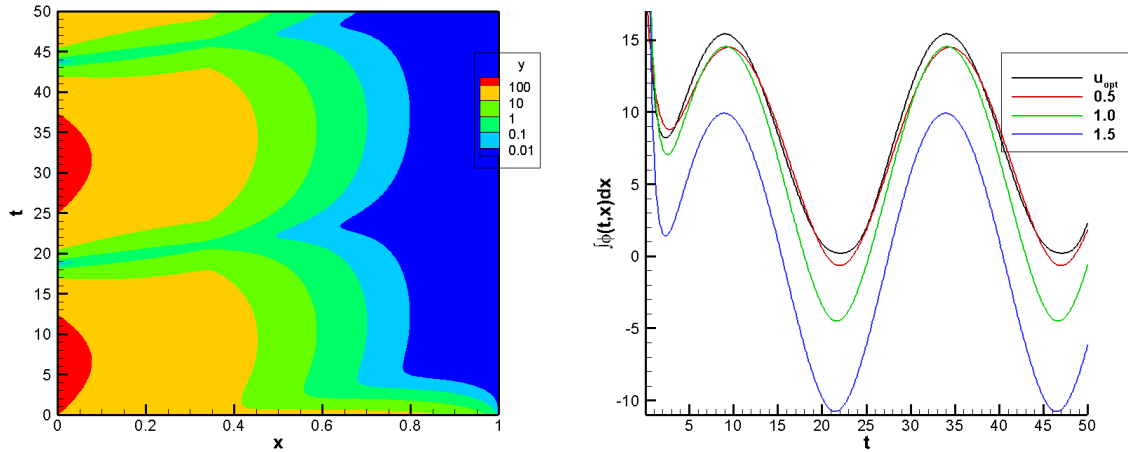


Рис. 6. Динамика плотности численности рыб по размеру (слева) и динамика дохода от промысла (справа) при оптимальном промысле и при постоянной интенсивности промысла $u = 0.5, 1.0, 1.5$.

Рассмотрим вариант с учетом сезонности нереста и промысла. Сезонность промысла обусловлена временем нереста рыб. Вводим функцию $\psi(t) = b_0 \{t\}^2 (1 - \{t\})^4$, нормирующий множитель b_0 подобран так, что интеграл от функции $y_1(t)$ пополнения по промежутку времени моделирования промысла не зависит от учета сезонности. Через $\{t\}$ обозначена дробная часть числа t . Функция $\psi(t)$ имитирует сезонность нереста и, следовательно, промысла. Вносим сезонный эффект в функцию интенсивности появления потомства $y_1(t) = y_0(0) \left(1 + \sin \frac{4\pi t}{T}\right) \psi(t)$, в описание промысловой смертности $F(t, x, y, u) = -m(x)y^y - q(x)u(t, x)\psi(t)y$ и в функцию дохода $\varphi(t, x, y, u) = p(x)q(x)u(t, x)\psi(t)y - c(x)u^2(t, x)$ от вылова.

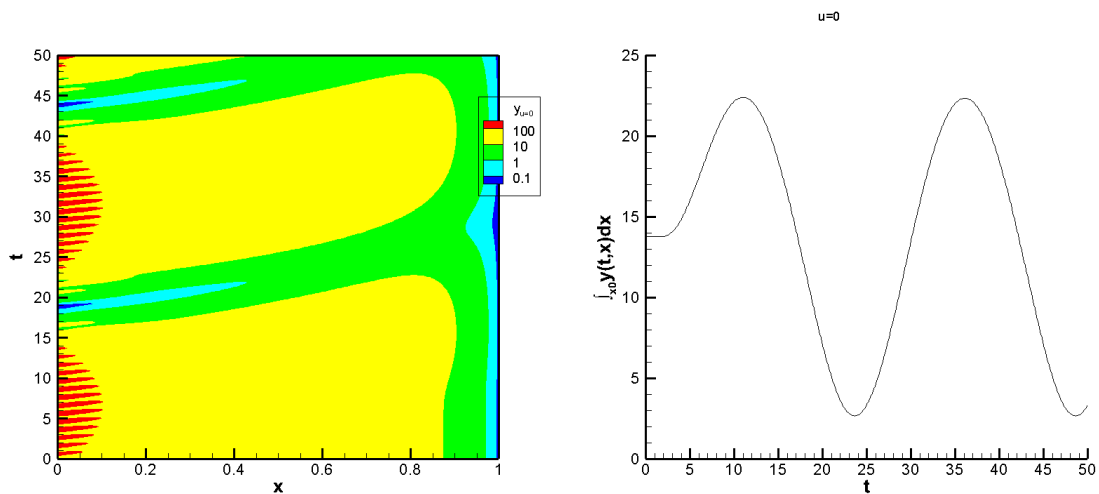


Рис. 7. Динамика плотности численности рыб по размеру (слева) и промысловой численности (справа) при учете сезонности нереста в отсутствие промысла.

В отсутствие промысла сезонные резкие изменения пополнения сказываются только при малых размерах особей. Промысловая часть популяции эффект сезонности уже не ощущает (рис. 7). Вероятно, сказывается сглаживание размерного распределения за счет диффузии скорости роста по размеру. Более того, графики промысловой численности с учетом сезонности нереста и без такового идентичны (рис. 2, 7 в сравнении). Это иллюстрирует тот факт, что при моделировании динамики популяций и сообществ важно учитывать существенные влияющие на динамику рассматриваемых параметров процессы и факторы. Моделирование незначимых факторов приводит к излишним затратам усилий при моделировании. В данном случае сезонность оказывается таким незначимым фактором.

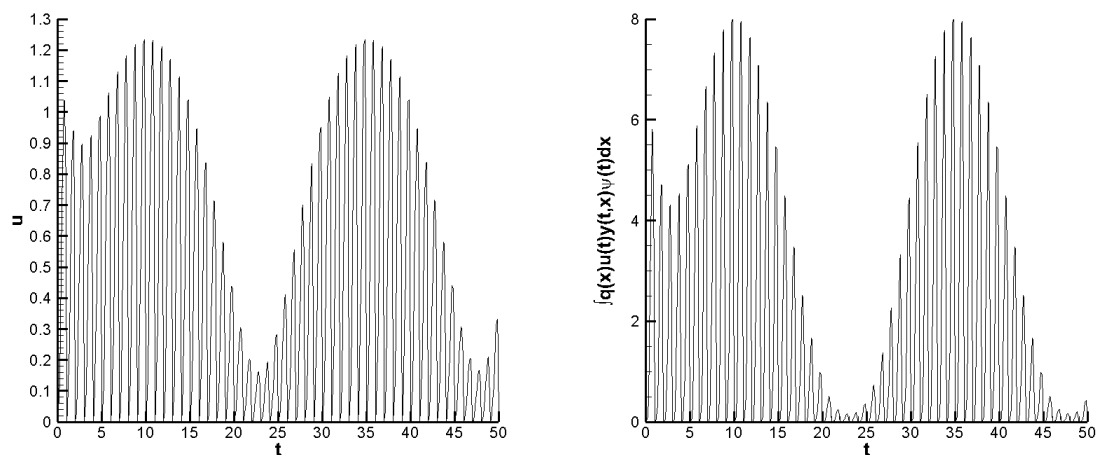


Рис. 8. Динамика интенсивности промысла (слева) и вылова рыб (справа) при учете сезонности нереста и промысла.

Но обратим внимание на различия промысла при его сезонности и без таковой. Максимальные значения интенсивности и скорости изъятия несколько выше, чем при их распространении на весь год (рис. 8 в сравнении с рис. 3), что естественно. В то же время воздействие промысла на популяцию оказывается более слабым, чем без учета сезонности.

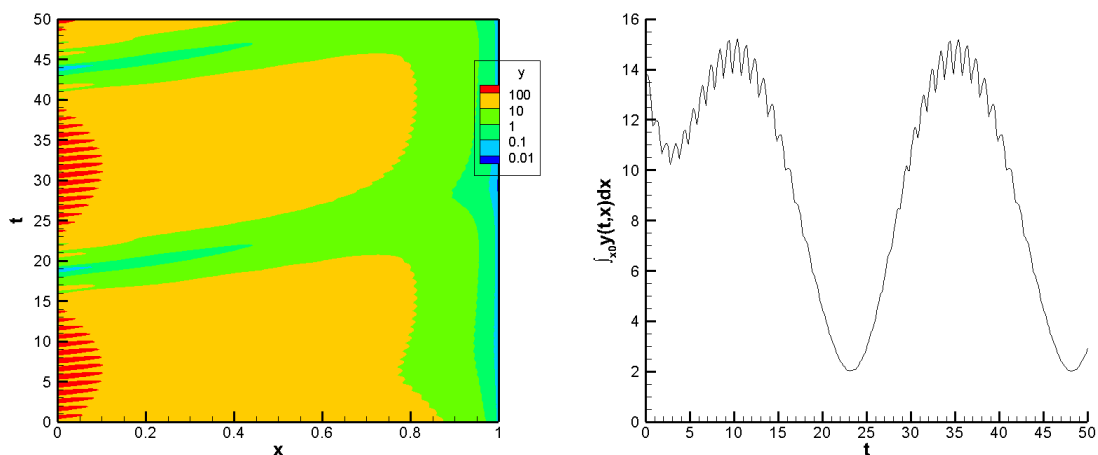


Рис. 9. Динамика плотности численности рыб по размеру (слева) и промысловой численности (справа) при учете сезонности нереста и промысла.

При учете сезонности промысла плотность численности оказывается несколько выше, а суммарная промысловая численность существенно выше, чем без такого учета (рис. 9 в сравнении с рис. 4). Промысловая численность оказывается более чем в два

раза выше, чем без учета сезонности. Причины этого связаны с меньшим объемом вылова, несмотря на возросшую в пиковые периоды интенсивность промысла (рис. 8).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Промысел сильно меняет популяцию. У популяции увеличивается удельная естественная смертность. Средняя продолжительность жизни уменьшается. Средний размер особей уменьшается, в среднем рыба становится мельче. Мы получаем популяцию с иными свойствами.

В то же время при наличии промысла заметное изменение его характеристик уже не имеет для популяции определяющего значения. Изменение интенсивности промысла меняет его результаты сравнительно мало, изменение коэффициента дохода мало влияет на промысел. Размерная структура популяции демпфирует влияние среды обитания и воздействие промысла. В то же время неоптимальный режим промысла может дать существенно меньший доход при более значительном ущербе для популяции.

Сезонность нереста сглаживается в промысловой части популяции. Учет сезонности в промысле приводит к лучшему сохранению популяции. Сказывается неполная доступность популяции для промысла в течение года. Интенсивность промысла сравнительно велика в пиковое время нереста, но получаемый урожай меньше, а промысловая часть популяции остается достаточно многочисленной. В целом исследование сезонных эффектов приводит к выводу, что их учет при моделировании не очень эффективен. Но он позволяет сделать вывод о большей стабильности популяции при сезонных изменениях нереста и промысла, связанных с особенностями жизнедеятельности популяции рыб.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Моисеев П.А. *Биологические ресурсы Мирового океана*. М.: Агропромиздат, 1989.
2. Jørgensen S.E. *Lake management. Water development, supply and management*. Oxford: Pergamon Press, 1980. V. 14. 167 p.
3. Jørgensen S.E., Fath B. *A New ecology. Systems perspectives*. Amsterdam: Elsevier, 2007. 275 p.
4. Полуэктов Р.А. Математические модели в теории биологических популяций и сообществ (истоки становления и первые результаты). *Математическая биология и биоинформатика*. 2012. Т. 7. № 1. С. 4–8. doi: 10.17537/2012.7.4.
5. Clark C.W. *Mathematical bioeconomics. The Mathematics of conservation. Third edition*. New Jersey: J.Wiley and Sons Publ., 2010.
6. Свирежев Ю.М., Елизаров Е.Я. *Математическое моделирование биологических систем. Проблемы космической биологии*. М.: Наука, 1972. Т. 20. 160 с.
7. Свирежев Ю.М., Абакумов А.И., Тимофеев Н.Н. Некоторые задачи экодинамики эксплуатируемых популяций и сообществ. *Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем*. Л.: Гидрометеиздат, 1985. Т. 8. С. 246–257.
8. Anita S. *Analysis and control of age-dependent population dynamics*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2000. 200 p.
9. Ainseba B., Anita S., Langlais M. Optimal control for a nonlinear age-structured population dynamics model. *Electronic Journal of Differential Equations*. 2002. V. 2002. № 28. P. 1–9. URL: <http://ejde.math.unt.edu> (дата обращения: 31.08.2016).
10. Абакумов А.И. *Управление и оптимизация в моделях эксплуатируемых популяций*. Владивосток: Дальнаука, 1993. 129 с.
11. Leslie P.H. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*. 1945. V. 33. № 3. P 184–212.

12. Неверова Г.П., Абакумов А.И., Фрисман Е.Я. Влияние промыслового изъятия на режимы динамики лимитированной популяции: результаты моделирования и численного исследования. *Математическая биология и биоинформатика*. 2016. Т. 11. № 1. С. 1–13. doi: 10.17537/2016.11.1.
13. Iannelli M., Martcheva M., Milner F.A. *Gender-structured population modeling: mathematical methods, numerics and simulations*. Philadelphia: SIAM, 2005.
14. Frisman E.Ya., Zhdanova O.L., Kolbina E.A. Effect of harvesting on the genetic diversity and dynamic behavior of a limited mendelian population. *Russian Journal of Genetics*. 2010. V. 46. Is. 2. P. 239–248.
15. Gurtin M.E., Murphy L.F. On the optimal harvesting of persistent age-structured populations. *J. Math. Biol.* 1981. V. 13. P. 131–148.
16. Brokate M. Pontryagin's principle for control problems in age-dependent population dynamics. *J. Math. Biol.* 1985. V. 23. P. 75–101.
17. Gurtin M.E., MacCamy R.C. Nonlinear age-dependent population dynamics. *Arch. Ration. Mech. Anal.* 1974. V. 54. P. 281–300.
18. Iannelli M. *Mathematical theory of age-structured population dynamics*. Appl. Math. Monographs C.N.R. Pisa: Giardini Editori e Stampatori, 1995.
19. Gurtin M.E., Murphy L.F. On the optimal harvesting of persistent age-structured populations. *J. Math. Biol.* 1981. V. 13. P. 131–148.
20. Murphy L.F., Smith S.J. Optimal harvesting of an age-structured population. *J. Math. Biol.* 1990. V. 29. P. 77–90.
21. Kato N. Optimal harvesting for nonlinear size-structured population dynamics. *J. Math. Anal. Appl.* 2008. V. 342. P. 1388–1398.
22. Abia L.M., Angulo O., López-Marcos J.C., López-Marcos M.A. Numerical schemes for a size-structured cell population model with equal fission. *Math. Comput. Modelling*. 2009. V. 50. P. 653–664.
23. Kato N. Linear size-structured population models and optimal harvesting problems. *Int. J. Ecol. Dev.* 2006. V. F06. № 5. P. 6–19.
24. Anita S., Iannelli M., Kim M.Y., Park E.J. Optimal harvesting for periodic age-dependent population dynamics. *SIAM J. Appl. Math.* 1998. V. 58. P. 1648–1666.
25. Michael G. N. Marine reserves and optimal harvesting. *Ecology Letters*. 2003. V. 6. P. 843–849. doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00493.x.
26. Ricker W.E. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*. 1975. № 191. 382 p.
27. Hilborn R., Fulton E.A., Green B. S., Hartmann K., Tracey S. R., Watson R. A. When is a fishery sustainable? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2015. V. 72. № 9. P. 1433–1441. doi: 10.1139/cjfas-2015-0062.
28. Anita S. *Analysis and control of age-dependent population dynamics*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2000.
29. Cantrell R.S., Cosner C. *Spatial ecology via reaction-diffusion equations*. New York: J. Wiley and Sons Ltd, 2003.
30. *Fish physiology. Bioenergetics and growth*. Ed. Hoar W.S., Randall D.J., Brett J.R. New York, San Francisco, London. 1979. V. 8. 407 p.
31. Hilborn R., Walters C.J. *Quantitative fisheries stock assessment. Choice, dynamics and uncertainty*. New York, London: Chapman and Hall, 1992.
32. Абакумов А.И. Оптимальное управление популяцией с распределенными параметрами. *Информатика и системы управления*. 2011. № 29. С. 3–9.
33. Алексеев В.М., Тихомиров В.М., Фомин С.В. *Оптимальное управление*. М.: Наука, 1979.
34. Фурсиков А.В. *Оптимальное управление распределенными системами. Теория и приложения*. Новосибирск: Научная книга, 1999.

35. Cohen D.M., Inada T., Iwamoto T., Scialabba N. *FAO species catalogue. V. 10. Gadiform fishes of the World (Order Gadiformes). An annotated and illustrated catalogue of cods, hakes, grenadiers and other gadiform fishes known to date. FAO Fish. Synop. 125 (10)*. Rome: FAO. 1990. 442 p.
36. Свирежев Ю.М. *Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии*. М.: Наука, 1987. 368 с.
37. Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. *Устойчивость биологических сообществ*. М.: Наука. 1978. 352 с.
38. Charles A., Garcia S.M., Rice J. Balanced harvesting in fisheries: economic considerations ICES *J. Mar. Sci.* First published online September 10. 2015. doi: 10.1093/icesjms/fsv161.

Рукопись поступила в редакцию 15.07.2016.
Дата опубликования 27.09.2016.