

ТЮТЮНОВ Ю. В., ДОМБРОВСКИЙ Ю. А., ОБУЩЕНКО Н. И.

**ОПТИМАЛЬНОЕ УПРАВЛЕНИЕ ЭКСПЛУАТИРУЕМОЙ
ПОПУЛЯЦИЕЙ ПРИ МИНИМИЗАЦИИ РИСКА
ЕЕ ВЫМИРАНИЯ В УСЛОВИЯХ
СТОХАСТИЧНОСТИ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ**

Предмет исследования — модели промысловых рыбных популяций, для которых важно учитывать возможность вымирания вследствие значительного падения численности. Адекватная формулировка задачи оптимизации промысла для таких популяций должна быть многокритериальной, список максимизируемых экономических критериев с необходимостью расширяется экологическими требованиями, накладываемыми на популяционную динамику (недопущение падения ниже некоторого критического уровня и/или обеспечение стабильности флуктуаций численности и уловов), а адекватность модельных прогнозов требует учета влияния случайно меняющихся факторов среды на популяционную динамику. Конкретные приложения модельных исследований связаны с моделированием популяции окуня оз. Невшатель, и промысловых пелагических видов (хамса и тюлька) Азовского моря.

1. Постановка задачи. Экология ставит перед математикой задачу описания динамики сложных, заведомо нелинейных, экологических систем и выработки правил управления такими системами, прямое экспериментирование над которыми методом проб и ошибок недопустимо. Открытость экосистем внешним воздействиям, имеющим, как правило, стохастический характер, обуславливает необходимость развития методов решения оптимизационных задач для моделей, описывающих экосистемы, на основе стохастической оптимизации. Методы оптимизации успешно используются в управлении экологическими системами различного уровня. При этом специфика моделей эксплуатируемых популяций, подверженных риску вымирания, требует разработки и применения специального математического аппарата; характерные его черты — стохастичность и многокритериальность задач.

Такие модели должны прогнозировать состояние популяции, давать количественные оценки реакции популяции на изменяющиеся внешние воздействия (естественные и антропогенные), а также давать возможность сформулировать оптимизационную задачу, в которой уравнения

модели будут служить ограничениями.

Многокритериальность оптимизационной задачи объясняется тем, что управление возобновляемым ресурсом должно заключаться, помимо очевидной на первый взгляд и традиционной максимизации дохода, в нахождении такой политики сбора урожая, которая позволила бы, например, стабилизировать величину урожая, т. е. минимизировать его межгодовую изменчивость. Могут быть также наложены и дополнительные ограничения на численность популяции (экологические требования): недопущение или минимизация вероятности снижения популяционной плотности ниже некоторого критического уровня, определяемого экспертами из экологических и генетических соображений. Известно, что чрезмерное снижение численности чревато вытеснением популяции из экониш, потерей генетического разнообразия.

Конкретной задачей будет поиск эксплуатационной политики (а также политики искусственного воспроизводства популяции), которая минимизирует риск вымирания популяции и, и то же время, обеспечивает определенный уровень урожая.

Для решения таких задач применим подход, предложенный Вильфредо Парето (см. [1]), позволяющий находить множество неулучшаемых точек, в рассматриваемом случае представляющих собой компромиссные стратегии эксплуатации популяции, которые являются материалом для экспертной оценки и дальнейшего принятия решения.

2. Модельная оценка риска вымирания популяций. Впервые задача оценки риска вымирания изолированной популяции была сформулирована в [2]. Анализ живучести биологических популяций, динамика численности которых описывается достаточно простыми математическими моделями, может быть, как правило, осуществлен аналитически, в рамках предварительного исследования устойчивости моделей к изменениям внутренних параметров и внешних факторов. При этом результаты анализа устойчивости интерпретируются в терминах популяционной живучести. Анализируются последствия того или иного воздействия на популяцию: не приведет ли оно к гибели или к качественному изменению функционирования системы. С математической точки зрения, устойчивость — атрибут не самой популяции, а того или иного динамического режима ее функционирования. Так как анализируемые уравнения описывают динамику численности популяции живых организмов, важно оценить вероятность перехода численности из зоны притяжения одного устойчивого режима в зону другого. Это обусловлено тем, что некоторые изменения с биологической точки зрения являются необратимыми. Например, попадание в зону притяжения нулевой точки означает гибель популяции. Продолжительность существования популяции в устойчивом режиме и вероятность перехода в другой режим определяются характером действующих внешних факторов и состоянием параметров динамики популяции.

Практическая необходимость оценки риска гибели популяции привела к развитию вероятностных моделей, описывающих переходы между различными состояниями популяции. Простейшая модель такого типа — система, описывающая цепь марковских переходов популяционной численности с поглощающим нулевым состоянием. Более сложные модели этого класса могут учитывать структурированность популяции на возрастные, размерные, или генетические группы.

Так как ареалы распространения большинства видов, для которых угроза исчезновения стала реальностью, отличаются высокой степенью пространственного фрагментирования и представляют собой системы небольших и слабо связанных друг с другом пятен, было чрезвычайно важно теоретически обосновать связь идей островной биогеографии с оценкой риска вымирания пространственно-структурированных популяций. Этот подход, развиваемый в рамках метапопуляционной теории, активно применяется в последнее время при решении задач биологии охраны природы. Термин «метапопуляция» [3] используется применительно к системе популяций, подверженных риску локального вымирания, в которой только взаимодействие процессов пространственного расселения и локальной динамики позволяет понять динамику целой системы, функционирующей в нестабильной случайной среде. Приложение этой теории к природоохранной практике породило так называемую проблему SLOSS¹⁾ (изолированное большое местообитание или несколько небольших пятен).

К сожалению, аналитические методы исследования популяционной живучести могут быть использованы лишь для крайне простых математических моделей, область использования которых ограничивается педагогическими нуждами. Сколько-нибудь реалистические прикладные задачи, как правило, могут быть решены лишь при использовании техники имитационного вычислительного эксперимента. При этом для прогноза популяционной динамики и вероятности вымирания осуществляется множество расчетов по выбранной модели при различных значениях модельных параметров и разнообразных сценариях внешних воздействий (например, температурных или других условий функционирования популяции). Для эксплуатируемых популяций должны проводиться расчеты динамики запасов и выловов при различных стратегиях и интенсивностях облова (снятия урожая). В случае оценки популяционной живучести (риска вымирания) техника имитационного эксперимента и используемые прикладные программы, как правило, базируются на концепции квази-вымирания (quasi-extinction) [4] популяции, т. е., вероятности того, что популяционная плотность упадет ниже некоторого заранее заданного уровня. Соответствующие прикладные программы, описывающие динамику стохастических моделей возрастно- и

¹⁾SLOSS — Single Large habitat patch Or Several Small patches.

пространственно-структурированных популяций и учитывающие изменчивость среды обитания, демографическую неопределенность и нелинейность плотностозависимых функций воспроизводства, были разработаны и описаны в [5]–[10]. В 1985 г. авторы заинтересовались исследованием живучести популяций и оценкой риска вымирания. Были предложены модели изолированной популяции [11] и метапопуляции [12], [13]. Модели были использованы при анализе видового разнообразия солоноватых и пресных озер [14]. Авторы исследовали влияние пространственной пятнистости и интенсивности миграций на динамику метапопуляций, вероятность их выживания в случайно флуктуирующей среде. Модель позволила оценить численно риск вымирания пространственно-структурированной популяции как функцию размера ареала обитания, степени его фрагментированности и интенсивности миграционного обмена между субпопуляциями. Машинные методы оценки риска вымирания метапопуляции дополнялись аналитическими результатами анализа марковских моделей и систем массового обслуживания.

Техника имитационного модельного эксперимента позволяет рассматривать достаточно сложные и подробные популяционные модели. Однако такой подход требует подчас долгих машинных вычислений. Другой недостаток метода — работа с ограниченным множеством значений модельных параметров не всегда гарантирует общность выводов. Альтернативный же подход, основанный на использовании более простых моделей при оценке риска вымирания и живучести популяций, который позволяет провести полный математический анализ, страдает, напротив, крайним упрощением изучаемых феноменов. Известный пример таких моделей — колонизационные модели метапопуляций, базирующиеся на классической модели Левинса [15]–[17], [3]. В работе [18] предложена своеобразная компромиссная модель метапопуляционной системы, основанная на использовании марковских цепей вероятностных переходов и математического аппарата теории массового обслуживания.

В области оценки живучести и риска вымирания популяций внимание исследователей в настоящее время сконцентрировано в большей степени на все увеличивающемся темпе вымирания тропических видов. Выше мы также пояснили, почему наиболее яркие и интересные результаты, связанные с оценкой риска вымирания, получены в контексте метапопуляционных моделей и при изучении пространственно-структурированных мигрирующих видов. Однако, значительное число эндемичных видов России подвергается двойному риску, будучи редкими и в то же время промысловыми. Живые примеры таких видов — осетровые Азовского моря (стоящего на втором месте в мире по заготовке черной икры после Каспия), промысел которых сегодня не может быть прекращен. Анализ живучести таких эксплуатируемых популяций, разумеется, нереалистичен без учета реальных цен, доходов и затрат на восстановление стада. С другой стороны, изучение популяционной ди-

намики и оптимизация промыслового изъятия редких промысловых видов с жизненной необходимостью должно учитывать и оценку риска их вымирания. Включение в список оптимизируемых экономических критериев экологических ограничений повысит надежность модельных рекомендаций по облову популяций, которым даже и не грозит вымирание. Учет стохастичности среды также чрезвычайно важен, так как найденные таким образом стратегии эксплуатации будут более щадящими и обоснованными применительно к редким видам, давая оценки риска их исчезновения и платы за снижение этого риска. Оптимизация промысловой стратегии должна включать обеспечение стабильности выловов и уменьшения их вариации в той степени, в какой внешние условия среды и гибкость эксплуатационной политики делают это возможным.

В последние годы были созданы компьютерные программы, ориентированные на пользователя-непрофессионала в программировании и описывающие популяционную динамику [19], [20] (в том числе и предназначенные для оценки риска вымирания популяций [9]). Однако они не предназначены непосредственно для решения проблемы оптимизации урожая.

Ранее авторами была разработана подробная модель возрастноструктурированной рыбной популяции, облавливаемой орудиями вылова различных типов селективности — эта модель была использована при анализе динамики и оптимизации вылова окуня в швейцарских озерах [21]. На основе как стационарных, так и стохастических расчетов программа позволяет применять широкий спектр математических методов: от статистической обработки прогнозируемых временных рядов до бифуркационного анализа модели и многокритериальной оптимизации эксплуатационной стратегии. В настоящей работе мы предполагаем развитие и синтез перечисленных подходов и моделей для оценки и учета живучести и риска вымирания популяции, находящейся под двойным давлением промысла и риска деградации от случайно флуктуирующих воздействий среды.

3. Оптимизация промыслового давления. Математические методы стали в последние десятилетия ключевыми в решении проблем оптимального использования воспроизводимых природных ресурсов. Одной из областей успешного применения математического моделирования и теории оптимизации является управление динамикой промысловых рыбных популяций. Общая постановка задачи дана в [22]. С содержательной точки зрения, речь идет о выборе оптимального режима промысла популяций с учетом его временного, пространственного распределения, возрастной структуры вылова. В некоторых случаях управляющим воздействием может быть также уровень искусственного производства популяций. Вообще говоря, задача имеет экономический критерий, состоящий в максимизации суммарной цены вылавливаемой за период планирования рыбы. Критерий может также учитывать затраты по ор-

ганизации и проведению промысла.

Непременное требование к модели — учет стохастичности. Жизнедеятельность природных популяций протекает в переменной среде, причем биологам хорошо известно влияние на живые организмы периодических колебаний различных природных факторов, например, многолетних циклов солнечной активности, чередования многоводных и маловодных лет, а также случайных флуктуаций внешней среды. Научно обоснованные рекомендации по оптимальной организации промысла должны учитывать как стохастичность среды обитания, так и вероятностный характер модели динамики численности (параметры модели с различной вероятностью принимают разные значения).

При значительном многообразии моделей, используемых для обоснования промысловой политики и вариации постановки оптимизационной задачи (получение максимального дохода за определенный промежуток времени, обеспечение максимального стационарного урожая при бесконечности горизонта планирования, максимизация среднего урожая и т. п.), общий теоретический результат заключается в достижении так называемой двухвозрастной политики вылова, при которой популяция поддерживается в состоянии максимального воспроизводства, обеспечивающем получение максимума урожая (MSY — Maximum Sustainable Yield). При этом для возрастно-структурированных популяционных моделей оптимальная стратегия заключается в облавливании лишь двух определенных возрастов: частичном вылове особей первого возраста и полном изъятии особей, достигнувших определенного старшего возраста. Разумеется, частным случаем такой оптимальной политики вылова является одновозрастная стратегия (при условии совпадения возрастов). Для моделей с дискретным временем этот теоретический результат был получен Беддингтоном и Тэйлором [23] для линейного популяционного роста и Гетцем и Хайтом [24] — для нелинейной плотностно-зависимой функции популяционного роста. Теорема о максимальном урожае для детерминированной модели многовозрастной популяции при конечном времени эксплуатации доказана Домбровским [25], [26]. С непрерывным временем тот же самый результат о двухвозрастной политике вылова, поддерживающей популяцию в состоянии максимальной продуктивности, получен Ардити и Д'Акоронья [27] для линейного популяционного роста, а затем в [28] был исследован случай нелинейного популяционного роста для модели с непрерывным возрастом.

Список оптимизируемых критериев порой должен быть расширен. Наряду с величиной улова, важной характеристикой является его стабильность. Вообще, постановка задачи, предусматривающая минимизацию дисперсии, часто возникает в работах, в которых решаются проблемы, связанные с рациональным использованием природных ресурсов [29], [30]–[33], [21]. В таких случаях применим аппарат многокритериальной оптимизации, в частности, метод Парето (см. [1]).

4. Минимизация риска вымирания популяции и оптимизация промысла. Непременным условием управления биологическими сообществами является выполнение экологических ограничений, исключающих возможность падения популяционной численности (перелова популяции) до размеров, чреватых вымиранием популяций, вытеснением их из экониш, потерей генетического разнообразия.

Проиллюстрируем этот подход на модели облавливаемой изолированной популяции, рост которой описывается нелинейной плотностно-зависимой функцией. Результат существенно зависит от типа функции воспроизводства, все многообразие этих функций в экологической литературе принято делить на две группы: с жесткой состязательной (contest competition) и с нейтральной внутривидовой конкуренцией (scramble competition). Ихтиологам первый тип моделей роста популяции известен как модели типа модели Риккера [34], а второй — как модели типа модели Бивертон–Холта [35]. В первом случае конкуренция за ограниченный ресурс (пища, пространство и т. п.) приводит к выживанию лишь наиболее успешной части популяции, захватывающей свою, необходимую ей порцию ресурса, и к гибели оставшейся части конкурентов. Во втором случае ресурс делится равными долями между конкурирующими особями, так что при его недостатке одинаково страдает все поколение. Стратегией облова популяции пусть будет задание фиксированного рыболовного усилия. Таким образом, динамика популяции описывается следующим разностным уравнением:

$$x^{t+1} = F(x^t) - C(x^t), \quad (1)$$

где $F(x^t)$ — функция воспроизводства популяции, а $C(x^t)$ — величина вылова. Задание фиксированного рыболовного усилия означает, что промысловое изъятие из поколения пропорционально размеру этого поколения $C(x^t) = \varphi x^t$, с коэффициентом пропорциональности φ , равным промысловому усилию. Функция воспроизводства имеет вид

$$F(x^t) = \alpha x e^{-x^t} \quad (2)$$

для модели Риккера и

$$F(x^t) = \frac{\alpha x^t}{1 + x^t} \quad (3)$$

для модели Бивертон–Холта.

Напомним, как решается стационарная задача максимизации вылова. Состояние максимальной продуктивности для модели Бивертон–Холта находится как плотность популяции, максимизирующая ее прирост, т. е. $\frac{\alpha x}{1+x} - x \rightarrow \max_x$, что дает $x^* = \sqrt{\alpha} - 1$. Максимальный поддерживаемый урожай (Maximal Sustainable Yield) равен $MSY = (\sqrt{\alpha} - 1)^2$, а оптимальное рыболовное усилие $\varphi^* = \frac{(\sqrt{\alpha}-1)}{\sqrt{\alpha}}$. Очевидно, оптимальный режим эксплуатации популяции достижим лишь при условии $\alpha > 1$.

Для модели Риккера задача решается аналогично. Заметим, однако, что здесь возможно лишь численное решение, так как поиск состояния максимальной продуктивности из условия $\alpha x e^{-x} - x \rightarrow \max_x$ предусматривает решение трансцендентного уравнения $\alpha e^{-x^*} = (1 - x^*)^{-1}$. Тем не менее, это не меняет принципиально хода решения, которое также возможно лишь в случае положительного роста популяции, т. е. $\alpha > 1$.

Так находится оптимальный режим управления популяцией (1) при максимизации только одного (экономического) критерия — промышленного изъятия. Предположим, что необходимо отслеживать также некоторый экологический критерий, например, минимальную (при наличии в системе флуктуаций) плотность эксплуатируемой популяции. Ясно, что возникает двухкритериальная задача управления популяцией, предусматривающая одновременно максимизацию как уловов, так и популяционной плотности. На рис. 1 изображен параметрический портрет системы (1), (3), на котором отслеживается изменение обоих максимизируемых критериев при изменяющемся с малым шагом параметре промышленного усилия φ .

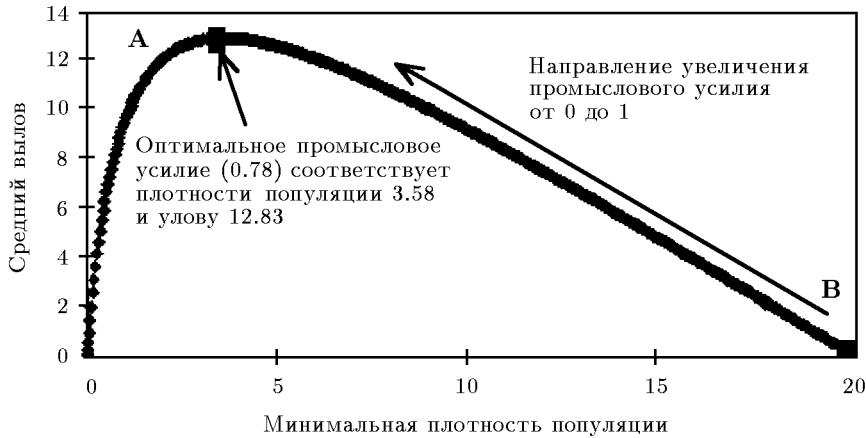


Рис. 1. Параметрический портрет модели Бивертон-Холта. Коэффициент воспроизводства $\alpha = 21$. Отслежено изменение среднего вылова и популяционной плотности при изменении параметра промышленного усилия φ . Правая часть кривой (между точками **A** и **B**) от точки оптимума — множество Парето решений многокритериальной задачи

Легко видеть, что решением задачи является множество неулучшаемых точек (множество Парето), формирующих правую (от точки оптимума **A** однокритериальной задачи) часть кривой. Каждому значению промышленного усилия в пределах от нуля до 0.78 соответствует Парето-оптимальная точка, так как с увеличением φ возрастает средний вылов, но снижается численность популяции. Для моделей с нейтральной конкуренцией типа модели Бивертон-Холта существует единственный максимум величины ежегодно снимаемого урожая, причем увеличение промышленного усилия влечет за собой линейное падение популяционной плотности, а стало быть, — повышение риска вымирания популяции.

Качественно отличный результат получается для моделей с жесткой состязательной внутривидовой конкуренцией. На рис. 2 изображен параметрический портрет модели Риккера (1), (2), на котором также отслеживается изменение обоих максимизируемых критериев при изменяющемся с малым шагом параметре промыслового усилия φ .



Рис. 2. Параметрический портрет модели Риккера. Коэффициент воспроизводства $\alpha = 21$. Отслежено изменение среднего вылова и популяционной плотности при изменении параметра промыслового усилия φ . Множество Парето решений многокритериальной задачи ограничено верхней правой частью кривой между точками **A** и **B**

Как и в предыдущем случае, множество Парето неулучшаемых точек ограничено с левой стороны рисунка точкой **A**, являющейся оптимальным решением однокритериальной задачи максимизации уловов. Однако, в отличие от моделей с нейтральной внутривидовой конкуренцией, введение в систему промысла и увеличение его до некоторых пределов (точка **B**, ограничивающая множество Парето справа на рис. 1) однозначно лишь улучшает ситуацию, как в экономическом, так и в экологическом смысле. Поначалу, с ростом рыболовного усилия, возрастает как ежегодная добыча рыбы, так и нижний предел межгодовых флуктуаций численности стада, что увеличивает живучесть популяции, уменьшая вероятность ее коллапса при критическом падении популяционных размеров. Дальнейшая реакция модели на увеличение промыслового усилия не отличается качественно от предыдущего случая модели Бивертон–Холта.

Понятно, что описанный эксперимент демонстрирует известный эффект стабилизации популяционной динамики в моделях типа модели Риккера при помощи промыслового управления, и мы лишь пытались показать этот результат под иным углом зрения и связать его с постановкой задачи минимизации риска вымирания популяций промысловых видов. Действительно, рассмотрим рис. 3 и рис. 4, на которых изображены бифуркационные диаграммы, соответствующие эксперименту, описанному выше, — множества возможных состояний при каждом из значений изменяемого (бифуркационного) параметра — полученные для модели Риккера (1), (2) при изменении рыболовного усилия φ (доли изъятия),

являющегося бифуркационным параметром и изменяющемся в пределах всех его возможных значений, т.е. от 0 до 1. С ростом промыслового усилия хаотическая динамика ежегодных уловов, увеличивая амплитуду своих колебаний, сменяется строгой цикличностью и, в соответствии с порядком смены режимов, описанным в теореме Шарковского [36] о возникновении хаоса в одномерных отображениях, приходит к устойчивому равновесию. При этом функция среднего вылова имеет единственный максимум по отношению к параметру рыболовного усилия — этот максимум достигается при $\varphi = 0.88$. В противоположность уловам, средняя величина популяционной плотности, проходящей через ту же самую последовательность бифуркаций, что и уловы, монотонно убывает с увеличением промыслового давления на популяцию. Однако, благодаря тому, что в системе (1), (2), в отличие от системы (1), (3), происходят бифуркации, минимальная за период популяционная численность не убывает монотонно, как средняя, а имеет максимум, который достигается в точке бифуркации двухточечного цикла в равновесие — эта точка соответствует значению промыслового усилия 0.66053. Эта бифуркационная точка и является второй точкой (точкой **B**), ограничивающей множество Парето решений двухкритериальной задачи управления на рис. 2.

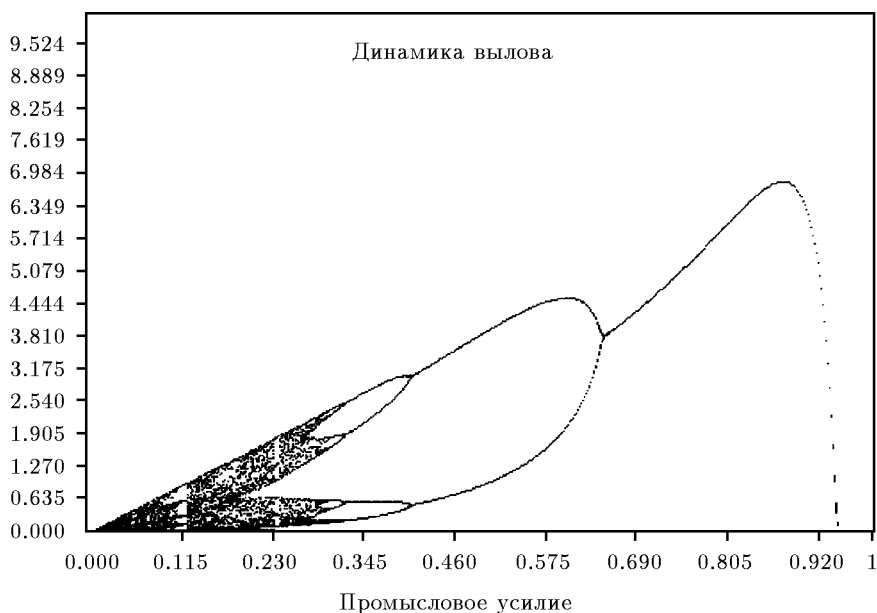


Рис. 3. Бифуркационная диаграмма модели Риккера (1), (2) для коэффициента промыслового усилия (доли изъятия), взятого в качестве бифуркационного параметра и изменяемого в пределе всех возможных значений от 0 до 1. Коэффициент воспроизводства $\alpha = 21$. Отслеживаются изменения динамики среднего вылова

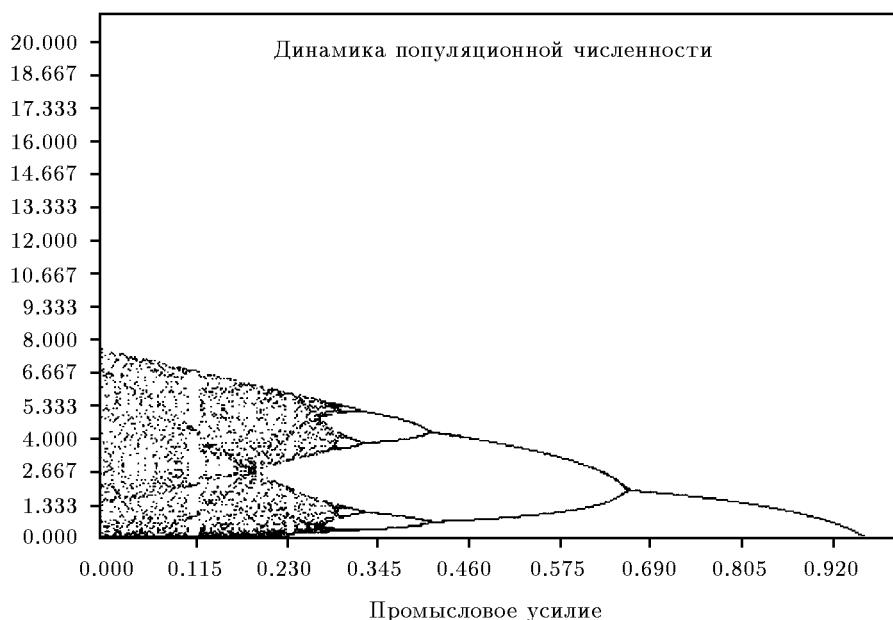


Рис. 4. Бифуркационная диаграмма модели Риккера (1), (2) для коэффициента промыслового усилия φ , взятого в качестве бифуркационного параметра и изменяемого в пределе всех возможных значений от 0 до 1. Коэффициент воспроизводства $\alpha = 21$. Отслеживаются изменения динамики численности популяции

5. Модели с возрастной структурой. Чтобы не усложнять анализ, мы рассмотрели неструктурированные по возрасту популяционные модели. Учет в модели возрастной и размерной структуры не изменит существа выводов, однако он совершенно необходим для практического использования моделей и выработки конкретных рекомендаций по стратегии промысла. Нами разработана сложная имитационная модель структурированной рыбной популяции с нелинейной функцией воспроизводства, включающая в себя возможности учета облова популяции орудиями вылова различного типа селективности. Возможность изменения значения любого параметра модели и широкий спектр предлагаемых пользователю модели средств исследования модели делает эту систему достаточно универсальной и широко применимой к различным рыбным популяциям. Модель и некоторые ее приложения подробно описаны в работе [21]. В частности, при помощи этой системы мы решали многокритериальную задачу оптимизации промысла окуня (*Perca fluviatilis* L.) в некоторых озерах Швейцарии. Рекомендации по размеру ячеи используемых жаберных сетей давались на основании анализа решений этой задачи. При этом учитывалась как необходимость максимизации среднегодовых уловов окуня и численности стада, так и минимизации амплитуды межгодовых колебаний выловов, которые обуславливаются наличием жесткой состязательной внутривидовой конкуренции и канни-

бализмом. На [рис. 5](#) представлен график временных рядов наблюдаемых и рассчитанных на модели уловов окуня в оз. Невшатель. Драматические колебания уловов, явно проявившиеся в начале шестидесятых годов, когда, в связи с применением высоко-уловистых нейлоновых сетей и моторных лодок, резко вырос объем добычи, — источник беспокойства как ученых-ихтиологов, так и рыбаков. Близкие к трехточечному циклу колебания пытаются объяснить как климатическими (температурными) влияниями, так и возможным влиянием эпидемий [37], [38]. Используя данные по популяции окуня оз. Невшатель, мы получили динамику выловов, близкую к наблюдаемой (см. [рис. 5](#)), что является косвенным подтверждением естественности природы трехточечного цикла, обусловленного внутренними динамическими свойствами популяции в этом озере. При этом мы лишь следовали изменениям в рыболовной политике, включающим ограничения на размер ячейки жаберных сетей и на промысловое усилие [38]. Одним из важнейших изменений рыболовных правил было разрешение использования в период с 1978 г. по 1979 г. жаберных сетей с меньшим размером ячеи, а именно 22–23 мм вместо обычно применяемых 28 мм. Этим преследовалась цель «сбить» численность «сильного» поколения, родившегося в 1977 году, и предотвратить дальнейшую цикличность выловов [38]. Как видно из графика ([рис. 5](#)), несмотря на возврат к 28 миллиметровым сетям и запрет других орудий лова, включая спортивные, плачевные плоды перелова популяции, допущенного в «природоохранных» целях, не замедлили сказаться; и после падения численности популяции, сопровождавшегося также катастрофическим падением уловов, динамика популяции приобрела еще более нестабильный характер. Заметим также, что бифуркационный анализ модели в окрестности значений параметров, оцененных для данной популяции (параметры модели роста особи, параметры рождаемости, смертности и пр.), показывает устойчивость трехгодичного цикла относительно переменных модели, сохраняющуюся в значительной области параметрического пространства модели.

6. Модель сообщества эксплуатируемых популяций Азовского моря. При построении модели конкурирующих промысловых рыбных популяций-планктофагов Азовского моря, предназначенной для решения задачи оптимизации промысла и оценки риска вымирания популяций, мы руководствовались следующими требованиями:

- вероятностный характер модели;
- учет в модели основных факторов внешней среды, которые также имеют стохастическую природу;
- учет возрастной структуры популяции, так как различные возрастные группы имеют неодинаковую промысловую ценность;
- многокритериальность задачи, учет вариаций величин вылова и численности.

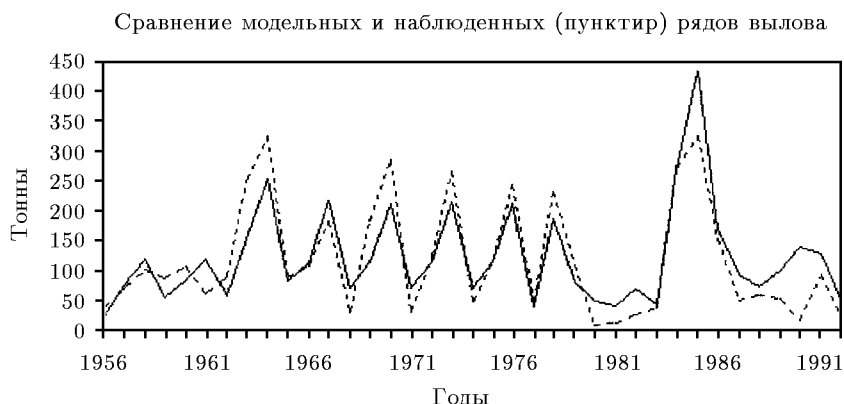


Рис. 5. График временных рядов наблюдаемых и рассчитанных на модели уловов окуня в оз. Невшатель

В качестве объектов моделирования выбраны популяции морских пелагических рыб — хамсы и тюльки. Такой выбор обусловлен большим промысловым значением этих рыб: доля хамсы в общей добыче азовских рыб ранее превышала 50%, уловы тюльки в отдельные годы достигали 1.2 млн. ц. Ухудшение условий естественного воспроизводства и обитания привело к значительному снижению численности популяций. Управление в таких условиях должно быть апробировано на математических моделях. При моделировании популяций тюльки и хамсы необходимо рассматривать их как двухвидовое сообщество, основа взаимоотношений в котором — конкуренция за ограниченные кормовые ресурсы. Вместе с тем, экология этих рыб настолько различна (тюлька — азовский эндемик, хамса зимует в Черном море, мигрируя в Азовское море весной для размножения и питания), что изменение экологической обстановки в Азовском море по-разному сказывается на их динамике.

Модели динамики численности предназначены для долгосрочного прогнозирования состояния популяций и перспективного планирования промысла, поэтому в них рассматриваются процессы, присущие годовому циклу жизнедеятельности. Используемая методика моделирования представляет собой синтез имитационного моделирования и методов регрессионного анализа. Последние служат для оценки параметров уравнения, связывающего численность пополнения с численностью нерестовой части популяции и значениями внешних факторов, влияющих на воспроизводство. В отличие от традиционных методов регрессионного анализа, когда коэффициенты уравнения, связывающего две (или более) наблюдаемые величины, лишены физического смысла, здесь задается содержательный вид функциональных зависимостей. В этом случае коэффициенты, хотя и являются статистическими осредненными проявлениями многих факторов, допускают экологическую интерпретацию [31], [32].

В соответствии с биологическими представлениями популяции хамсы и тюльки — короткоциклических рыб, нерестящихся на второй год жизни — разбиты на две возрастные группы: рыб в возрасте до одного года (годовиков) и половозрелых рыб, участвующих в воспроизводстве (производителей).

Моделирование воспроизводства. Наиболее сложный для формализации этап жизненного цикла рыб — воспроизводство. Интегральный коэффициент выживаемости популяции определяется множеством факторов, влияние каждого из которых в отдельности оценить трудно. Статистический анализ рядов многолетних наблюдений эффективности нереста позволяет определить его величину. Модель воспроизводства популяции основана на гипотезе о существовании функциональной зависимости между численностью нерестящихся особей (производителей) и численностью пополнения [30]. Эта зависимость осложнена влиянием различных природных факторов, поэтому анализ данных только о численности возрастных групп недостаточен для нахождения вида функции воспроизводства. В настоящей работе в качестве основных факторов внешней среды, влияющих на воспроизводство, принимались пресноводный речной сток и соленость моря. Этот выбор обусловлен, в первую очередь, важностью речного стока, определяющего основные химические и биологические процессы в море.

Согласно представлениям экологов, зависимость от внешних факторов характеризуется оптимальным значением и границами интервала толерантности. Существование и успешная жизнедеятельность организмов возможны внутри интервала толерантности; по мере удаления от оптимума растет подавляющее влияние рассматриваемого фактора. Таким представлениям отвечает зависимость Гаусса; она и была использована при построении параметрической формы зависимости эффективности воспроизводства от солености моря S и объема речного стока Q :

$$\Phi(S) = \exp \left\{ - \left(\frac{S - S_{\text{opt}}}{\sigma_S} \right)^2 \right\}, \quad \Phi(Q) = \exp \left\{ - \left(\frac{Q - Q_{\text{opt}}}{\sigma_Q} \right)^2 \right\}.$$

Здесь S_{opt} и Q_{opt} — оптимальные для воспроизводства значения солености и стока, σ_S и σ_Q — стандартные отклонения, характеризующие ширину интервалов толерантности. Такая форма параметризации позволяет определить значения S_{opt} , Q_{opt} , σ_S и σ_Q методами регрессионного анализа по данным многолетних наблюдений численности возрастных групп популяций, стока и солености.

Как показал анализ различных функциональных зависимостей, используемых в математической экологии для связи численности возрастных групп, функция Риккера [34], модифицированная введением зависимости от солености моря и объема речного стока, позволяет с достаточно высокой степенью точности описать связь числа потомков и производителей моделируемых популяций.

Функция воспроизводства будет иметь вид:

$$N_1^{t+1} = \alpha N_2^t e^{-bN_2} e^{-\gamma K^t} \exp \left\{ - \left(\frac{S - S_{\text{opt}}}{\sigma_S} \right)^2 \right\} \exp \left\{ - \left(\frac{Q - Q_{\text{opt}}}{\sigma_Q} \right)^2 \right\}. \quad (4)$$

Параметр α в данном случае может быть интерпретирован как показатель среднего удельного воспроизводства при отсутствии внутри- и межвидовой конкуренции и оптимальных значениях солености и стока. Параметр b характеризует интенсивность внутривидовой конкуренции.

Сомножитель $\Phi(K) = e^{-\gamma K^t}$, где K^t — численность популяции-конкурента, а γ — интенсивность межвидовой конкуренции, описывает влияние конкурирующей популяции.

Переход из младшей возрастной группы в следующую определяется величиной коэффициента выживаемости q_i ($0 < q_i < 1$), показывающего, какая доля особей i -й возрастной группы в течение года перешла в $(i+1)$ -ю группу. Величина q_i зависит от действия комплекса внешних и внутренних условий. Биологические исследования дают весьма приближительную оценку коэффициента выживаемости. В настоящей работе q_i определялись методом наименьших квадратов, из условия максимального совпадения расчетных данных с фактическим рядом.

Модель динамики популяций хамсы и тюльки. Как уже отмечалось, популяции тюльки и хамсы необходимо рассматривать как единое сообщество. Сходные требования к гидрометеорологическим условиям, пересечение ареалов, а главное — использование одного и того же кормового ресурса, определяют значительное взаимное влияние этих популяций. Конкурентные отношения носят достаточно напряженный характер. Ихтиологами отмечено [39], что «многочисленными исследованиями, выполненными по изучению пелагических рыб — хамсы и тюльки — доказано, что они питаются сходными организмами и являются конкурентами, а кормовые ресурсы пелагиали достаточно интенсивно используются и свободных резервов нет».

Общий вид модели следующий:

$$\begin{aligned} N_1^{t+1} &= f_1(N_2^t, S^t, Q^t, K_2^t, \zeta^t); & N_2^{t+1} &= (N_1^{t+1} + q_1, N_2^t)(1 - \nu_1^t); \\ K_1^{t+1} &= f_2(K_2^{t+1}, S^t, Q^t, N_2^t, \zeta^t); & K_2^{t+1} &= (K_1^{t+1} + q_2, K_2^t)(1 - \nu_2^t). \end{aligned} \quad (5)$$

Здесь f_1 и f_2 — функции воспроизводства, имеющие вид (4), N_1^t — численность годовиков хамсы, K_1^t — численность годовиков тюльки в год t , N_2^t , K_2^t — численность производителей хамсы и тюльки, соответственно.

Математическая модель позволяет дать строгую постановку задачи оптимального управления промысловой популяцией. Под оптимальным управлением популяцией будем понимать определение промысловой политики, с одной стороны, способствующей достижению одной или

нескольких целей, означающих наиболее полное использование биологического потенциала популяции, и, с другой стороны, экологически безопасной, т.е. обеспечивающей сохранение численности популяции на безопасном уровне, определяемом из экологических и генетических соображений.

Управление двухвидовым сообществом. Управление промыслом в случае двух видов — задача, решаемая нами на основе модели (5), — значительно отличается от управления изолированной популяцией. Изменение промыслового пресса на одну из популяций опосредованно, через изменение обеспеченности кормом, скажется на состоянии другой и повлечет изменение промыслового воздействия на эту популяцию. Оптимальное управление предусматривает одновременное использование потенциала обеих популяций.

Пусть

$$B_1 = \frac{1}{T} \sum_1^T \nu_1^t p_1 N_2^t, \quad B_2 = \frac{1}{T} \sum_1^T \nu_2^t p_2 K_2^t$$

— оценки математического ожидания биомассы среднегодового вылова хамсы и тюльки, где p_1 — средний вес (цена) одной особи хамсы, p_2 — тюльки. Задача заключается в нахождении вектора $\nu = (\nu_1, \nu_2)$, максимизирующего математическое ожидание биомассы суммарного улова обеих популяций при ограничениях, накладываемых уравнениями модели (5):

$$\max_{\nu_1, \nu_2} (B_1 + B_2), \quad B_1 = \frac{1}{T} \sum_1^T \nu_1^t p_1 N_2^t, \quad B_2 = \frac{1}{T} \sum_1^T \nu_2^t p_2 K_2^t,$$

$$\begin{aligned} N_1^{t+1} &= f_1(N_2^t, S^t, Q^t, K_2^t, \zeta^t), & N_2^{t+1} &= (N_1^{t+1} + q_1, N_2^t)(1 - \nu_1^t), \\ K_1^{t+1} &= f_2(K_2^{t+1}, S^t, Q^t, N_2^t, \zeta^t), & K_2^{t+1} &= (K_1^{t+1} + q_2, K_2^t)(1 - \nu_2^t). \end{aligned} \quad (6)$$

В [40] показано, что оптимальное управление в модели конкурирующих популяций стационарно, т.е. ежегодно вылавливаются одни и те же доли каждой популяции: $\nu_1^t = \nu_1$, $\nu_2^t = \nu_2$.

При такой постановке задачи в случайной среде возможна переэксплуатация популяции. В качестве экологических ограничений потребуем, чтобы численность популяций не опускалась ниже некоторых критических значений. Пусть N_{\min} и K_{\min} — минимальная численность рассматриваемых популяций за период наблюдения. Дополним задачу (6) ограничениями:

$$N_2^t \geq \alpha N_{\min}, \quad K_2^t \geq \alpha K_{\min}. \quad (7)$$

Параметр α характеризует «жесткость» ограничений, принимаемый уровень экологического риска. Усиление экологических ограничений — рост α — существенно снижает величину максимального улова и оптимальные нормы вылова.

При долгосрочном планировании наряду с величиной улова не менее важной характеристикой является его стабильность. Пусть требуется увеличить величину улова одной из популяций при одновременном уменьшении межгодовых вариаций улова, мерой которых может служить значение дисперсии улова $\sigma_i^2(N)$, и фиксированном вылове другой:

$$B_i(N) \rightarrow \max, \quad \sigma_i(N) \rightarrow \min, \quad i = 1, 2, \quad (8)$$

при выполнении ограничений (6), (7).

Для исследования многокритериальной задачи применим подход Парето.

На рис. 6 приведена зависимость улова хамсы и его среднеквадратичного отклонения от интенсивности промысла. Зависимость немонотонна, имеет сложный вид. Рост средней величины улова, как правило, сопровождается ростом его нестабильности, поэтому решением многокритериальной задачи (8) будет совокупность компромиссных стратегий эксплуатации. На рис. 7 эта зависимость представлена в осях B, σ . Здесь выделено множество неулучшаемых, Парето-оптимальных стратегий. Отклонение от них влечет либо падение уловов, либо рост их дисперсии. Окончательный выбор наиболее приемлемой с практической точки зрения политики промысла должен осуществляться экспертным путем.

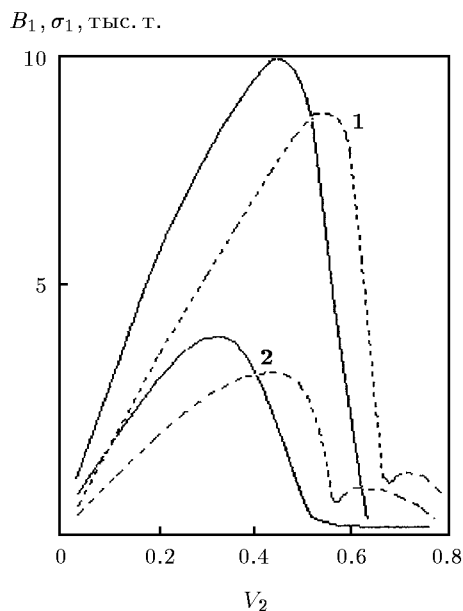


Рис. 6. Зависимость биомассы B_1 (сплошная кривая) и среднеквадратичного отклонения σ_1 (штриховая кривая) улова хамсы в Азовском море от интенсивности промысла при постоянной норме вылова тюльки ν_2 : 0,50 (1), 0,05 (2)

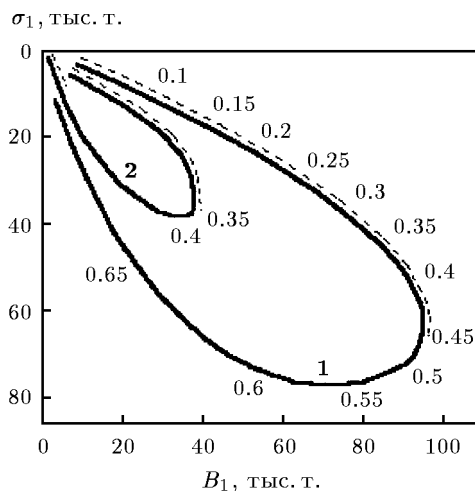


Рис. 7. Зависимость между биомассой B_1 и среднеквадратическим отклонением σ_1 улова хамсы при постоянной норме вылова тюльки ν_2 : 0.50 (1), 0.05 (2). Штриховкой выделено множество неулучшаемых, Парето-оптимальных стратегий

Приведенная здесь модель и оптимизационные методы позволяют проследить взаимосвязь конкуренции популяций с различными вариантами их селективного облова. В табл. 1 представлена зависимость оптимальной нормы эксплуатации одной из популяций при фиксированном вылове второй. Интенсивный вылов одной из популяций, ведущий к ее угнетению, позволяет конкурирующей популяции достигать более высоких значений численности, а это, в свою очередь, определяет более высокие оптимальные нормы промысла и уловы.

Таблица 1. Изменение улова и оптимальной нормы вылова популяции хамсы при различной интенсивности вылова тюльки

Доля вылова тюльки	Максимальный улов хамсы (тыс.т)	Оптимальная норма вылова хамсы	Доля вылова тюльки	Максимальный улов хамсы (тыс. т.)	Оптимальная норма вылова хамсы
0.10	40.20	0.35	0.60	110.74	0.55
0.20	47.77	0.35	0.70	110.84	0.55
0.30	56.61	0.40	0.80	110.85	0.55
0.40	69.73	0.40	0.90	110.86	0.55
0.50	92.26	0.45			0.55

7. Обсуждение. В отличие от моделей с состязательной конкуренцией типа Риккера, модели с нейтральной конкуренцией не имеют хаотических и циклических режимов. Их динамика — равновесие, которое непрерывно изменяется с непрерывным изменением модельных параметров. Отсюда и более простой вид параметрического портрета и множества Парето. Риск вымирания популяций, допускающих описание

такими моделями, не может быть уменьшен за счет промыслового изъятия, так как это возможно в моделях с жесткой конкуренцией типа Риккера. Мероприятия по охране таких видов должны задействовать другие механизмы, однако их эффективность должна исследоваться на иных, специальных моделях, которые в настоящей работе не рассматриваются (см., например, [29]). Множество возможных решений на рис. 1 включает в себя точку полного запрета промысла, гарантирующую минимум риска вымирания популяции для модели Бивертон–Холта.

К сожалению, в литературе порой не делается четкого различия между двумя типами конкурентных отношений, что приводит к недоразумениям, когда промысел упоминается как положительное при небольших рыболовных усилиях воздействие на популяцию, якобы всегда стабилизирующее популяционные колебания. Необходимо осознавать, что вывод о стабилизирующем флуктуации влиянии промысла зависит от природы таких флуктуаций. Стабилизировать можно стадо, имеющее действительно динамическую основу хаотических колебаний численности. Если же межгодовая вариация выловов и самой популяции возникает по причине нестабильности факторов среды, изменяющих в конечном итоге демографические параметры рождаемости и смертности, то ни о каком положительном воздействии «умеренного» промысла говорить не приходится. Напротив, и это легко показать на модели, введение промысла в стохастической популяционной модели непременно приведет к снижению как среднего, так и минимального уровней популяционной плотности и, приблизив его к нижнему критическому уровню, поднимет вероятность вымирания популяции.

Из сопоставления рис. 3 и рис. 4 видно, что максимизация лишь экономического критерия легко и незаметно приводит эксплуатируемую популяцию к перелову, когда размер популяции, а затем и уловы снижаются значительно при незначительном отклонении рыболовного усилия в большую сторону от оптимума. Заметим, что нами рассмотрена лишь стратегия фиксированного промыслового усилия, являющаяся стратегией устойчивой, т. е. решение задачи максимизации промысла, реализующееся в условиях фиксации усилия (числа сетей, числа рыбаков и т. п.), является устойчивым равновесием. Известно, что регулирование, осуществляемое посредством фиксации квот промыслового изъятия, приводит к неустойчивости системы в окрестности той же самой оптимальной точки, при этом даже незначительные колебания внешних воздействий быстро приводят систему к гибели (нулевому устойчивому равновесию).

Результаты имитационных расчетов динамики популяции окуня оз. Невшаталь показывают, что восстановление популяции окуня после перелова, допущенного при введении в период 1978–1979 гг. сетей с ячейкой меньшего размера, в модели происходит быстрее, на два года раньше, чем это было в действительности. Чтобы получить более реальную картину, показанную на рис. 5, нам пришлось более чем в пять раз сни-

зить значение коэффициента выживания икринок в период с 1980 г. по 1982 г., что интерпретируется как распространение заболеваний, ухудшение условий воспроизводства и ослабление популяции в этот период. Другого объяснения низких уловов в 1982 и 1983 гг. ихтиологи, изучающие данную популяцию, дать не могут (окунь относится к видам с коротким жизненным циклом, обычно быстро восстанавливающим свою численность). Предположение об ухудшении условий воспроизводства окуня в начале восьмидесятых годов косвенно подтверждается падением уловов также в других озерах Швейцарии в тот же самый период [41]. Во всяком случае, представляется весьма вероятным, что падение популяционной численности в результате перелома 1979 года должно было значительно повысить уязвимость популяции при такого рода демографических катастрофах.

Благодарим К. Риглера и Б. Буттикера (Офис Охраны Фауны кантона Во, Швейцария) за предоставленные данные по оз. Невшатель. Использованы компьютерные программы «HarPo» (Harvesting Populations), «PERCH» (Population Effects and Research on Commercial Harvesting), написанные Ю. В. Тютюновым, и модели конкурирующих промысловых рыбных популяций-планктофагов Азовского моря (автор — Н. И. Обущенко). Работа выполнена при поддержке Международного фонда научных исследований (грант NRP000), Российского фонда Фундаментальных исследований (грант 95-01-00413) и гранта программы INTAS (94-1533).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Муссеев Н. Н. Математические задачи системного анализа. М.: Наука, 1981, 488 с.
2. Bartlett M. S. Stochastic Population Models in Ecology and Epidemiology. London: Methuen, 1990.
3. *Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigation.* / Ed. by M. E. Gilpin, I. Hanski. New York–London: Academic Press, 1991, 336 p.
4. Ginzburg L. R., Slobodkin L. B., Jonson K., Bindman A. G. Quasiextinction probabilities as a measure of impact on population growth. — Risk Anal., 1982, v. 2, p. 171–181.
5. Akçakaya H. R. A method for simulating demographic stochasticity. — Ecol. Model., 1991, v. 54, p. 133–136.
6. Akçakaya H. R., Ginzburg L. R. Community construction: specification versus invasion. — Trends Ecol. Evol., 1991, v. 6, p. 100–101.
7. Akçakaya H. R., Ginzburg L. R. Ecological risk analysis for single and multiple populations. — In: Species Conservation: A Population Biological Approach. / Ed. by A. Seitz and V. Loeschke. Basel: Birkhäuser, 1991, p. 78–87.
8. Ferson S., Akçakaya H. R. RAMAS/age: Modelling Fluctuations in Age Structured Populations. User's Manual. Applied Biomathematics. New York: Setauket, 1990.
9. Akçakaya H. R., Ferson S. RAMAS/space: Spatially Structured Populations Models for Conservation Biology. User's Manual. Version 1.2. Applied Biomathematics. New York: Setauket, 1992.
10. Burgman M. A., Ferson S., Akçakaya H. R. Risk Assessment in Conservation Biology.

- London: Chapman and Hall, 1992, 314 p.
11. Домбровский Ю. А. Пространственные структуры и живучесть популяции. — Ж. общ. биол., 1985, № 2, с. 278–283.
 12. Домбровский Ю. А., Тютюнов Ю. В. Структура ареала, подвижность особей и живучесть популяции. — Ж. общ. биол., 1987, № 4, с. 493–498.
 13. Dombrovsky Yu., Tyutyunov Yu. Spatial structures and viability of populations systems. — *Studia Biophys.*, 1988, v. 126, № 2, p. 123–130.
 14. Домбровский Ю. А., Тютюнов Ю. В. О связи видового разнообразия с территориальными размерами изолятов. — *Экология*, 1987, № 3, с. 3–7.
 15. Levins R. Extinction. — In: *Some Mathematical Problems in Biology.* / Ed. by M. Gasterhaber. Providence R. I.: Amer. Math. Soc., 1970, p. 77–107.
 16. Hanski I. Single-species spatial dynamics may contribute to long rarity and commonness. — *Ecology*, 1985, v. 66, p. 335–345.
 17. Hanski I. Single-species metapopulation dynamics: concepts, model and observations. — *Biol. J. Linn. Soc.*, 1991, v. 42, p. 17–38.
 18. Tyutyunov Yu., Dombrovsky Yu., Arditi R., Surkov F. The influence of dispersal behaviour on metapopulation viability. — *J. Biol. Syst.*, 1995 (в печати).
 19. Manly B. F. J. POPSYS Series 1: Stage Frequency Analysis, Version 1.02. Ecological System Analysis. Pullman, WA, 1990.
 20. Berryman A. A. POPSYS Series 2: Two-species Analysis, Version 1.0. Ecological System Analysis, Pullman, WA, 1990.
 21. Tyutyunov Yu., Arditi R., Büttiker B., Dombrovsky Yu., Staub E. Modelling fluctuation and optimal harvesting in perch population. — *Ecol. Model.*, 1993, v. 69, p. 19–42.
 22. Рациональное использование водных ресурсов бассейна Азовского моря. Под ред. И. И. Воровича. Математические модели. М.: Наука, 1981, 360 с.
 23. Beddington J. R., Taylor D. B. Optimum age specific harvesting of a population. — *Biometrics*, 1973, v. 29, p. 801–809.
 24. Getz W. M., Haight R. G. Population Harvesting: Demographic Models of Fishes, Forest and Animal Resources. Princeton: Princeton Univ. Press, 1989.
 25. Домбровский Ю. А. Оптимальное управление популяцией в стохастической среде. — Изв. СКНЦ ВШ. Естеств. науки, 1976, № 4, с. 83–89.
 26. Домбровский Ю. А. Оптимальный сбор урожая в модели популяции с перерывающими поколениями. — *Вопросы киберн.*, 1979, т. 52, с. 48–59.
 27. Arditi R., Dacorogna B. Maximum sustainable yield of populations with continuous age-structure. — *Math. Biosci.*, 1992, v. 110, p. 253–270.
 28. Dacorogna B., Weissbaum F., Arditi R. Maximum sustainable yield with continuous age and density-dependent recruitment. — *Math. Biosci.*, 1994, v. 120, p. 99–126.
 29. Домбровский Ю. А., Шустова В. Л. Исследование имитационной модели для оптимизации управления водохранилищем. — *Водные ресурсы*, 1984, № 4, с. 12–22.
 30. Ворович И. И., Домбровский Ю. А., Обущенко Н. И., Сурков Ф. А. Имитационное моделирование динамики численности рыбных популяций Азовского моря. — Докл. АН СССР, 1986, т. 289, № 4, с. 809–812.
 31. Ворович И. И., Домбровский Ю. А., Обущенко Н. И., Сурков Ф. А. Задача оптимального управления промыслом конкурирующих рыбных популяций Азовского моря. — Докл. АН СССР, 1989, т. 305, № 4, с. 790–793.
 32. Ворович И. И., Домбровский Ю. А., Обущенко Н. И., Сурков Ф. А. Задачи оптимизации промысла рыбных популяций: неопределенность прогноза и нелинейность зависимости улова от численности. — Докл. АН СССР, 1989, т. 308, № 3, с. 548–551.
 33. Домбровский Ю. А., Обущенко Н. И., Тютюнов Ю. В. Рыбные популяции в стохастической среде: Модели управления и выживаемости. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского ун-та, 1991, 160 с.
 34. Ricker W. E. Stock and recruitment. — *J. Fish. Res. Bd Can.*, 1954, v. 11, p. 559–623.

35. *Beverton R. J. H., Holt S. J.* On the dynamics of exploited fish populations. — UK Min. Agric. Fish Food, Fishery Investigations (Ser. 2), 1957, v. 19, p. 1–533.
36. *Шарковский А. Н.* Существование циклов непрерывного преобразования прямой в себя. — Укр. матем. ж., 1964, т. 16, № 1, с. 61–71.
37. *Büttiker B., Staub E.* Simulation of perch (*Perca fluviatilis* L.) population dynamics in Lake Constance. — Bull. Soc. vaud. Sc. nat., 1992, v. 82, p. 67–85.
38. *Pattay D.* Contribution à l'aménagement de la pêche dans le lac de Neuchâtel. — Commission intercantonale de la pêche dans le lac de Neuchâtel, 1978, 221 p.
39. *Бронфман А. М., Дубинина В. Г., Макарова Г. Д.* Гидрологические и гидрохимические основы продуктивности Азовского моря. М.: Пищевая промышленность, 1979, 288 с.
40. *Скалецкая Е. И., Фрисман Е. Я., Шапиро А. П.* Дискретные модели динамики численности и оптимизации промысла. М.: Наука, 1979, 168 с.
41. *Staub E., Büttiker B., Krämer A.* Grundlagen für Modellsimulationen zur Bewirtschaftung des Barsches (*Perca fluviatilis* L.) im Bodensee. — Schriftenreihe Fischerei, B. 46, Bundesamt für Umweltschutz, Bern, 1987, 40 p.