

МЕТОДИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РЫБОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 639.2.053.7+573.22.087.1.001.57

**К ФЕНОМЕНОЛОГИИ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ ГОРБУШИ  
НА ПРИМЕРЕ САХАЛИНО-КУРИЛЬСКИХ СТАД**

© 2018 г. А.А. Михеев

Сахалинский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства  
и океанографии, Южно-Сахалинск, 693023

E-mail: a.mikheev@sakhniro.ru

Поступила в редакцию 06.03.2017 г.

С помощью простой феноменологической модели, основанной на дискретном отображении Рикера, показано, что у популяций горбуши смежных генераций, находящихся в равновесном состоянии, может нарушаться двухлетняя цикличность в результате резких сокращений емкости среды, даже кратковременных. Выявлено, что все сбои регулярной динамики уловов в имеющемся историческом периоде наблюдений приурочены к пикам во временных рядах индексов активности Солнца. Выдвинута гипотеза о том, что указанные сбои сопряжены с переходом горбуши в масштабах региона с одного уровня обилия на другой. Рассмотрен прикладной аспект этой гипотезы в задаче прогнозирования уловов горбуши, базирующийся на положениях теории русел и джokers. *Ключевые слова:* сахалино-курильская горбуша, смена доминант, дискретное отображение Рикера, нелинейная динамика, русла и джokers, емкость среды, солнечная активность.

**ВВЕДЕНИЕ**

Драматическая путина горбуши 2015 г. в очередной раз продемонстрировала, что целый ряд вопросов, касающихся популяционной динамики этого вида лососей, все еще остается без ответа. Так, например, достоверно не установлены причины появления непредсказуемых флуктуаций численности, нарушающих двухгодичную цикличность.

Имеющиеся ряды данных о вылове показывают, что катастрофические провалы сахалинской горбуши высокочисленной генеративной линии, как правило, сопровождаются взлетами численности существенно менее обильных поколений смежных лет. Иначе говоря, происходит то, что часто именуют сменой доминант. Однако в случае сахалинской горбуши нарушение двухлетней цикличности в уровне численности носит непродолжительный характер, и говорить о полноценной смене доминант не приходится. Скорее это выглядит как сбои в чередовании периодов регулярной цикличности с доминирова-

нием одной генеративной линии над другой. Вместе с тем ретроспективный анализ выявил в указанной последовательности некоторую закономерность, не поддающуюся объяснению с позиций имеющихся знаний о биологии и экологии данного вида.

В этой связи делается попытка дать непротиворечивое объяснение указанным феноменам через поиск логической и фактологической согласованности между ними. Справедливо возникает вопрос: а почему, собственно, нужно обратиться к феноменологии? Как известно, феноменологический подход структурирует совокупность знаний и наблюдений, определяющих взаимосвязь между различными явлениями в соответствии с фундаментальной теорией, но непосредственно из этой теории не следующих. Уравнения феноменологической модели, как правило, не имеют теоретического подтверждения в том смысле, что они не выводятся из законов фундаментальной теории и мотивируются исключительно на основе феномено-

логических рассматриваний (Cartwright et al., 1995). Кроме того, феноменология по большей части носит описательный характер, что отделяет ее и от эксперимента, и от теории.

Феноменологические модели могут быть определены различными, хотя и связанными, путями. Согласно традиционному взгляду, это модели, которые представляют только наблюдаемые свойства изучаемых объектов и воздерживаются от объяснения скрытых механизмов. Другой подход полагает такие модели полностью независимыми от теории (McMullin, 1968). Однако такой подход кажется излишне жестким и односторонним. Процесс построения многих моделей, потерпевший неудачу на базе строгой теории, шел затем по пути ассоциирования с теоретическими принципами и законами. Например, известная феноменологическая модель атомного ядра как капли жидкости использует, помимо прочего, такие свойства, как поверхностное натяжение или заряд, берущие начало из гидродинамики и электродинамики соответственно. Более близким к теме данной статьи примером можно назвать применение феноменологических принципов термодинамики и статистической механики к описанию структуры биологического сообщества взамен попытки вывести законы взаимодействия слагающих биоценоз популяций непосредственно из законов термодинамики (Свирижев, 1991).

Аналогично в отношении сахалинской горбуши не ставится задача построения общей теории формирования урожайности поколений, а лишь делается акцентированная попытка частного объяснения динамики ее вылова. Следует признать, что эта мера вынужденная, поскольку на сегодня недостаточно ни научных фактов, ни выявленных причинно-следственных коммутаций, позволяющих возводить теоретические конструкции, объясняющие наблюдаемую динамику численности, в том числе резкие флуктуации.

Что же нам предлагает теория популяционной динамики горбуши, из которой будет выводиться феноменологическая

модель и с которой придется соотносить искомые объяснения? Очевидно, что в фундаменте названной теории лежат представления о формировании пополнения и все то, что касается жизненного цикла горбуши и выживаемости на разных его этапах (Ricker, 1954, 1964, 1972, 1995; Бирман, 1985; Радченко, Рассадников, 1997; Карпенко, 1998). Не менее важными в рассматриваемом контексте видятся место и роль горбуши в морских экосистемах (Шунтов, 1994), а также влияние климата, включая так называемый «режимный сдвиг» (Kawasaki, 2013). Как следствие последнего представляют интерес корреляции с глобальными климатическими индексами (Beamish, Bouillon, 1993; Кляшторин, Сидоренков, 1996; Beamish et al., 1999; Кляшторин, 2000; Котенев и др., 2014) и непосредственно с солнечным циклом (Бирман, 1985; Радченко, 2006).

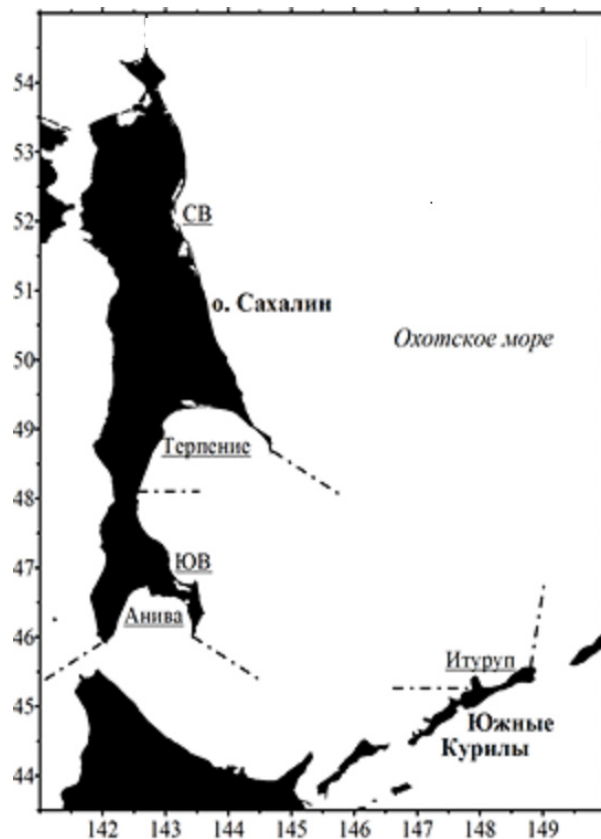
Отсюда вытекают представления о критическом периоде формирования численности горбуши. Пространственная ограниченность комфортных условий для производителей в речной период нереста и для подрастания молоди на ранних этапах жизненного цикла предрасполагает к наличию плотностного фактора в популяционной динамике. В указанные периоды времени любые неблагоприятные изменения в среде обитания усиливают прямое воздействие разнообразных лимитирующих факторов. Как следствие, создаются предпосылки для воспроизводства с выраженным оптимумом, адекватным геометрическим образом которого является «куполообразная» кривая родители—потомки. Важной отличительной особенностью горбуши является и то, что она, обладая однократным нерестом и фиксированной продолжительностью жизни, образует неперекрывающиеся поколения. В этом случае идеальной моделью для динамики численности популяции будет дискретное квадратичное отображение отрезка на вещественной числовой оси в себя (Михеев, 1996). На данной основе создавались многие феноменологические модели попу-

ляционной динамики горбуши. С помощью дискретного отображения Рикера, относящегося к классу квадратичных, было показано, что популяционная динамика горбуши обладает потенциальным набором сценариев динамического поведения: от равновесия до так называемого детерминированного хаоса (Скалецкая и др., 1979). Использование гипотезы об универсальном репродуктивном потенциале позволило связать тип популяционной динамики, описываемой дискретным квадратичным отображением, с уровнем численности (Михеев, 1996; Mikheyev, 1996). Указанная модель была применена к данным по уловам горбуши смежных генеративных линий из двух сахалинских районов (Михеев, 1996). Для объяснения смены доминант была предложена динамическая модель на основе системы дискретных отображений Рикера с кросс-регуляцией (Животовский и др., 1996). Указанная модель продемонстрировала смену доминант как перескок из одного неустойчивого состояния в другое в результате возникновения хаотического режима. Отдельно следует отметить феноменологическую модель, показавшую на основе теории резонанса присутствие в динамике уловов горбуши гармоник, генерируемых солнечным циклом (Суханов, 1997).

Следуя рекомендации одного известного в мире финансиста, имя которого по некоторым причинам не упоминаем, мы не ставили своей задачей построение общей теории, а хотели сосредоточиться лишь на частичном объяснении динамики. В свете вышеизложенного и была предпринята попытка построить для сахалино-курильской горбуши феноменологическую модель, описывающую появление флуктуаций на фоне регулярной цикличности. Данная статья представляет результаты этой попытки.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования послужили данные о вылове из районов воспроизводства горбуши, показанных на рис. 1.



**Рис. 1.** Районы воспроизводства горбуши в Сахалино-Курильском регионе, используемые в исследовании: Анива — зал. Анива от м. Анива до м. Крильон; ЮВ — юго-восточное побережье от м. Анива до м. Тихий; Терпение — акватория у восточного побережья от м. Тихий до м. Терпения, СВ — северо-восточное побережье от м. Терпения до м. Елизаветы; Итуруп — зал. Курильский и Простор, (— · —) — границы районов.

Здесь следует сразу оговорить три момента. Во-первых, в предлагаемой статье, часто говоря о популяции, подразумеваем ее не в истинном значении этого термина, т. е. не как генетически изолированную видовую единицу, а общее сахалино-курильское стадо как совокупность всех популяций и локальных стад данного региона. Такое упрощение используется только в отношении зависимости родители—потомки, что, на наш взгляд, правомерно. Действительно, если указанная зависимость выполняется по каждой отдельной популяции или локальному стаду, то она будет приблизительно справедлива и для совокупной численности, поскольку сумма рикеровских функций — это снова

рикеровская функция, но только уже с другими параметрами. Во-вторых, зависимость родители—потомки можно получить лишь по переменному нерестовому запасу. Например, когда производителями является все то, что не смогли выловить. На практике это, скорее всего, и происходит, так как контроль над заполнением нерестилищ крайне ограничен. В третьих, практикуемый способ оценки возврата делает его приблизительно пропорциональным и близким по величине к вылову, что и допускается в предлагаемой статье. Используемые данные подтверждают это предположение (рис. 2).

В фундамент методологии исследования положены, выражаясь метафорически, два камня. Первый состоит из представлений о динамических режимах, формируемых с помощью дискретных отображений Рикера (Скалецкая и др., 1979). Второй возникает из теории русел и джokers — подхода к прогнозированию динамики сложных нелинейных систем, в котором используется понижение размерности фазового пространства, т.е. числа прогнозируемых переменных и процессов (Малинецкий, Потапов, 2002). Касательно указанной методологии дадим небольшие пояснения, в которых она, по-видимому, нуждается.

Дискретное отображение Рикера выводится из одноименной функции, описыва-

ющей зависимость числа потомков  $R_t$  в год  $t$  от количества родителей  $S_{t-1}$  в предыдущий год (Ricker, 1954):

$$R_{t+1} = aS_t e^{-bS_t}, \quad (1)$$

где  $a$  — коэффициент репродукции;  $b$  — показатель лимитирования по плотности.

Функция Рикера имеет единственный максимум в точке  $S_{\text{опт}} = \frac{1}{b}$ , интерпретируемой обычно как оптимальный нерестовый запас. Если обозначить символом  $k$  так называемый коэффициент возврата, а через  $k'$  — долю вылова в возврате  $N_t$ , то простые преобразования уравнения (1) —

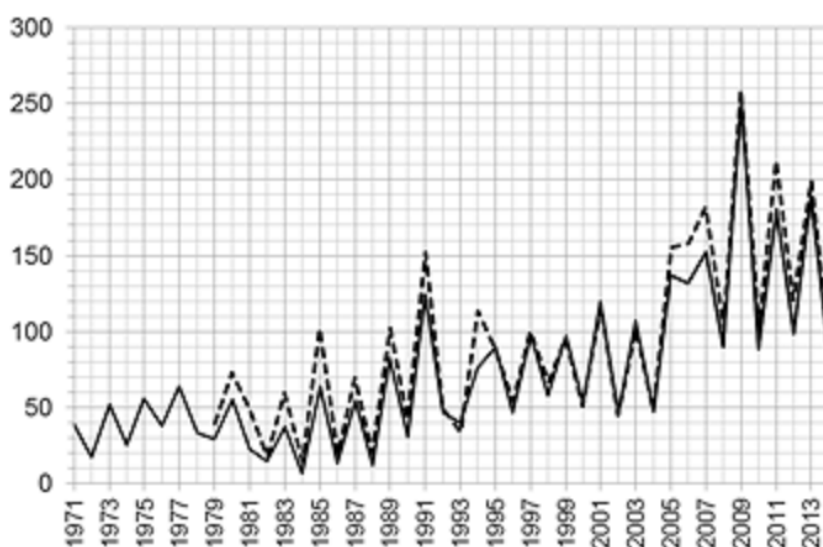
$$\begin{aligned} S_t &= (1 - k')N_t, \quad N_{t+2} = kR_{t+1} = \\ &= ka(1 - k')N_t e^{-b(1 - k')N_t}, \\ bN_{t+2} &= kab(1 - k')N_t e^{-b(1 - k')N_t}, \\ \alpha &= (1 - k')ka, \quad x_t = b(1 - k')N_t = S_t/S_{\text{опт}} \end{aligned}$$

приводят к искомому отображению:

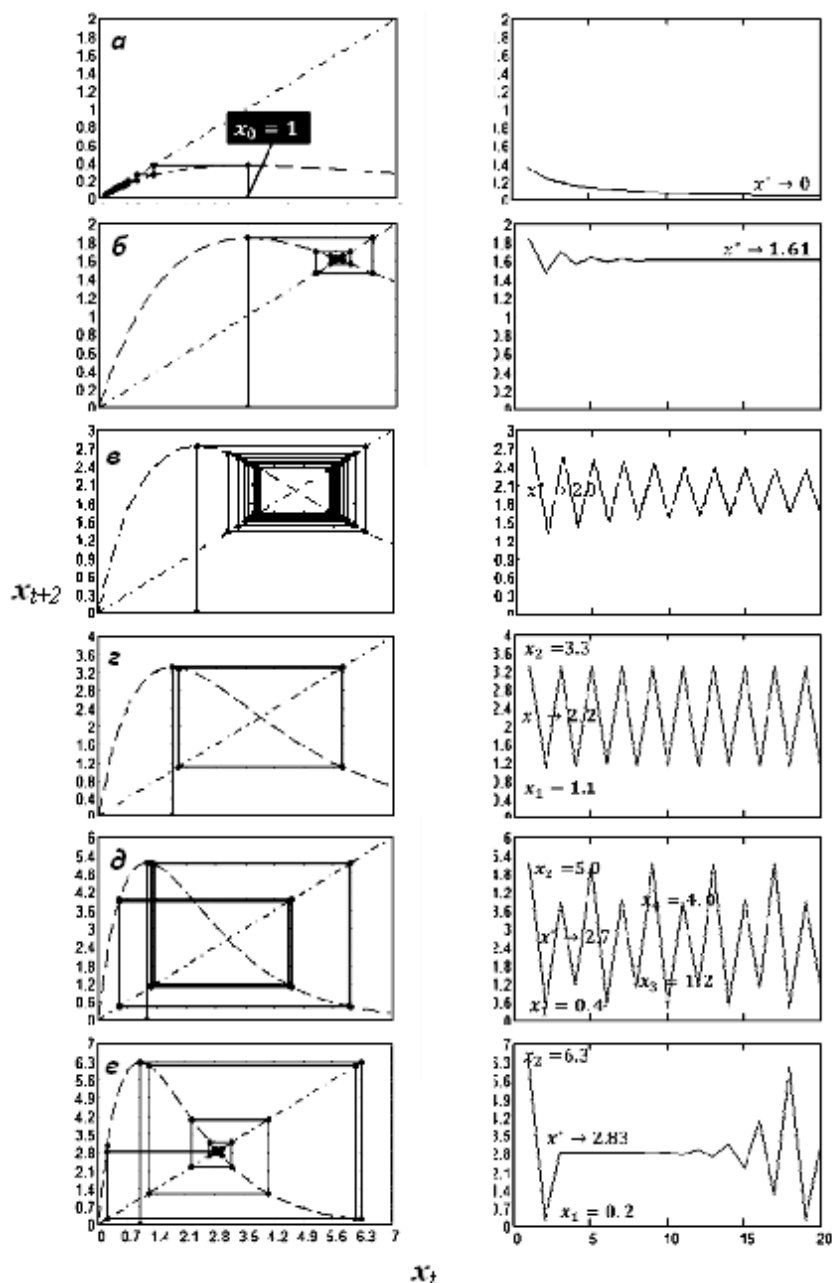
$$x_{t+2} = \alpha x_t e^{-x_t}, \quad (2)$$

где  $x_t$  — численность производителей в долях от  $S_{\text{опт}}$ .

Свойства отображения Рикера легко проследить с помощью так называемой лестницы Ламерея на фазовых портретах, представленных на рис. 3.



**Рис. 2.** Сравнение динамики вылова (—) и возврата (---) горбуши в Сахалино-Курильском регионе за исследуемый период, тыс. т.



**Рис. 3.** Различные сценарии динамического поведения дискретного отображения (2) при изменении параметра  $\alpha$ ; слева — фазовые портреты; справа — соответствующая динамика, развернутая во времени; (---) — кривая отображения; (- · -) — линия замещения;  $x_0$  — начальное значение;  $x^*$  — точки равновесия; а — вымирание популяции ( $\alpha = 1$ ), б — затухающие осцилляции и равновесие ( $\alpha = 5$ ), в — усиление колебаний ( $\alpha = 7,4$ ), з — устойчивый цикл ( $\alpha = 9$ ), д — сценарий Фейгенбаума (удвоение цикла) ( $\alpha = 14$ ), е — детерминированный хаос ( $\alpha = 17$ ).

На рис. 3  $x_0 = 1$ , т.е. начальная численность  $S_0$  выбрана равной оптимальной  $S_{\text{опт}}$ .

Что демонстрирует модель на основе отображения (2)? Очевидно, что если  $\alpha > 1$ , то популяция не вымирает. Кроме того, рас-

сматриваемое отображение имеет единственную точку равновесия:  $x^* = \ln \alpha$ .

Значения параметра, в которых происходят бифуркации траекторий в модели Рикера, приводящие к смене динамического режима, приведены в табл. 1.



**Таблица 1.** Последовательность динамических режимов для дискретного отображения (2) при различных значениях параметра  $\alpha$  (Скалецкая и др., 1979)

Значение	Динамический режим
1	Неустойчивое равновесие
$>1; <7,4$	Устойчивое равновесие
$7,4 - 14,79$	Удвоение цикла длины 2
14,82	Возникновение динамического хаоса
$>15,985$	Удвоение циклов различной длины и хаос

Очевидно, что если параметр  $\alpha$  изменяется со временем, то популяция, чья динамика может быть описана моделью Рикера (1), будет переходить из одного динамического режима в другой. С этой позиции представляют интерес две задачи. Первая состоит в том, чтобы на фактических данных о вылове в согласии с теорией установить, каким динамическим режимам эти данные соответствуют (Шарковский, 1964; Feigenbaum, 1979). Указанную задачу можно свести к оценке  $\alpha$  и ее стандартной ошибки с помощью регрессионного анализа линеаризованного уравнения (2):

$$\ln \frac{x_{t+2}}{x_t} = \ln \alpha - x_t \cdot \quad (3)$$

Далее потребуются выяснить, терпел ли динамика вылова смену медленного легко прогнозируемого режима на квазирегулярный и хаотический, и если да, то в какие моменты времени это происходит. В этом заключается суть второй задачи. Для ее решения целесообразно обратиться к методу русел и джokers (Малинецкий, Потапов, 2002).

Основная идея названного метода состоит в том, что на отдельных промежутках времени для описания динамики часто может сгодиться более простая модель, чем модель для полного ряда данных. Говоря более специальным языком, многокомпонентную динамическую

систему можно спроецировать в систему небольшой размерности. Такие проекции названы руслами (Малинецкий, Потапов, 2002). Однако если взглянуть на всю сложную динамику в целом, то обнаружится, что русла в каких-то местах фазового пространства системы теряют способность прогнозирования. Поведение системы быстро меняется почти непредсказуемым образом, кажущимся совершенно случайным. Такие области вероятностного описания названы областями джokers, а правила (обычно вероятностные), по которым начинает функционировать система, когда попадает в область джokers, — джokersами (Малинецкий, Потапов, 2002). Название связано с тем, что джoker резко повышает неопределенность в игре, поскольку может исполнять роль любой выбранной карты.

Для реализации метода русел и джokers необходимо выполнить следующие действия (Зульпукаров и др., 2007). Во-первых, в наблюдаемой динамике нужно выделить фазы медленных и предсказуемых изменений, с одной стороны, и быстрых и неожиданных — с другой. Во-вторых, подобрать простую модель медленной динамики. И, в-третьих, выбрать джokersы для описания сложного поведения.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Отправной точкой исследования стал регрессионный анализ имеющихся данных об уловах сахалино-курильской горбуши в предположении справедливости зависимости (3). С его помощью были получены оценки параметра  $\alpha$  для смежных поколений. Результаты анализа приведены в табл. 2.

Стандартная ошибка для параметра  $\alpha$  была получена в линейном приближении по стандартной ошибке для функции этого параметра  $z(\alpha) = \ln \alpha$ , входящей в уравнение регрессии (3) в качестве свободного коэффициента, с помощью известной формулы (Вентцель, 1969):

$$\sigma(z(\alpha)) \cong \frac{dz(\alpha)}{d\alpha} \sigma(\alpha).$$

**Таблица 2.** Регрессионная статистика (22 наблюдения) для уравнения (3) и оценки параметра  $\alpha$  для уловов горбуши Сахалино-Курильского региона по поколениям смежных лет

Поколения, годы	Множественный $R$	$R^2$	$\ln \alpha / \sigma$	$\alpha / \sigma$
Нечетные	0,4362	0,1902	0,3845/0,2028	1,4689/0,1381
Четные	0,3687	0,1360	0,3741/0,2041	1,4537/0,1404

**Примечание:**  $\sigma$  – стандартная ошибка.

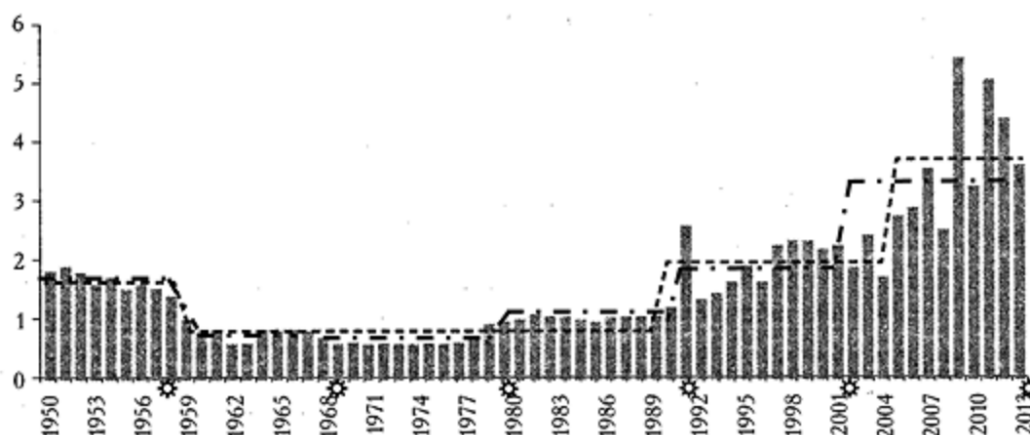
Далее стояла задача проверить статистическую гипотезу о принадлежности  $\alpha$  к определенному диапазону бифуркационной диаграммы, приведенной в табл. 1. Для этого использовали статистику изменчивости  $\alpha$ , необходимую для соответствующего теста Стьюдента (табл. 2).

Поскольку оценки параметра  $\alpha$  для отображения Рикера статистически достоверно больше бифуркационного значения 1 и меньше 7,4 (табл. 2), сделали вывод о том, что глобально динамика уловов сахалино-курильской горбуши, формируемая внутривидовыми факторами плотности, является устойчиво стационарной. Следовательно, наблюдаемые изменения в динамике горбуши обусловлены преимущественно внешними по отношению к популяции факторами.

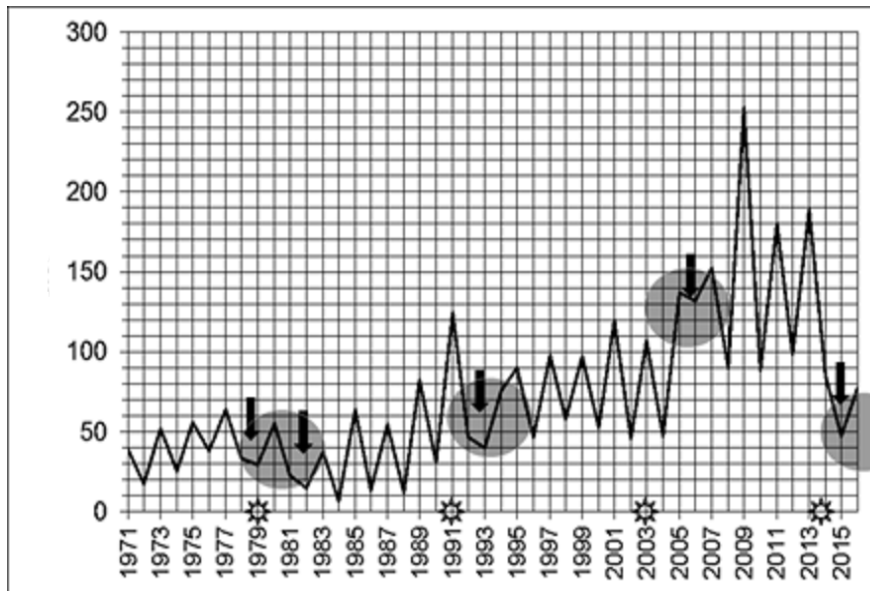
Таким образом, сложная динамика, отражающая результат взаимодействия популяции с ее экосистемным окружением, может быть для продолжительных периодов време-

ни сведена к последовательности состояний равновесия, описываемых моделью Рикера для изолированной популяции. Иначе говоря, руслами в фазовом портрете для изучаемой динамики являются медленно меняющиеся траектории к точкам устойчивого равновесия, соответствующим регулярной цикличности смежных поколений. Тогда возникают закономерные вопросы: а чем вызваны резкие нарушения этой цикличности? И можно ли предсказать их появление? То есть можно ли построить джокеры для их описания? Ведь именно они, по всей видимости, составляют главную проблему в прогнозировании возвратов горбуши. Излагаемые далее результаты исследования касаются этой темы.

В суммарном российском вылове тихоокеанских лососей за 1950–2013 гг. проглядываются переходы с одного уровня стабильности на другой, которые можно приблизительно описать ступенчатой линией (Котенев и др., 2014) (рис. 4).



**Рис. 4.** Уровни среднего суммарного российского вылова тихоокеанских лососей на фоне фактических уловов в период 1950–2013 гг.,  $10^5$  т (по: Котенев и др., 2014, с изменениями): (---) — оригинальные, (- - -) — средние между годами максимумов индексов солнечной активности, (\*) — годы максимумов индексов солнечной активности.



**Рис. 5.** Динамика общего вылова сахалино-курильской горбуши, тыс. т; (↓)— сбой в двухлетней цикличности, (☼) — годы максимумов индексов солнечной активности, (●) — области джокеров.

Можно заметить, что ступеньки на указанной линии близки к годам (1958, 1991, 2002) локальных максимумов чисел Вольфа, являющихся индексами солнечной активности (СА) (рис. 4). Если слегка видоизменить указанный рисунок так, что уровни будут равны средним уловам за периоды между годами максимумов индексов СА, то получим линию, в которой ступеньки будут соответствовать всем максимумам за рассматриваемый исторический период.

Если теперь рассмотреть под тем же углом зрения уловы сахалино-курильской горбуши, то можно отметить ту же закономерность, касающуюся переходов с одного уровня численности на другой (рис. 5).

Однако данные по уловам сахалино-курильской горбуши демонстрируют, помимо прочего, еще и сбой в ярко выраженной двухлетней цикличности смежных поколений. Как представляется, это и есть те самые природные прототипы джокеров в популяционной динамике горбуши. Если данная гипотеза справедлива и, кроме того, если области джокеров действительно приурочены к пикам СА, то время их появления и размер можно предсказать с определенной степенью вероятности. А это уже шаг вперед в исследуемом вопросе.

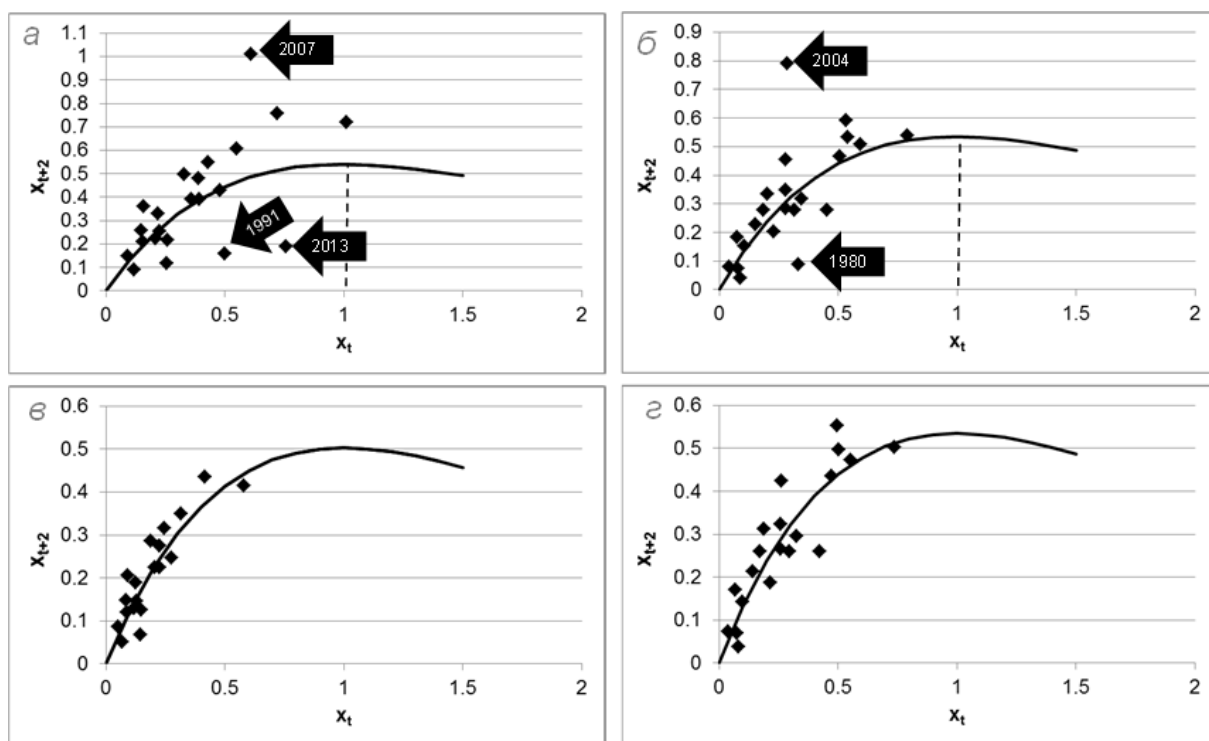
Имея в распоряжении оценки  $\alpha$ , построили отображения Рикера (2) для данных об уловах сахалино-курильской горбуши, в графической форме представленные на рис. 6.

В контексте приведенных выше рассуждений о сбоях в динамике отметим на приведенных графиках несколько аутлайеров, принадлежащих 1980, 1991, 2004, 2007 и 2013 гг. (рис. 6). А ведь это точки из областей джокеров (см. рис. 5)! Если их отбросить (см. нижний ряд на рис. 6), то в остальные годы отображение Рикера достаточно хорошо описывает динамику, что вполне соответствует свойствам русел (Малинецкий, Потапов, 2002).

В областях джокеров динамика становится крайне нерегулярной и описывается, как правило, только в вероятностном смысле. Для того чтобы равновесный динамический режим в отображении (2) сменился на квазигармонический или хаотический, должно увеличиться значение параметра  $\alpha$  (табл. 2, рис. 3). Отсюда возникает задача построения динамической модели на основе отображения Рикера с зависящим от времени параметром. В качестве отправной точки может быть использована нестационарная модель Рикера (Peterman et al., 2003; Михеев, 2006):

$$R_{t+1} = a_t S_t e^{-b_t S_t}. \quad (4)$$





**Рис. 6.** Отображения Рикера (2) для нормированных фактических уловов сахалино-курильской горбуши в период 1971–2016 гг. для поколений: а, в — нечетных; б, з — четных лет; а, б — по всему ряду; в, з — с отброшенными аутлайерами; ( - - ) — положение максимума кривой; стрелками отмечены точки-аутлайеры с указанием соответствующего года .

Уравнение (4) преобразовали аналогично тому, как это было сделано при выводе отображения (2) (недостающие обозначения приведены там же):

$$\begin{aligned} (1 - k')b_{t+2}N_{t+2} &= ka_t \frac{b_{t+2}}{b_t} (1 - \\ &- k')^2 b_t N_t e^{-b_t(1-k')N_t} = \alpha_t b_t (1 - \\ &- k') N_t e^{-b_t(1-k')N_t}; \\ \alpha_t &= ka_t \frac{b_{t+2}}{b_t} (1 - k'); x_t = b_t(1 - k')N_t; \\ x_{t+2} &= \alpha_t x_t e^{-x_t}. \end{aligned} \quad (5)$$

Далее для построения модели на основе отображения (5) требуется задать параметр  $\alpha_i$  таким образом, чтобы он возрастал в определенные моменты времени и тем самым переводил динамическую траекторию в известную область джокера. Например, таким:

$$\alpha_i = \alpha_0 + \Delta_i \delta_{i-i_i}, i = 1, 2 \dots, \quad (6)$$

где:

$$\delta_t = \begin{cases} 1, & t = 0 \\ 0, & t \neq 0 \end{cases} \text{ — дискретная им-}$$

пульсная функция;

$\alpha_0$  — константа отображения Рикера (2);

$\Delta_i$  — приращения, необходимые для перехода популяционной динамики в квазирегулярный или хаотический режимы в моменты времени  $t_i$ .

Кроме того, требуется в моменты времени  $t_i$  переводить величину  $x_t$  с уровня на уровень, учитывая тренд экзогенного влияния. Наконец, в популяционной динамике необходимо учесть стохастические вариации, обусловленные комплексом внешних по отношению к ней и, что важно, независимых друг от друга факторов. Добавив в уравнение (6) ступенчатый тренд, подобный тому, что показан на рис. 4, и случайный мультипликативный шум, сконструировали итоговое феноменологическое уравнение для описания популяционной динамики:

$$x_{t+2} = (\alpha_t x_t e^{-x_t} + \sum_i \theta_{t-t_i} f_i) e^{-\varepsilon_t}, \quad (7)$$

где  $f_i$  — компоненты кусочно-линейного тренда, имеющего разрывы 2-го рода (ступеньки) в моменты времени  $t_i$ , и постоянного между указанными моментами;

$\theta_t = \begin{cases} 0, & t < 0 \\ 1, & t \geq 0 \end{cases}$  — функция-ступенька Хевисайда;  $\varepsilon_t$  — гауссовский шум с дисперсией  $\sigma^2$ ; остальные обозначения приведены выше по тексту.

В уравнении (7) были подобраны параметры, дающие по 20 выполненным имитациям минимум в среднеквадратичном отклонении модельных значений от фактических уловов. Допускается, что этот минимум локальный и подгонку модели к данным можно улучшить. Однако стремления добиться глобальной оптимизации не возникало, поскольку главная цель состояла в том, чтобы показать в принципе возможность имитации реалистичной динамики на основе простой модели.

Указанные параметры приведены далее в табл. 3, а динамические ряды в графической форме представлены на рис. 7.

Согласно изложенному в комментариях к рис. 4 и 5, моменты времени должны лежать в окрестностях максимумов индекса СА. Поскольку областям джокеров предписаны вероятностные законы, указанные моменты времени могут не совпадать точно как для смежных поколений, так и при переходах этих популяций на другой уровень численности (табл. 3).

Понять лучше принцип действия отображения (7) помогут фазовые портреты лежащего в его основе отображения Рикера. Эти портреты показаны на рис. 8.

В периоды между сбоями динамика отображения (5) представляет плавную релаксацию к состоянию устойчивого равновесия, лежащего на пересечении линии замещения и кривой Рикера с параметром  $\alpha_0$ . На фазовых портретах соответствующая траектория образует русло с вполне предсказуемыми характеристиками. При возникновении сбоя фазовая траектория перескакивает на кривую Рикера с новым значением параметра, и популяционная динамика теряет предсказуемость. Если данный параметр возвращается к прежнему значению, то траектория снова впадает в русло. В противном случае она может принимать циклический, квазипериодический или хаотический характер, как, например, в окрестностях пиков СА на рис. 7.

## ОБСУЖДЕНИЕ

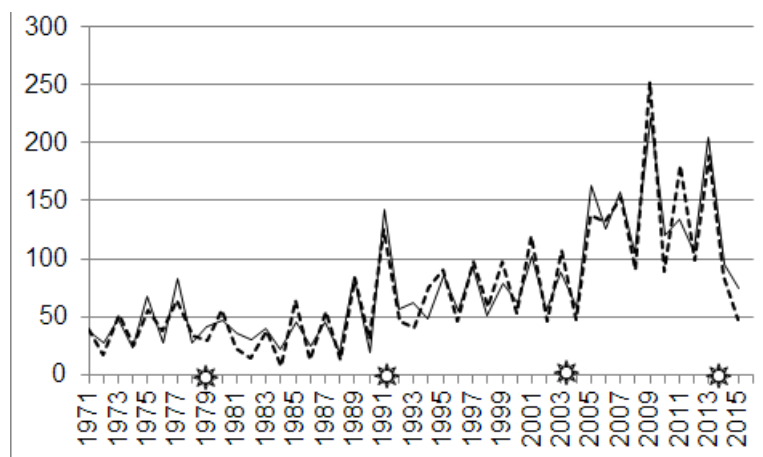
Следует сказать, что уравнение (7) может играть для сахалино-курильской горбуши роль феноменологической модели популяционной динамики, но его никоим образом нельзя рассматривать как прогностическое. Тому имеется множество причин.

Например, нужно ответить на вопрос: насколько уравнение (7) является адекватной моделью? Как известно, под адекватностью модели в самом общем виде, как правило, по-

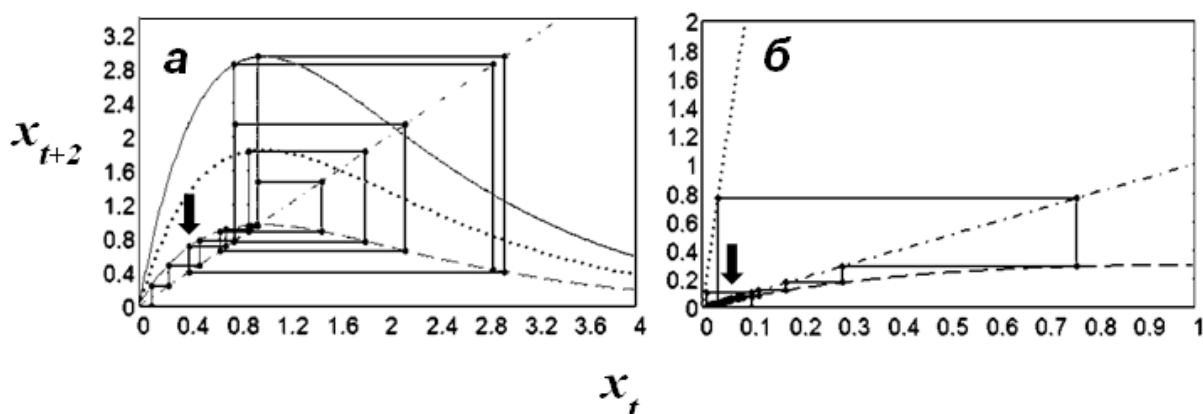
**Таблица 3.** Параметры дискретного отображения (7), дающие минимум для среднеквадратичного отклонения модельных значений от фактических уловов сахалино-курильской горбуши смежных поколений по результатам выполненных имитаций

Параметр	Нечетные годы								Четные годы						
	$t_i$	1971	1977	1989	1991	2005	2009	2013	2015	1972	1980	1982	1992	2006	2016
$\alpha_{t_i}$		—	6	—	8	4	5	8	—	—	25	—	—	10	—
$f_{t_i}$		36	18	69	—	135	—	—	69	24	—	18	54	105	69

**Примечание.**  $\alpha_0 = 2,6$  и  $0,8$  для нечетных и четных лет соответственно;  $\sigma = 0,1$ .



**Рис. 7.** Динамика общего вылова сахалино-курильской горбуши, тыс. т, по результатам моделирования на основе уравнения (7) (—) на фоне фактических значений (---) в 1971–2015 гг.; (☼) — годы максимумов индексов солнечной активности.



**Рис. 8.** Фазовые портреты дискретного отображения Рикера (5) с руслами и джокерами при изменении параметра  $\alpha_i$  для поколений: а — нечетных (н), б — четных (ч) лет; (—) — кривая отображения для русел ( $\alpha_0 = 2,6$  (н),  $\alpha_0 = 0,8$  (ч)); (···) — ( $\alpha_{2009} = 5$  (н),  $\alpha_{1980} = 25$  (ч)); (—) — ( $\alpha_{2013} = 8$  (н)) (табл. 3); (- · -) — линия замещения; (↓) — русла.

нимают ее способность воспроизводить свойства, состояние и поведение исследуемого объекта с достаточной для поставленных целей точностью и в достаточно широком диапазоне изменения. В отношении уравнения (7) как модели популяционной динамики очевидного ответа на данный вопрос сегодня у автора нет.

Другая причина заключается в том, что в областях джокеров прогнозирование затруднено высокой неопределенностью в оценках параметра  $\alpha_i$ . Получать эти оценки, не зная, как они связаны с показателями лимитирования, весьма проблематично. Рост  $\alpha_i$

подразумевает рост величины  $\frac{b_{t+2}}{b_t} a_i$ . Последнее будет происходить либо при увеличении коэффициента репродукции, либо при подъеме со временем показателя лимитирования  $b_i$ . Иначе говоря, если возрастает выживаемость или плодовитость, то со следующего поколения возрастает и нерегулярность динамики. К тому же эффекту приведет и резкое сокращение емкости среды.

В качестве еще одной причины можно считать то, что тренд экзогенного влияния введен в уравнение (7) сугубо из феноменологических посылок и форма указанного

уравнения в этой части не содержит в себе никаких теоретических обоснований. Перечень причин можно было бы продолжить, но и приведенных, на наш взгляд, достаточно.

Далее хотелось бы связать поведение параметра  $\alpha_i$  с реальными факторами экосистемного окружения. Понятно, что здесь автор перемещается в область спекуляций на заданную тему, поскольку сегодня отсутствует достаточная фактология по рассматриваемым аспектам экологии горбуши. Вместе с тем рассуждения и гипотезы относительно феноменологии популяционной динамики горбуши могут оказаться полезными.

Итак, допустим, что горбуша имеет видоспецифический предел коэффициента репродукции  $\alpha_f$ , известный как репродуктивный потенциал (Свирижев, 1991; Михеев, 1996). Тогда при низкой численности в отсутствие конкуренции за пространство и пищу вся популяция может иметь комфортные условия для воспроизводства и, как следствие, высокий коэффициент репродукции с низкой вариабельностью. С другой стороны, при высокой численности из-за роста конкуренции разброс значений указанного коэффициента будет выше. Но, поскольку сверху имеется ограничение в виде величины репродуктивного потенциала, увеличится количество низких значений, что в свою очередь должно привести к снижению его среднего значения. Можно предположить, что коэффициент репродукции имеет приблизительно нормальное распределение вероятностей с некоторыми параметрами  $\alpha$  и  $\sigma^2$  и 99%-ная перцентиль данного распределения равна  $\alpha_f$ . Тогда должно выполняться простое соотношение:  $\alpha = \alpha_f - 3\sigma$ .

Анализ данных по уловам горбуши из двух южных районов Сахалина за период 1971–1993 гг. показал, что для анализируемых данных приведенное выше соотношение действительно выполняется с высокой степенью достоверности (Михеев, 1996). Причем поколения низкой численности, дававшие уловы в исследуемый период на уровне 20–30 тыс. т, обладали хаотической динамикой, тогда как обильные поколения пребывали в

состоянии, близком к равновесию. Однако последующий в 1990-е гг. рост численности горбуши привел к тому, что оба смежных поколения перешли на уровень, соответствующий их внутривидовому равновесию. Это было продемонстрировано в данной статье.

Приведенный пример описывает механизм, способный связать емкость среды, репродуктивную способность популяции и уровень ее обилия. Проявляется же указанная связь у горбуши достаточно четко, на наш взгляд, из-за наличия у нее неперекрывающихся поколений и непродолжительной жизни. Нахождение популяций горбуши смежных лет в состоянии равновесия на двух различающихся уровнях численности объясняет то, как поддерживается двухлетняя цикличность. С помощью отображения Рикера можно представить и то, как она нарушается. Однако без ответа остается вопрос, как указанное различие возникло. При условии внутривидового равновесия глобальные изменения в динамике должны быть вызваны исключительно внешними условиями. Что, видимо, и происходит с популяциями сахалино-курильской горбуши.

С этих же позиций смену доминант как устойчивое длительное, а не разовое или кратковременное явление можно объяснить только при условии длительного изменения емкости среды. Ранее была предпринята попытка смоделировать рассматриваемый феномен как перескок с одного неустойчивого состояния к другому в результате возникновения хаотического режима в стационарной системе отображений Рикера с кросс-регуляцией (Животовский и др., 1996):

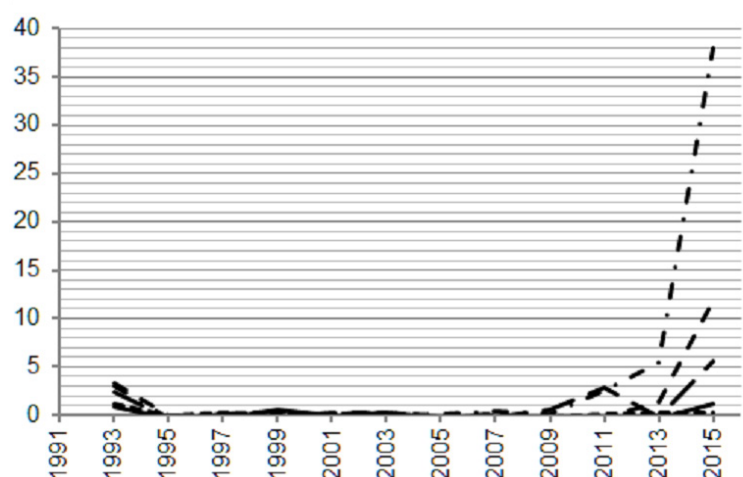
$$x_{t+2} = \alpha x_t e^{-x_t - c y_t};$$

$$y_{t+2} = \alpha y_t e^{-y_t - c x_{t+2}},$$

где  $c$  — коэффициент кросс-регуляции.

Однако в указанной модели для смежных доминант требуется наличие миграционных потоков извне, т.е. так называемого стрейнга (Животовский и др., 1996). Объем стрейнга при этом должен достигать не менее





**Рис. 9.** Динамика относительной ошибки взвешенного прогноза по районам воспроизводства горбуши в Сахалинской области, %: (· · ·) — Анива; (- · -) — ЮВ; (—) — СВ; (— —) — Итуруп; (---) — подзона Восточно-Сахалинская без зал. Терпения. Обозначения районов см. на рис. 1.

5% от обилия популяции. Заметим, что сбои в регулярной популяционной динамике рассмотренная модель не демонстрирует.

Как было показано выше, к нарушениям равновесного состояния популяционной динамики горбуши могут приводить краткосрочные изменения лимитирующих факторов или, иначе говоря, емкости среды. Резкое в один—два года сокращение емкости среды на одном или нескольких этапах жизненного цикла ведет к возникновению хаотичности в популяционной динамике, что и показывает предложенная феноменологическая модель. Нарушения емкости среды можно при этом рассматривать в самом широком смысле: от сокращения комфортного пространства в преданадромный и анадромный периоды, приводящего к изменению миграционных путей, до прямого ухудшению условий воспроизводства и нагула.

С точки зрения задач прогнозирования отметим два момента. На рис. 5 области джокеров нанесены по имеющимся данным «на глаз». Вместе с тем видно, что они не превышают 3—4 года. И это радует, так как область неопределенности прогнозирования оказывается невеликой. Правда, ограниченный ряд данных не гарантирует, что указанная неопределенность не окажется в последующем шире.

В данной связи вызывает интерес один сравнительно недавний и еще не опубликованный результат исследования свойств алгоритмов, используемых при прогнозировании сахалино-курильской горбуши. Было установлено, что для нечетных лет ошибка прогноза, взвешенного по заданному ряду моделей, выходит за допустимые пределы в 25% только в годы, близкие к максимумам индекса СА (рис. 9).

Исключение данных по зал. Терпения из подзоны Восточно-Сахалинской обусловлено тем, что ряды уловов горбуши по этому району очень коротки в связи с пересмотром единиц прогнозирования.

Данный результат полностью согласуется с тем, что было получено выше при анализе динамики уловов: в обозримом прошлом сбои в динамике и переходы с одного уровня численности на другой происходили только в годы, приуроченные к максимумам СА.

Присутствие солнечных циклов в динамике уловов многих видов гидробионтов можно признать как факт (Бирман, 1985; Суханов, 1997; Радченко, 2006). Однако поиски устойчивых корреляций уловов горбуши с индексами СА были и остаются безрезультатными по той простой причине, что их, на наш взгляд, попросту нет. А нет их потому, что энергетическая составляющая

Солнца слишком мала для прямого влияния. Однако влияние светила может осуществляться не напрямую, а через каскадные механизмы с положительной обратной связью. Например, вариации в освещенности могут влиять на успех фотосинтеза, через него на объем прибавочной продукции и распространяться далее по трофическим цепочкам и сетям, приводя ко все более масштабным эффектам при переходе с уровня на уровень. И проявляться это влияние может только при превышении некоего критического порога, например в периоды максимумов СА.

Таким образом, приходит понимание того, что модели, используемые сегодня для прогноза обилия горбуши, не учитывают факторы, приводящие к сбоям в популяционной динамике, и в итоге в определенные непродолжительные периоды лет перестают работать. Однако в остальное время эти модели могут давать вполне приемлемый результат.

В завершение хотелось бы привести цитату из монографии, в которой изложены основы теории русел и джокеров для нелинейной динамики сложных систем: «Алгоритмы нелинейной динамики для обработки временных рядов выглядят весьма привлекательно. Действительно, кому же не понравится идея получить уравнения движения неизвестной системы непосредственно из эксперимента. Однако оказалось, что экспериментальных временных рядов, для которых аппарат нелинейной динамики действительно мог бы быть эффективно использован, очень немного. Для произвольно взятого временного ряда, например, метеорологических наблюдений или сейсмограмм, результаты редко оказываются вразумительными. Почему так происходит? Когда можно использовать динамические подходы, а когда лучше пользоваться статистическими?» (Малинецкий, Потапов, 2002. С. 283).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предложенная феноменологическая модель, хотя и не претендует на роль прогностической, тем не менее дает важное по-

нимание того, как это направление в прогнозировании можно осуществлять, совмещая динамические подходы и статистические (см. цитату выше). В периоды времени между пиками индекса СА популяционная динамика является, если можно так выразиться, ламинарной в отличие от турбулентных областей джокеров, приуроченных, как было показано, к окрестностям указанных пиков. Следовательно, значительную часть времени (период СА примерно равен 11 годам) для выполнения приемлемых по точности прогнозов можно пользоваться достаточно простыми динамическими моделями, например, построенными на зависимости Рикера. Главное здесь — верно оценить тот уровень численности, на который шагнет популяция после очередного сбоя. В конце концов, за пару-тройку поколений этот уровень методом проб и ошибок будет определен. И только для отдельных лет потребуются меры предосторожного регулирования промысла, обеспечивающие минимальные риски в условиях высокой неопределенности. Здесь требуется и статистический подход, основанный, возможно, на имитационном моделировании или с применением методов нечеткого вывода. Среди этих мер может быть и специальное занижение ожидаемого вылова с последующими корректировками.

Под занавес полагаем необходимым обратить внимание на расположение практически всех точек на рис. 6 левее оптимума. Самой простой интерпретацией этого факта является хронически недостаточное заполнение нерестовых рек производителями горбуши в целом по Сахалинской области. Если так, то это тревожный повод для размышлений об используемых подходах к регулированию промысла указанного ресурса.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бирман И.Б. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей. М.: Агропромиздат, 1985. 208 с.  
Вентцель Е.С. Теория вероятностей. М.: Наука, 1969. 576 с.

- Животовский Л.А., Храмцов В.В., Глубоковский М.К. Модель динамики численности горбуши // *Вопр. ихтиологии*. 1996. Т. 36. № 3. С. 369–385.
- Зульпукаров М.-Г.М., Малинецкий Г.Г., Подлазов А.В. Применение метода русел и джокеров для описания динамики системы Розенцвейга—Макартура // *Математ. моделирование*. 2007. Т. 19. № 6. С. 3–15.
- Карпенко В.И. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. М.: Изд-во ВНИРО, 1998. 165 с.
- Кляшторин Л.Б. Тихоокеанские лососи: климат и динамика запасов // *Рыб. хоз-во*. 2000. № 4. С. 32–34.
- Кляшторин Л.Б., Сидоренков Н.С. Долгопериодные климатические изменения и флюктуации численности пелагических рыб // *Изв. ТИНРО*. 1996. Т. 119. С. 33–54.
- Котенев Б.Н., Кровнин А.С., Масленников В.В., Мордасова Н.В. О будущем состоянии популяций массовых гидробионтов в биопродуктивных районах Мирового океана // *Тр. ВНИРО*. 2014. Т. 152. С. 209–248.
- Малинецкий Г.Г., Потапов А.Б. Современные проблемы нелинейной динамики. М.: Эдиториал УРСС, 2002. 360 с.
- Михеев А.А. Хаос и релаксация в динамике возвратов горбуши *O. gorbuscha* двух районов // *Изв. ТИНРО*. 1996. Т. 116. С. 207–214.
- Михеев А.А. Применение обобщенного фильтра Калмана к прогнозированию возвратов горбуши // *Там же*. 2006. Т. 145. С. 146–167.
- Радченко В.И. Совпадение трендов динамики численности горбуши поколений четных и нечетных лет в Сахалино-Курильском регионе // *Там же*. 2006. Т. 145. С. 39–55.
- Радченко В.И., Рассадников О.А. Тенденции многолетней динамики запасов азиатских лососей и определяющие ее факторы // *Там же*. 1997. Т. 122. С. 72–95.
- Свирижев Ю.М. Феноменологическая термодинамика взаимодействующих популяций // *Журн. общ. биологии*. 1991. Т. 52. № 6. С. 840–853.
- Скалецкая Е.И., Фрисман Е.Я., Шапиро А.П. Дискретные модели динамики численности популяций и оптимизации промысла. М.: Наука, 1979. 166 с.
- Суханов В.В. Резонансные отклики популяций на 11-летний солнечный цикл // *Вест. ДВО РАН*. 1997. № 6. С. 24–37.
- Шарковский А.Н. Сосуществование циклов непрерывного преобразования прямой в себя // *Укр. матем. журн*. 1964. Т. 26. № 1. С. 61–71.
- Шунтов В.П. Новые данные о морском периоде жизни азиатской горбуши // *Изв. ТИНРО*. 1994. Т. 116. С. 3–41.
- Beamish R.J., Bouillon D.R. Pacific salmon production trends in relation to climate // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1993. V. 50. P. 1002–1016.
- Beamish R.J., Noakes D.J., McFarlane G.A. et al. The regime concept and natural trends in the production of Pacific salmon // *Ibid.* 1999. V. 56. P. 516–526.
- Cartwright N., Towfic S., Suárez M. The Tool-box of Science // *Herfel*. 1995. P. 137–150.
- Feigenbaum M.J. The universal metric properties of nonlinear transformations // *J. Stat. Phys.* 1979. V. 21. № 6. P. 669–706.
- Kawasaki T. Regime Shift — Fish and Climate Change. Sendai: Tohoku Univ. Press, Sasaki Printing and Publ. Co., Ltd., 2013. 162 p.
- McMullin E. What Do Physical Models Tell Us? // *Proc. III Internat. Congress «Logic, methodology and science»* / Eds. B. van Rootselaar, J. F. Staal. Amsterdam: North Holland Publ. Co., 1968. P. 385–396.
- Mikheyev A. Chaos and relaxation in dynamics of the pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) returns for two regions // *PICES Sci. Rep.* 1996. № 6. P. 356–362.
- Peterman R.M., Poyer B.J., MacGregor B.W. Use of the Kalman filter to reconstruct historical trends in productivity of Bristol Bay sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2003. V. 60. P. 809–824.

- Ricker W.E.* Stock and recruitment // J. Fish. Res. Board Can. 1954. V. 11. P. 559–623.
- Ricker W.E.* Ocean growth and mortality of pink salmon // Ibid. 1964. V. 21. P. 905–931.
- Ricker W.E.* Hereditary and environmental factors affecting certain salmonid populations // H.R. McMillan Lectures in Fisheries. № 19. The stock concept in Pacific salmon / Eds. R.C. Simon et al. Vancouver: Univ. British Columbia, 1972. P. 19–160.
- Ricker W.E.* Trends in the average size of Pacific salmon in Canadian catches // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 1995. V. 21. P. 593–602.
- Ricker W.E.* Trends in the average size of Pacific salmon in Canadian catches // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 1995. V. 21. P. 593–602.

## SOME ASPECTS OF PHENOMENOLOGY IN PINK SALMON POPULATION DYNAMICS ON THE EXAMPLE OF SAKHALIN-KURIL STOCKS

© 2018 г. А.А. Михеев

*Sakhalin Research Institute of Fisheries and Oceanography, Yuzhno-Sakhalinsk, 693023*

A simple phenomenological model based on the Ricker discrete mapping was used to show that a two-year cyclicity may be disrupted in pink salmon adjacent generations being in equilibrium, as a result of abrupt reductions in carrying capacity, even short-term. All of the short-duration failures in a regular catch dynamics within the existing historic observation period were revealed to be timed to the peaks of the solar activity index time series. There was suggested a hypothesis that these failures are conjugated with pink salmon transition from one level of abundance to another on the region scale. An applied aspect of this hypothesis was considered in the task of forecasting pink salmon catches, based on the theory of channels and Jokers.

**Keywords:** Sakhalin-Kuril pink salmon, dominant changing, Ricker discrete mapping, nonlinear dynamics, channels and Jokers, carrying capacity, solar activity.