

Обской муксун: к изучению циклических колебаний вида

Д-р техн. наук, профессор Н.Д. Гайденок – НИИ ИПУ, ndgay@mail.ru; канд. техн. наук, доцент Г.М. Чмаркова – ФГУ Сиб-ГТУ, г. Красноярск

В работе рассмотрены популяционные циклы обского муксуна. Показано, что их природа определяется демографическими параметрами популяции

Ключевые слова: Популяционные циклы, демографический и когортный анализ, матрица Лесли, вещественные и комплексные корни характеристического полинома

Обской муксун (ОМ) в настоящее время пока еще является одним из основных промысловых объектов Обского бассейна. Состояние популяции ОМ, согласно работам [9; 10], тяжелое до такой степени, что становится возможной перспектива занесения его в Красную книгу [1]. Все это требует разработки эффективных мер по сохранению численности популяции. В связи с этим актуальным оказывается определение демографических параметров ОМ, определяющих особенности динамики его численности.

Динамика численности ОМ является довольно интересной – это один из видов, для которого свойственны длинно-циклические колебания. Действительно, еще Н.А. Варпаховский [2] о циклах 10-14 лет говорил следующим образом: «... в лучшие годы ловится на 1000 муксунов 600 недомуксунов, 300 крупных колезней, 100 мелких и средних. Такой лов длится 5-7 лет, после чего начинает преобладать мелкий колезнь, а количество муксуна бывает наименьшим, что продолжается такой же период времени...»

Данный пример показателен с двух точек зрения:

1. Большинство (если не все) примеры циклических колебаний численности рыб связаны с дальневосточными лососями;
2. Результаты изучения ОМ могут служить для разработки методики оптимального управления длинно-циклическими видами.

В основу изучения циклики ОМ были положены следующие материалы (Варпаховский, 1902; Чаликов, 1931; Рыбы Обской губы, 1940; Дрягин 1948; Волгин 1953; Москаленко, 1958, 197 ; Вотинков, 1963; Замятин 1971; Петкевич 1971; Богданов, 2009; Матковский, 2006, 2010) и ряда сайтов Интернета.

Кроме того, были использованы данные исследований старшего научного сотрудника Обь-Тазовского филиала Госрыбцентра Н.Н. Огурцовой по размерно-возрастным рядам ОМ, полученные в ходе многолетних мониторинговых исследований во время анадромной миграции рыб из Обской губы в р. Обь за период с 1969 по 2003 гг., любезно предоставленные А.К. Матковским.

В качестве методов, используемых для анализа имеющихся материалов, был применен аппарат математической статистики и демографического анализа, содержащийся в работах (Полужков, 1974; Федоров, Гильманов, 1980).

Рис. 2. Динамика численности различных возрастных групп

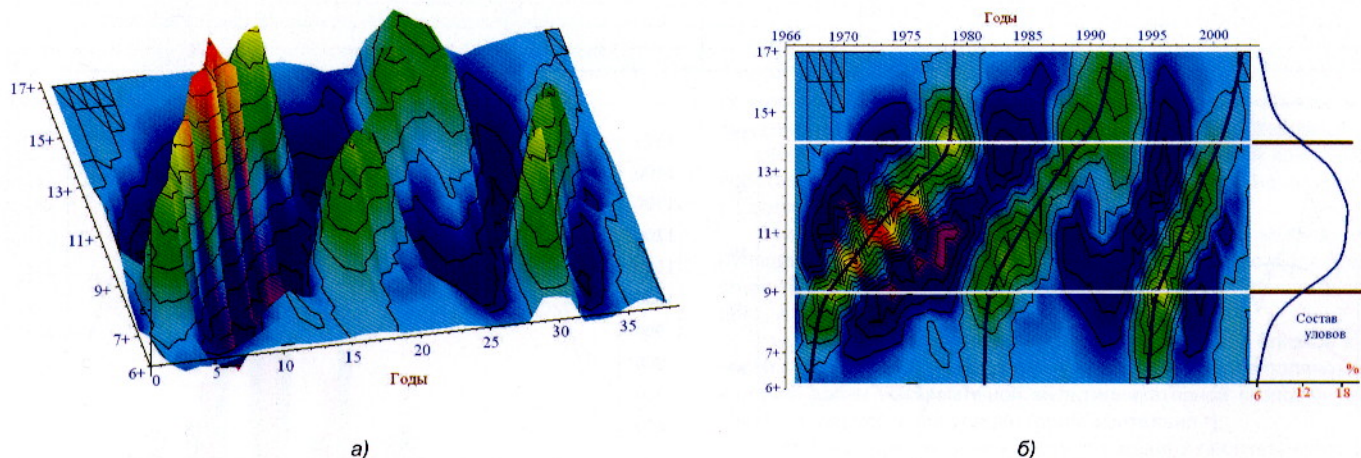


Таблица 1

Показатель	Медиана	Среднее	Относ. ошибка
II-I	12.50	12.52	0.053
III-II	12.50	12.19	0.064
Aver(III-II+II-I)	12.38	12.35	0.049
III-II/II-I	0.99	0.98	0.067
III-I/II-I	2.01	2.04	0.072

Из всего аппарата формальной теории динамики популяций в настоящем исследовании использовался анализ собственных чисел матрицы Лесли

$$\begin{matrix} b_0 & b_1 & b_2 & \dots & b_{n-1} & b_n \\ 1-d_0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 1-d_1 & 0 & \dots & 0 & 0 \end{matrix} \quad (1)$$

где b_i , d_i – плодовитость одной особи и общая (естественная и промысловая) смертность i -го возрастного класса. Причем,

$$b_i = [\text{ИАП}]_i \cdot [\text{Доля самок}]_i \cdot [\text{Доля половозрелых}]_i \cdot [\text{Кратность нереста}]_i \quad (2)$$

Возрастное распределение естественной смертности (d_i) было рассчитано на основании следующего выражения (Гайденок, 2003):

$$d_i = d_m + (d_0 - d_m) \cdot \text{Min}((i/T_m - 1)^\alpha, ((T_1 - i)/(T_1 - T_m))^\beta) \quad (3)$$

где α и β – видоспецифичные константы, находящиеся в пределах 2-4; d_0 – смертность в возрасте 0+, которая согласно (Временная ..., 1990) имеет для муксуна величину 0,9975; d_m – минимальная для вида смертность в возрасте, предшествующем массовой половозрелости, определяемая с помощью формул Паули, Тюрина (зависимости Рихтера и, особенно Зыкова, дают неоправданно высокие оценки); T_1 , T_m – предельный возраст и возраст d_m .

Собственные числа характеристического полинома матрицы Лесли находятся как корни решения уравнения при $T_1 = 25+$.

$$x^{26} - b_0 x^{25} - b_1 (1-d_0) x^{24} - \dots - b_{26} (1-d_0)(1-d_1) \dots (1-d_{24})(1-d_{25}) = 0 \quad (4)$$

Как говорилось выше, впервые о циклах ОМ упоминал Н.А. Варпаховский (1902). Затем их подтверждает Б.Г. Чаликов (1931) в результатах своих исследований по ОМ. Далее, их отмечал Замятин (1975), констатируя период в 11 лет, связывая его 10-11-летней циклическостью чисел Вольфа.

А.К. Матковский, проанализировав данные Н.Н. Огурцовой, говорит: «За период с 1966 по 2003 г. между всеми пиками численности суще-

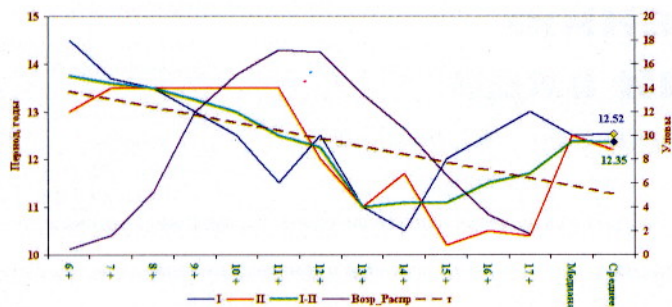


Рис. 3. Возрастное распределение периодов колебаний и состава уловов

стует один и тот же временной интервал, равный 12 годам. Выявленная цикличность отражает так называемые «волны жизни» муксуна...».

Проведенный в настоящем исследовании анализ данных за период с 1966 по 2003 гг. в виде процедуры сглаживания по 5-леткам дает следующие результаты: для эксперимента (рис. 2) наблюдаются колебания с периодом 10-14,5 лет, статистические показатели которых даны в табл. 1, где I – массив разностей между первым и вторым фронтом, II – вторым и третьим фронтом, I-II – среднее для I и II. На представленной иллюстрации видны три отчетливых фронта неправильной формы пиков численности, отстоящих друг от друга на расстояние, показанное на рис. 3.

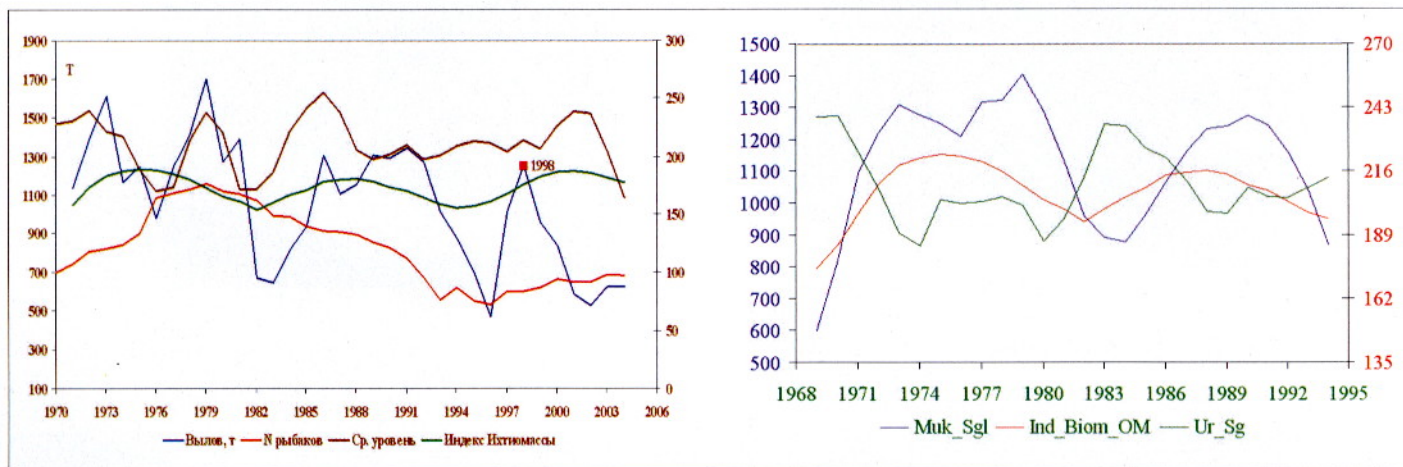
Для исследования циклики предлагается следующая модификация алгоритма когортного анализа:

1. Производится сглаживание по времени и, возможно, по возрасту;
2. Определяются координаты максимумов – год и возраст;
3. Восстанавливаются зависимости «возраст – год» в виде полиномов соответствующей степени. При учете областей репрезентативности возрастных распределений уловов можно использовать полином первого порядка (прямую);
4. Находятся разности абсцисс для конкретных возрастов соответствующих фронтам полиномов;
5. Проводится статистический анализ на проверку значимости различий.

Наклон пиков численности, отражающий естественную возрастную динамику, особенно отчетливо проявляется в области возрастов 9+ - 14+, которая соответствует модальной области уловистости орудий лова. В области возрастов 14+ - 17+ также видно движение численности и если бы данный диапазон возрастов не находился в области нерепрезентативности состава уловов (рис. 2.б), то можно

Таблица 2

Типы динамики	R_p	T_p	Σb_p
Спад	1.36	11.29	0.59846
Плато	1.98	11.42	1.00038
Рост	2.22	11.51	1.19889



а)

б)

Рис. 4. Динамика индекса общей биомассы популяции ОМ, вылова, числа рыбаков и уровня воды

было бы делать определенные заключения о характере изменения среднего возраста популяции ОМ.

С учетом величины среднего и ошибки, можно сказать, что здесь наблюдаются колебания с периодом 12-13 лет, причем период падает с возрастом. При этом стоит вспомнить, что оценка времени генерации для ОМ равна 13,45 года (время, которое оказывается достаточным к таковому для енисейского муксуна (Гайденко, 2009; 2011)). Средне-взвешенный по составу уловов период колебаний равен $12,2 \pm 0,7$ года, что довольно близко к величинам из табл. 1.

Дальнейшее подтверждение циклики ОМ можно найти путем анализа взаимосвязи уловов с колебаниями биомассы ОМ уровня воды. Рассмотрим это более подробно (рис. 3). Практика рыболовства определила триединую основу величины вылова – «гидрометеорологические условия промысла – состояние базы производств – состояние стада».

Как видно из иллюстрации на интервале 1973-1987 гг., динамика вылова – чуть ли не копия уровня воды. Этот факт далеко не новый в обском бассейне (Петкевич, 1971) для периода слабого технического обеспечения (в частности, мощность лодочных моторов). Однако, как показал регрессионный анализ зависимости вылова от показателей, представленных на рис. 4, для периода «достоверной промстатистики» (до 1993 г.) значимые регрессионные коэффициенты при $\alpha = 0,95$ получаются только для общей биомассы: ничего удивительного ведь промысел – антропо-определяемая система «хищник – жертва».

Использование сглаженных рядов показателей индекса общей биомассы популяции ОМ, вылова и уровня воды на интервале 1969-1994 гг. (рис.3.б) значительно повышает адекватность зависимости:

$$\text{Вылов} = 1500 + 1,017 \cdot \text{Индекс биомассы} - 6,792 \cdot \text{Уровень воды } R^2 = 0,817.$$

Следующим, хотя и косвенным, проявлением циклики ОМ служит падение численности сиговых в пойме Оби (Богданов, 2009). Численность личинок в начале 80-х гг. прошлого века была высокой, а в конце нынешнего десятилетия их практически не обнаружено. Это вполне свидетельствует о циклике, ибо первый момент времени соответствует пику численности ОМ, а последний – спаду (рис. 5).

Дополнительным подтверждением циклики ОМ может служить анализ динамики контрольных ловов (Матковский, 2010) – рис. 6. Несмотря на возможную (точнее – гарантированную) «зашумленность» либо колебаниями уровня воды в Оби, либо особенностями промысла прошлых лет, либо организационными причинами данные вполне адекватным образом дают, как минимум «структурную» корреляцию с динамикой общей биомассы ОМ.

Приведа экспериментальные факты свидетельства существования циклики ОМ, рассмотрим результаты демографического анализа популяции ОМ.

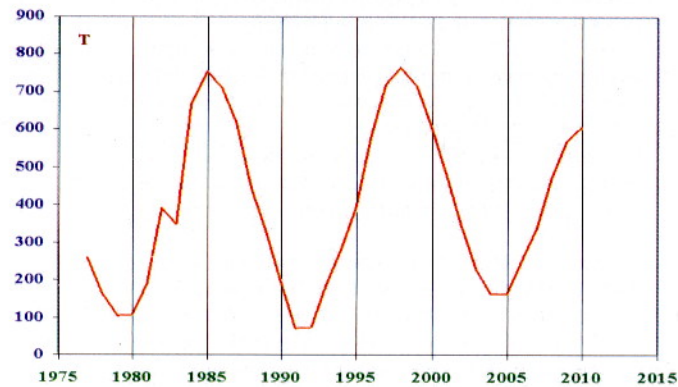


Рис. 5. Динамика численности сеголеток ОМ

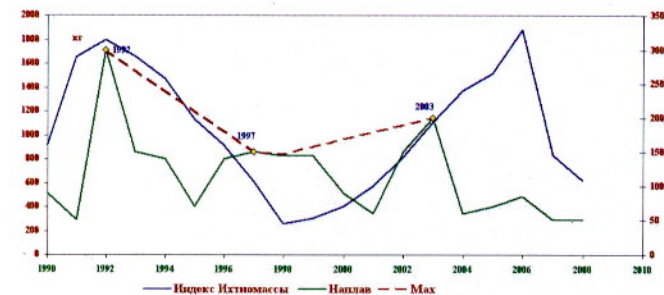


Рис. 6. Динамика общей биомассы ОМ и результатов контрольных ловов

Как уже говорилось в разделе «Материалы и методы», здесь необходимо провести анализ величин модулей комплексных собственных чисел матрицы Лесли (1). Формальная теория установила, что для данной матрицы существует следующая последовательность модулей собственных чисел (Полуэктов, 1974):

$$|X_0| \geq |X_1| \geq \dots \geq |X_n|, \quad (4)$$

причем максимальное по модулю собственное число всегда действительно и для него имеется приближенная оценка

$$0 < X_0 < \lambda = R_0^{1/T_{gen}} = 1.17$$

$$R_0 = \sum_{j=0}^{i-1} p_j \Pi(1-d_j),$$

$$T_{gen} = R_0^{-1} \sum_{j=0}^{i-1} p_j \Pi(1-d_j),$$

$$r = \ln(R_0) / T_{gen}, \quad R_0 = e^{r T_{gen}} \approx \lambda^{T_{gen}}, \quad \lambda = R_0^{1/T_{gen}} \approx e^r,$$

где r – скорость экспоненциального роста популяции, λ – скорость роста популяции, R_0 – число потомков произведенных одной среднестатистической особью популяции в течение ее жизни, T_{gen} – время генерации (~ среднегенеративный возраст).

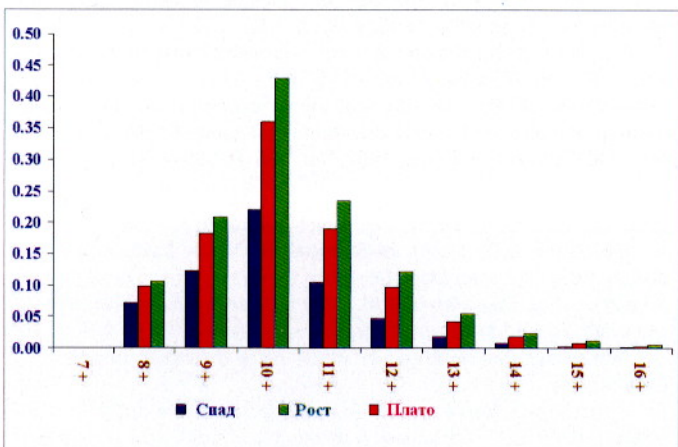


Рис. 7. Возрастное распределение коэффициентов полинома (4) при различных типах динамики популяции ОМ

Исходя из данного положения, устойчивость колебаний означает формальное равенство «+ 1» модуля второго собственного числа, которое должно быть комплексным, и превышение (в общем случае) «+ 1» модуля первого действительного собственного числа, что возможно только на стадии роста биомассы или численности популяции ОМ.

Приступим к анализу собственных чисел. Они легко получаются с помощью демографических параметров популяции ОМ. Особое внимание здесь стоит обратить на тот факт, что вылов обуславливает не только промысловую смертность, но и понижает долю половозрелых особей, участвующую при вычислении коэффициентов b_i в выражениях (2) и (3) – промысел несет «квадратичный эффект»!

На основе математического моделирования, путем варьирования интенсивности вылова для возрастных классов, подверженных промыслу, для различных типов динамики численности популяции «спад, плато и рост» были получены величины вычисления коэффициентов b_i (рис. 7),

где b_i имеет смысл «произведение плодовитости (при учете кратн. нер., доли самок и половозр.) на число доживших особей к этому возрасту». Понятно, что чем больше площадь под гистограммой, тем больше репродуктивный потенциал. Оценки демографических показателей даны в табл. 2.

На рис. 8 приведены спектры модулей комплексных собственных чисел и соответствующих им периодов колебаний для различных типов динамики численности популяции, которые разбиты на зоны устойчивости.

Здесь реально будут проявляться циклы, у которых величина параметра $\lambda \geq 0.90$, при формальной границе $\lambda \geq 1$. На фазе спада реальным может быть, да и то на коротком промежутке, только цикл с периодом 11,67, где $\lambda = 0,86$.

На рис. 9 показана детализация спектров в диапазоне модулей 0,8-1,15. Видно как плавает период «10-14» в зависимости от тенденции фазы развития: на спаде он минимальный – 11 лет, что подмечено еще

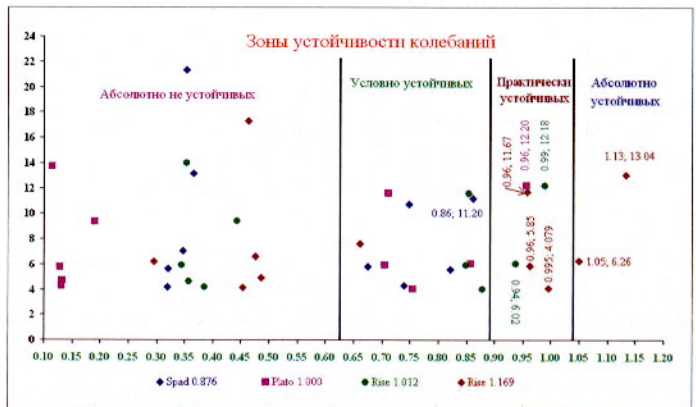


Рис. 8. Спектры модулей комплексных собственных чисел

Замятиним (1975) в 1950-е гг.; фаза роста со скоростью $\lambda = 1,169$ он максимален – 13 лет. Полученные результаты позволяют объяснить расхождение длин циклов, приводимые разными исследователями.

Ввиду наличия целого спектра значений модулей комплексных собственных чисел возникает вопрос: «А какой именно период цикла должен наблюдаться?».

Ввиду того, что эксперимент свидетельствует о наличии в популяции ОМ цикла периода 11-13 лет, то критерием отбора должен служить следующий алгоритм – в популяции будет проявляться тот цикл, который:

- имеет произведение аргумента на π наиболее близкое к разности $\lambda_{max} - 1$; где λ_{max} – максимальный модуль корня полинома (4), который равен максимальной мультипликативной скорости увеличения численности популяции (приблизительно r);
- отношение модуля комплексного корня к произведению аргумента на π имеет максимальное значение.

Рассмотрим биологический смысл данных условий. Первое условие, в определенном смысле запрещающее высокочастотные колебания, основано на том факте, что скорость изменения численности не может быть выше r . А при высоких частотах это наблюдается. Второе условие отражает степень устойчивости данного периода колебаний. Применительно к ОМ эти условия при различных интенсивностях эксплуатации имеют следующий вид (рис. 10):

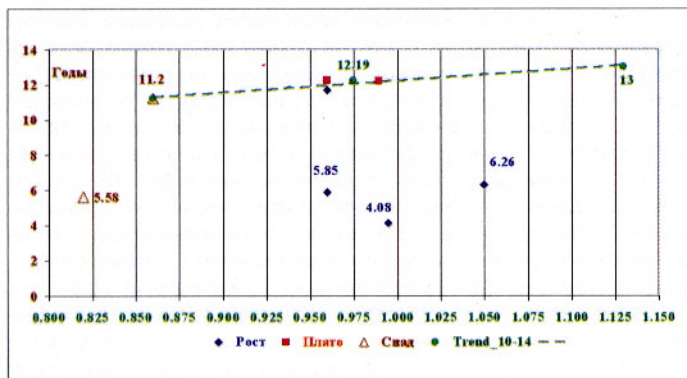
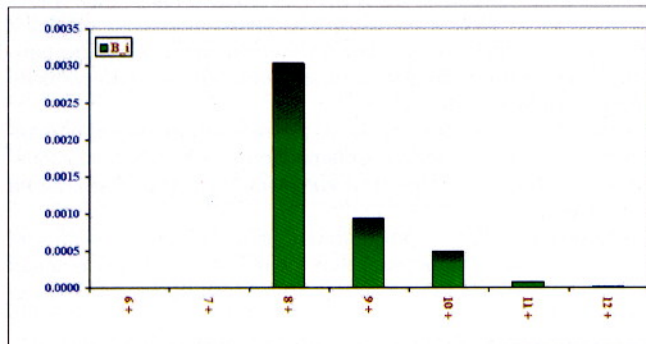
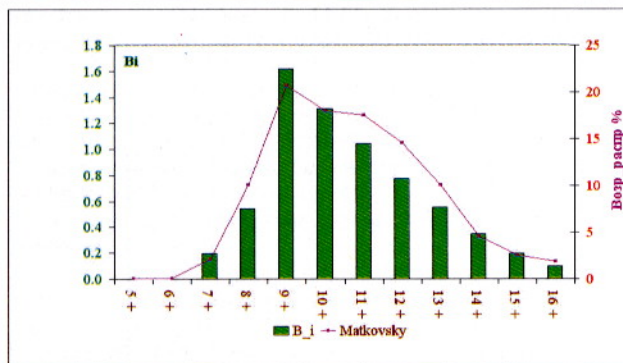
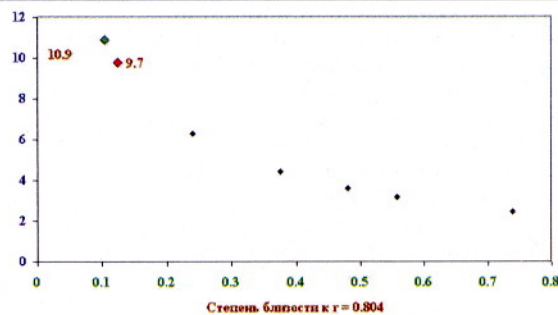


Рис. 9. Детализация дрейфа цикла «11-13 лет»



а)



б)

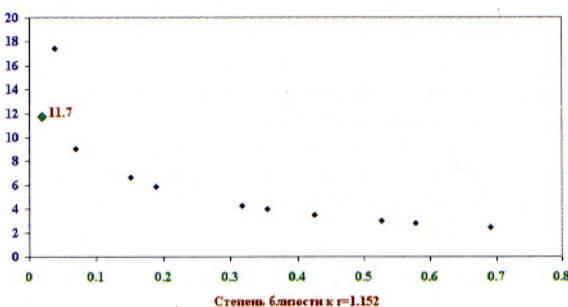


Рис. 10. Зависимость периода различных интенсивностях эксплуатации: (а) – 1960 – е гг. ; (б) – 2003 – 2009 гг.

Литература:

- Богданов В.Д. На Обь пришел кризис для сиговых рыб, 2009 – <http://www.m-vremya.ru/news/13408.html>, http://www.fedpress.ru/federal/press/interview/id_144887.html
- Варпаховский Н.А. Рыболовство в бассейне реки Оби. II. Рыбы р. Оби. Спб., 1902.- 251 с.
- Вотинов Н.П. 1963. Муксун как объект искусственно го разведения и акклиматизации // Тр. Обь-Тазовского отд. Всес. НИИ озер, и реч. рыб. хоз-ва. Тюмень. Т. III. С. 115-137.
- Временная методика оценки ущерба, наносимого в результате строительства, реконструкции и расширения предприятий, сооружений и других объектов и проведения различных видов работ на рыбных водоемах. – М, 1990. – 60 с
- Гайденок Н.Д., Чмаркова Г.М. Об одном подходе к определению коэффициентов естественной смертности ихтиофауны на примере полибиома р. Енисей // Проблемы использования и охраны природных ресурсов центральной Сибири. – Красноярск, 2003, Вып. 5., С – 18 -27.
- Гайденок Н.Д., Клементенок П.М., Чмаркова Г.М. Экология и промысел енисейского муксуна *Coregonus muksun (Pallas)* // РХ, 2009, № 1, С. 96 – 101.
- Гайденок Н.Д., Исаева О.М., Чмаркова Г.М. Субпопуляции енисейского муксуна *Coregonus muksun (Pallas)* и особенности их нерестовых миграций // РХ, 2011, № 3, С. 53 - 64
- Замятин В.А. 1975. Эффективность естественного воспроизводства муксуна// Тез. докл. к научно-практич. конф. СибрыбНИИпроект по развитию Тюменского рыбохоз-го комплекса. Тюмень. С. 17-18.
- Матковский А. К. Закономерные изменения численности муксуна *coregonus muksun pallas (Salmoniformes, Coregonidae)*

р. Обь // Вопр. Рыболовства, 2006, № 3, с. 505-521

10. Матковский А. К. Деградационные процессы в популяции муксуна реки оби и необходимые меры по восстановлению его численности // Матер. седьмого международного научно-производственного совещания по биологии, биотехнике сиговых рыб. – Тюмень, 2010, С. 172-181.

11. Москаленко Б.К. 1958. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бас сейна // Тр. Обь-Тазовского отд. ВНИОРХ. Нов. сер. Тюмень., 1958, Т. I, 250 с.

12. Никонов Г.И. 1977. Биология муксуна бассейна Тазов-ской губы // Рыбное хозяйство Обь-Иртышского бас сейна. Тр. Обь-Тазовского отд. СибрыбНИИпроект. Нов. сер. Свердловск. Т. 4. С. 9-18.

13. Петкевич А.Н. Биологические основы рационального рыбного хозяйства в Обь – Иртышском бассейне // Проблемы рыбного хозяйства водоемов Сибири, Тюмень, 1971, с. 3 – 60.

14. Полузтков Р.А. Динамическая теория биологических популяций. – М.: Наука, 1974. 456 с.

15. Рыбы северной части Обской губы и их промысел. Тр. НИИПЗЖПХ. - Л.- М., 1940, вып. 10.-240 с.

16. Тюрин П.В. «Нормальные» кривые переживания и темпов естественной смертности рыб, как теоретическая основа регулирования рыболовства.-Изв. ГосНИОРХ, 1972, т. 71, С. 71 – 128.

17. Leslie P. H. On the use of matrices in certain population mathematics // Biometrika, 1945, v. 33, p. 183 – 212.

18. Lotka A.J. Studies on the norm of growth of material aggregates. – Am. J. Sci., 1907, v. 24, p. 199 – 216, 375 – 376.

19. Pauly D. On the interrelationship between natural mortality, growth parametrs and mean environmental temperature in 175 fish stocks// ICES Mar. Sci. Symp. 1992, Vol. 195. P. 388 – 392

Gaydenok N.D., Doctor of Sciences, professor, Zakharova N.V., postgraduate – Siberian State Aerospace University, Krasnoyarsk, e-mail: ndgay@mail.ru; Chmarkova G.M., PhD – Siberian State Technological University, Krasnoyarsk, e-mail: chmarkova4@mail.ru

Muksun of the Ob River: on studying of the cyclic population fluctuations

Population cycles of muksun from the Ob River are analyzed. It is shown that the cycles are caused by demographic traits of the population.

Keywords: population cycles, demographic and cohort analyses, Leslie matrix, real and complex roots of characteristic polynomial