

Динамические режимы модели структурированной популяции с учетом избирательного промысла зрелых самцов и самок

Ревуцкая О.Л.¹, Неверова Г.П.^{1,2}, Фрисман Е.Я.¹

¹Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан, Россия

²Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия

oksana-rev@mail.ru, galina.nev@gmail.com, frisman@mail.ru

В работе изучено влияние избирательного промыслового воздействия на динамику численности популяций с возрастной и половой структурой. При построении модели предполагается, что рождаемость зависит от соотношения численностей полов и количества формируемых пар. Регуляция численности осуществляется путем лимитирования выживаемости молоди, когда с ростом численностей половозрелых классов наблюдается уменьшение выживаемости неполовозрелых особей. Предполагается, что в процессе промысла добываются самки и самцы репродуктивного возраста с одинаковой интенсивностью. Исследованы сценарии переходов между различными режимами динамики численности популяции, которые обусловлены изменениями популяционных параметров, определяющих интенсивность воспроизводства, выживаемости и саморегуляции, особенностями процесса образования брачных пар и промыслом. Показано, что в зависимости от популяционных параметров изъятие особей репродуктивной группы (самок и самцов) может приводить как к затуханию колебаний и стабилизации динамики популяции, так и к двухгодичным колебаниям численности и их раскачке.

Ключевые слова: математическое моделирование, возрастная и половая структуры, саморегуляция, промысел, динамические режимы.

Dynamic Modes of Structured Population under Sex- and Age- Specific Harvest

Revutskaya O.L.¹, Neverova G.P.^{1,2}, Frisman E.Ya.¹

¹Institute for Complex Analysis of Regional Problems Far Eastern Branch Russian Academy of Sciences, Birobidzhan, Russia

²Institute of Automation and Control Processes Far Eastern Branch Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

The paper investigates influence of sex- and age-specific harvest on the dynamics of structured populations based on a mathematical model with discrete time. We assume birth rate depends on the population sex ratio and is described by the modified harmonic mating function with switching. The population size is regulated by decreasing juvenile survival rate with growth of sex-age class sizes. Conditions for sustainable development of the exploited population are received. Dynamic modes of the population models are studied. Influence of birth, survival, and self-regulation rates, the formation process of the mating pairs, and sex- and age-specific harvest on transitions between different dynamic modes are investigated. Depending on values of the population parameters, the harvest of mature females and males can result in both damping of the oscillations, which stabilizes population dynamics, and the oscillation appearance, including two-year population fluctuations.

Key words: mathematical modeling, age and sex structures, self-regulation, harvesting, dynamic modes.

1. Введение

Проблема рационального управления динамикой популяций является одной из важных задач в математической биологии [1–4]. Научно обоснованная эксплуатация биологических ресурсов без угрозы исчезновения видов не возможна без

детального изучения их популяционной структуры (прежде всего, возрастной и половой) [1, 3–8]. Во-первых, это обусловлено тем, что пополнение популяции является сложным процессом, включающим в себя не только рождаемость, но и выживаемость неполовозрелых особей, а также переходы младших особей в старшие возрастные классы и т.д.; на все эти процессы изменение

плотности популяции и промысел оказывают различное влияние [9]. Следовательно, изъятие позволяет регулировать структуру популяции, и тем самым, может быть использовано при разработке стратегий, направленных на управление численностью популяции, а также сохранение ее устойчивого развития. Во-вторых, в большинстве случаев экономически выгодно использовать дифференцированный промысел [6]. Например, осетровые, сиговые и лососевые рыбы в зависимости от возраста имеют разную промысловую ценность [10]. Изъятие взрослой части популяции (как самок, так и самцов) достаточно часто встречается при коммерческом промысле. Зачастую при промысле вылавливаются половозрелые особи без четкого разделения по полу. Например, многие виды рыб (минтай, сельдь, сардина, сайра, горбуша, кета и т.п.) промышленно используются в период, когда идут на нерест или во время нереста. Промысел охотничье-промысловых видов копытных ведется в определенные сроки из разных половозрастных групп [11]. Следует отметить, что изучение влияния избирательного промысла на динамику структурированных популяций является важной задачей, результаты которой могут использоваться при разработке стратегий управления методами математического моделирования [1–6, 12–16].

Данная работа развивает предшествующие авторские исследования [17] и посвящена изучению влияния избирательного промысла самок и самцов репродуктивного возраста на динамику численности популяции с половой и возрастной структурами методами математического моделирования. Предполагается, что при промысле добываются самки и самцы репродуктивного возраста с одинаковой интенсивностью. Целью данной работы является изучение механизмов формирования и развития динамических режимов, возникающих в модели динамики популяций с возрастной и половой структурой и связанных с промыслом. Такая постановка задачи позволяет изучить и выявить особенности развития эксплуатируемых популяций с возрастной и половой структурой при вариации интенсивности промысла, а также изменения динамики неэксплуатируемой популяции в результате введенного промысла.

2. Описание модели

Рассматривается популяция с сезонным характером размножения, состоящая из трех групп: младшей, включающей неполовозрелых особей (P), и двух старших, представленных половозрелыми самками (F) и самцами (M). Предполагается, что времени, протекающего между двумя последовательными периодами размножения, достаточно для развития особей младшего возраста до половозрелого состояния. Модель может быть записана системой трех рекуррентных уравнений:

$$\begin{cases} P_{n+1} = a \cdot c(F_n, M_n) \\ F_{n+1} = \delta w_1 P_n + s F_n \\ M_{n+1} = (1 - \delta) w_2 P_n + v M_n \end{cases}, \quad (1)$$

где n – номер сезона размножения, a – коэффициент рождаемости (среднее число потомков, приходящихся на одну брачную пару), δ – доля самок среди новорожденных, w_1 и w_2 – выживаемости неполовозрелых самок и самцов до достижения половой зрелости, s и v – выживаемости половозрелых самок и самцов, соответственно, $c(F, M)$ – функция образования пар.

Предполагается, что число образованных пар c может быть описано следующей функцией [18, 19]: $c(F_n, M_n) = 2F_n M_n / (F_n / h + M_n)$, где h соответствует среднему размеру гарема и характеризует тип брачных отношений в популяции (при моногамии $h = 1$, при полигинии $h > 1$, при полиандрии $h < 1$). Для того чтобы в модели (1) избежать «завышения» рождаемости для популяций, в которых самки дают потомство один раз за сезон размножения, функцию образования пар можно преобразовать к виду [20]:

$$c(F_n, M_n) = \min(F_n, 2F_n M_n / (F_n / h + M_n)). \quad (2)$$

Условие переключения функции (2) соответствует балансу полов в популяции и имеет вид: $F = hM$, где hM – это число самок, которое может быть потенциально оплодотворено самцами численностью M со средним размером гарема h . Следовательно, когда существует дефицит самок, т.е. $F < hM$, тогда количество образуемых пар соответствует количеству половозрелых самок. В противном случае ($F > hM$) число пар рассчитывается как среднее гармоническое число самок и самцов в популяции.

Предполагается, что величины выживаемости неполовозрелых самок и самцов до момента достижения половой зрелости не различаются и линейно убывают с ростом численностей младшего и старшего возрастных классов, причем влияние половозрелых самок и самцов полагается одинаковым:

$$w_1 = w_2 = 1 - \alpha P - \beta(F + M). \quad (3)$$

Здесь α и β – коэффициенты, характеризующие интенсивность снижения выживаемости молодежи, которое вызвано конкурентным взаимодействием между половозрастными классами, соответственно. Будем полагать, что при отрицательных значениях, возникающих при больших численностях, функция (3) обнуляется. С биологической точки зрения это можно интерпретировать, как полную гибель приплода соответствующего года, в силу высокой внутривидовой конкуренции за ресурсы.

Рассмотрим ситуацию, когда в результате промысла после периода размножения изымается некоторая постоянная доля половозрелых самок и самцов u . Учитывая функции (2) и (3) и переходя к новым безразмерным переменным $p = \alpha P$, $f = \alpha F$,

$m = \alpha M$ – “относительным” численностям – модель (1) можно записать в виде:

$$\begin{cases} p_{n+1} = a \min(f_n, 2f_n m_n / (f_n / h + m_n)) \\ f_{n+1} = (\delta(1 - p_n - \rho(f_n + m_n))p_n + sf_n)(1 - u) \\ m_{n+1} = ((1 - \delta)(1 - p_n - \rho(f_n + m_n))p_n + vm_n)(1 - u) \end{cases}, \quad (4)$$

где u ($0 \leq u \leq 1$) – доля изъятия половозрелых самок и самцов, коэффициент $\rho = \beta/\alpha$ характеризует относительный вклад половозрелых особей в плотностно-зависимое лимитирование выживаемости молоди. При $u = 0$ модель (4) была подробно изучена, результаты ее исследования представлены в работе [21].

3. Равновесные численности и их устойчивость

Стационарные численности, соответствующие координатам неподвижной точки системы (4), зависят от соотношения полов.

Если $f \leq hm$, то $\min(f, 2fm/(f/h + m)) = f$ и координаты ненулевой неподвижной точки определяются по формулам:

$$\begin{aligned} \bar{p}^{(1)} &= \frac{(1 - v(1 - u))(1 - (s + a\delta)(1 - u))}{a(1 - u)((1 - u)(a\delta v - \delta\rho s + \delta\rho v + \rho s) - a\delta - \rho)}, \\ \bar{f}^{(1)} &= \frac{1}{a} \bar{p}^{(1)}, \quad \bar{m}^{(1)} = \frac{(1 - \delta)(1 - s(1 - u))}{a\delta(1 - v(1 - u))} \bar{p}^{(1)}, \end{aligned} \quad (5)$$

где $a > (1 - s)/\delta$.

Если $f > hm$, то

$$\min(f, 2fm/(f/h + m)) = 2fm/(f/h + m) \text{ и}$$

$$\begin{aligned} \bar{p}^{(2)} &= \frac{M(V - U(W - \delta T)(V - WU))}{TU(U^2(s(1 - \delta)(W\rho - 2ah\delta v) + \delta\rho vW) + L)}, \\ \bar{f}^{(2)} &= \frac{U(hs(1 - \delta) - \delta v) + V}{2ah(1 - \delta)(sU - 1)} \bar{p}^{(2)}, \\ \bar{m}^{(2)} &= \frac{U(hs(1 - \delta) - \delta v) + V}{2a\delta hM} \bar{p}^{(2)}, \end{aligned} \quad (6)$$

где $M = 1 - v(1 - u)$, $V = \delta h - \delta - h$,

$$W = \delta hs - \delta v - hs, \quad T = 2ah(1 - \delta), \quad U = 1 - u,$$

$$L = \delta U((s + v)(T + \rho) + \rho V(s - v)) - h(1 - \delta)(2a\delta + \rho - 2\rho sU) - \delta\rho.$$

Условие переключения от одной функции размножения к другой имеет вид:

$$h = \delta(1 - v(1 - u)) / ((1 - s(1 - u))(1 - \delta)). \quad (7)$$

Границы области устойчивости неподвижных точек системы (4) находятся на основе характеристического многочлена

$$\lambda^3 + S\lambda^2 + H\lambda + J = 0$$

и задаются линиями, соответствующими разным типам бифуркаций: 1) транскритической $H = -J - 1 - S$ ($\lambda = 1$), 2) удвоения периода $H = J - 1 + S$ (PD :

$\lambda = -1$) и 3) Неймарка–Сакера $H = SJ - J^2 + 1$ (NS : $\lambda = e^{\pm i\varphi}$ и $|\lambda| = 1$), где для решения (5) коэффициенты бифуркационных границ составляют:

$$J^{(1)} = a\delta v(1 - u)^2(1 - \rho(\bar{f}^{(1)} + \bar{m}^{(1)}) - 2\bar{p}^{(1)}),$$

$$H^{(1)} = (1 - u)(a\delta(\rho(\bar{f}^{(1)} + \bar{m}^{(1)}) - 1) + \bar{p}^{(1)}(\rho(1 - u)(\delta(s - v) - s) + 2a\delta) + sv(1 - u)),$$

$$S^{(1)} = (\rho \cdot \bar{p}^{(1)} - s - v)(1 - u);$$

а для решения (6):

$$J^{(2)} = 2ah(1 - u)(1 - \rho(\bar{f}^{(2)} + \bar{m}^{(2)}) - 2\bar{p}^{(2)})(\delta hv(\bar{m}^{(2)})^2 + s(\bar{f}^{(2)})^2(1 - \delta)) / (\bar{f}^{(2)} + h\bar{m}^{(2)})^2,$$

$$\begin{aligned} H^{(2)} &= (1 - u)((2ah\rho(\bar{f}^{(2)})^3(1 - \delta) + (\bar{f}^{(2)})^2(2ah(1 - \delta)(2\bar{p}^{(2)} + \rho\bar{m}^{(2)} - 1) + (1 - u)(\bar{p}^{(2)}\rho(\delta s - \delta v - s) + sv)) + 2h\bar{f}^{(2)}\bar{m}^{(2)}((1 - u)(\bar{p}^{(2)}\rho(\delta s - \delta v - s) + sv) + ah\delta\rho\bar{m}^{(2)}) + h^2(\bar{m}^{(2)})^2((1 - u)(\bar{p}^{(2)}\rho(\delta s - \delta v - s) + sv) + 2a\delta(2\bar{p}^{(2)} + \rho\bar{m}^{(2)} - 1)) / (\bar{f}^{(2)} + h\bar{m}^{(2)})^2, \\ S^{(2)} &= (\rho \cdot \bar{p}^{(1)} - s - v)(1 - u). \end{aligned}$$

В пространстве параметров модели (4) при переходе через гиперплоскость (7) происходит смена принципа образования пар. Вследствие этого область устойчивости системы (4) определяется бифуркационными линиями, ограничивающими равновесие (5) или (6) (рис. 1,а). При переходе через границу NS рост коэффициента рождаемости a приводит к квазипериодической динамике численности возрастных классов, а при пересечении линии PD возникают устойчивые колебания, порождающиеся каскадом бифуркаций удвоения периода.

Как видно на рисунке 1,б в случае, когда самок больше ($f > hm$) и численность потомства зависит от обоих полов, увеличение промыслового давления u ведет к расширению области устойчивости нетривиального равновесия (6) относительно коэффициента рождаемости a и сужению этой области по параметру внутривидовой конкуренции ρ . Линии бифуркаций Неймарка–Сакера NS и удвоения периода PD сдвигаются в сторону больших значений рождаемости a . В результате такого сдвига квазипериодические и регулярные колебания будут угасать за счет растущей доли изъятия u (рис. 1,б). При этом уменьшается диапазон значений параметра ρ , при которых могут возникнуть квазипериодические колебания, и наоборот, увеличивается ряд значений ρ , при которых наблюдаются периодические колебания. Соответственно, если оценка параметров располагается в области квазипериодических колебаний вблизи границы устойчивости, тогда

рост интенсивности промыслового изъятия может, как стабилизировать динамику (рис. 2,а), так и привести к смене наблюдаемого динамического

режима, то есть к периодическим колебаниям (рис. 2,б).

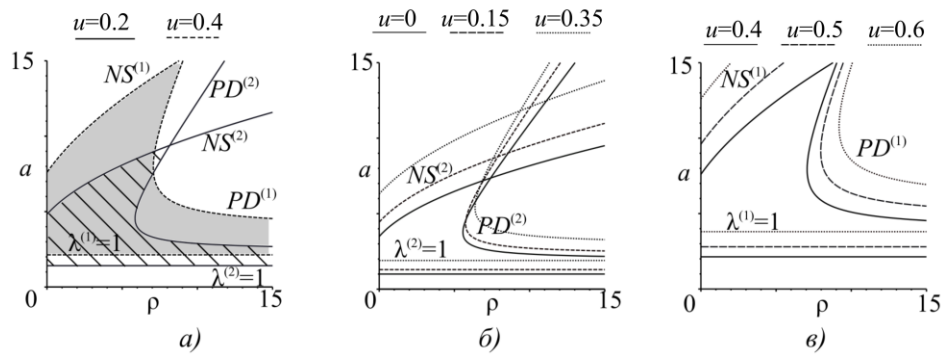


Рис. 1. Срезы области устойчивости системы (4) при $h = 1.5, v = 0.1, s = 0.6, \delta = 0.5$ на плоскости (ρ, a) при разных значениях параметра u . а) Пунктирными линиями показаны границы области устойчивости решения (5); сплошными линиями – границы решения (6). б) и в) Изменение области устойчивости решений (6) и (5), соответственно, при разных значениях доли изъятия u .

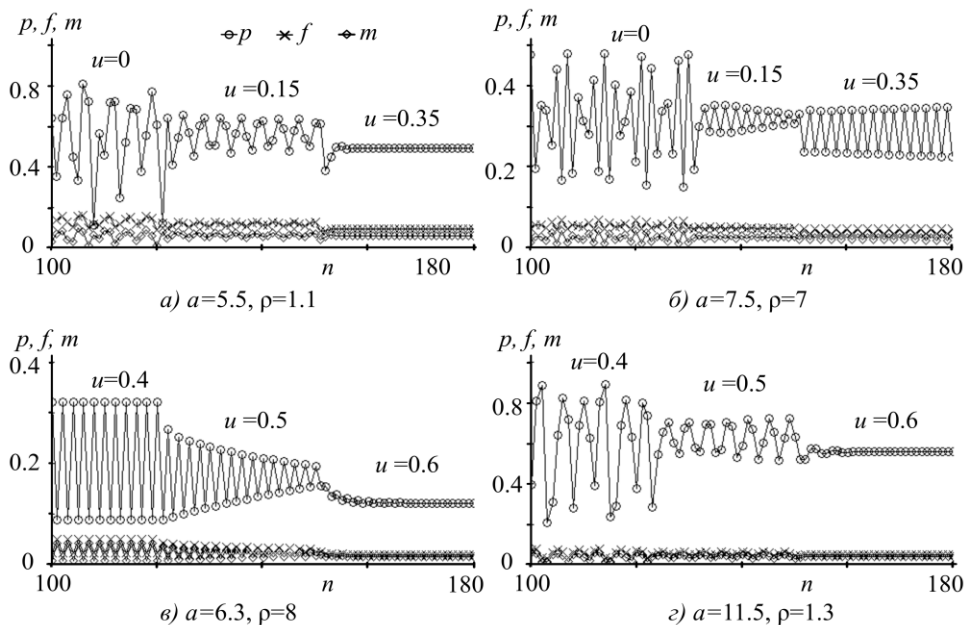


Рис. 2. Решения системы (4) при $h = 1.5, v = 0.1, s = 0.6, \delta = 0.5$ и разных значениях доли изъятия u . Промысел с долей изъятия $u = 0.15$ вводится на 120 (а), 130 (б), $u = 0.35$ – на 150 (а, б) шагах моделирования; $u = 0.5$ вводится на 120 (в, г), $u = 0.6$ – на 150 (в, г) шагах моделирования.

С дальнейшим ростом значения доли изъятия u и переходе этого параметра через пороговое значение (7) происходит изменение типа функции образования пар, и численность потомства начинает определяться только числом самок. В результате увеличение значений доли изъятия самок и самцов u ведет к расширению области устойчивости системы (4) (рис. 1,в). Следовательно, увеличение интенсивности промысла приведет к затуханию колебаний (как регулярных (рис. 2,в), так и квазипериодических (рис. 2,г)), и, наоборот, уменьшение интенсивности промысла ведет к раскачке колебаний.

4. Заключение

Проведенное исследование демонстрирует, что при избирательном промысле зрелых самок и самцов величина их изъятия влияет на соотношение полов и соответственно может привести к смене типа образования брачных пар. В случае, когда самок больше в популяции ($f > hm$), увеличение интенсивности изъятия приводит к смене стратегии размножения в силу того, что зрелых особей, в том числе самок, становится меньше. При этом, когда в свободной от промысла популяции соотношение полов смещено в сторону самцов (т.е. $f < hm$) увеличение доли изъятия самок и самцов не

приведет к изменению соотношения полов. Такое поведение системы типично и для случая, когда промыслу подвергались только самки репродуктивного возраста [17].

Выполненное нами исследование показывает сложные связи между соотношением численностей полов, изъятием и характером динамического поведения популяции. В случае, когда в популяции количественно преобладают самцы, то добыча зрелых самок и самцов ведет к тому, что запас устойчивости популяции расширяется, и колебания численности гасятся. Если же больше самок, то подобная избирательность промысла также может погасить колебания и стабилизировать динамику системы. Вместе с тем, когда самок больше возможны ситуации, при которых рост промыслового давления может раскачать колебания 2-циклов в стабильной популяции, как эксплуатируемой ранее, так и свободной от промысла.

Таким образом, в зависимости от значений популяционных параметров дифференцированное изъятие особей может приводить как к затуханию колебаний и стабилизации динамики популяции, так и к двухгодовым колебаниям численности и их раскачке.

5. Благодарности

Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке РФФИ (№ 18-04-00073 а, 18-51-45004 ИНД_а).

6. Список литературы

1. Свирижев Ю.М., Елизаров Е.Я. *Математическое моделирование биологических систем*. М.: Наука, 1972.
2. Beverton R.J.H., Holt S.J. *On the dynamics of exploited fish populations: Series 2*, 19. United Kingdom Ministry of Agriculture, Food, and Fisheries Investigations, 1957.
3. Скалецкая Е.И., Фрисман Е.Я., Шапиро А.П. *Дискретные модели динамики численности и оптимизации промысла*. М.: Наука, 1979. 165 с.
4. Абакумов А.И. *Управление и оптимизация в моделях эксплуатируемых популяций*. Владивосток: Дальнаука, 1993. 129 с.
5. Beddington J.R., Taylor D.B. Optimal age specific harvesting of a population. *Biometrics*. 1973. V. 29. P. 801–809.
6. Колли Г. *Анализ популяций позвоночных*. М.: Мир, 1979. 362 с.
7. Jensen A.L. Density-dependent matrix yield equation for optimal harvest of age-structured wildlife populations. *Ecological Modelling*. 1996. № 88. P. 125–132.
8. Langvatn R., Loison A. Consequences of harvesting on age structure, sex ratio and population dynamics of red deer *Cervus elaphus* in central Norway. *Wildlife Biology*. 1999. V. 5. № 4. P. 213–223.
9. Bergman E.J., Doherty P.F., White G.C., Holland A.A. Density dependence in mule deer: a review of evidence. *Wildlife Biology*. 2015. V. 21. № 1. P. 18–29. doi: [10.2981/wlb.00012](https://doi.org/10.2981/wlb.00012).
10. Фрисман Е.Я., Ласт Е.В. Нелинейные эффекты в популяционной динамике, связанные с возрастной структурой и влиянием промысла. *Известия Российской академии наук. Серия биологическая*. 2005. № 5. С. 517–530.
11. *Правила охоты 2017 в России – Изменения в Правилах Охоты РФ*. URL: http://www.nexplorer.ru/pravila_ohoty.html (дата обращения: 15.06.2017).
12. Runge M.C., Johnson F.A. The importance of functional form in optimal control solutions of problems in population dynamics. *Ecology*. 2002. V. 83. № 5. P. 1357–1371.
13. Lande R., Saether B.-E., Engen S. Threshold harvesting for sustainability of fluctuating resources. *Ecology*. 1997. V. 78. P. 1341–1350. doi: [10.1890/0012-9658\(1997\)078\[1341:THFSOF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1341:THFSOF]2.0.CO;2).
14. Idels L.V., Wang M. Harvesting fisheries management strategies with modified effort function. *International Journal of Modelling, Identification and Control*. 2008. V. 3. №1. P. 83–87. doi: [10.1504/IJMIC.2008.018188](https://doi.org/10.1504/IJMIC.2008.018188).
15. Абакумов А.И., Израильский Ю.Г. Эффекты промыслового воздействия на рыбную популяцию. *Математическая биология и биоинформатика*. 2016. Т. 11. № 2. С. 191–204. doi: [10.17537/2016.11.191](https://doi.org/10.17537/2016.11.191).
16. Giordano G., Lutscher F. Harvesting and predation of a sex- and age-structured population. *Journal of Biological Dynamics*. 2011. V. 5. № 6. P. 600–618. doi: [10.1080/17513758.2010.515689](https://doi.org/10.1080/17513758.2010.515689).
17. Ревуцкая О.Л., Неверова Г.П., Фрисман Е.Я. Влияние промыслового изъятия на динамику популяций с возрастной и половой структурой. *Математическая биология и биоинформатика*. 2018. Т. 13. № 1. С. 270–289. doi: [10.17537/2018.13.270](https://doi.org/10.17537/2018.13.270).
18. Haderl K.P., Waldstätter R., Wörz-Busekros A. Models for pair formation in bisexual populations. *J. Math. Biol.* 1988. V. 26. P. 635–649.
19. Caswell H. *Matrix Population Models. Construction, Analysis, and Interpretation*. Sinauer, Sunderland, 2001. 564. p.
20. Bessa-Gomes C., Legendre S., Clobert J. Discrete two-sex models of population dynamics: On modeling the mating function. *Acta Oecologica*. 2010. V. 36. P. 439–445. doi: [10.1016/j.actao.2010.02.010](https://doi.org/10.1016/j.actao.2010.02.010).
21. Ревуцкая О.Л., Кулаков М.П., Неверова Г.П., Фрисман Е.Я. Влияние соотношения полов на динамику численности двухвозрастной популяции. *Математическая биология и биоинформатика*. 2017. Т. 12. № 2. С. 237–255. doi: [10.17537/2017.12.237](https://doi.org/10.17537/2017.12.237).