

Эволюция режимов динамики структурированной популяции, вызванная дифференцированным промыслом

Неверова Г.П.^{1,2,3}, Фрисман Е.Я.²

¹Институт автоматизации и процессов управления (ИАПУ) ДВО РАН

²Институт комплексного анализа региональных проблем (ИКАРП) ДВО РАН

³Дальневосточный федеральный университет

Galina.nev@gmail.com, Frisman@mail.ru

В работе изучается влияние избирательного промысла на лимитированную популяцию, которая к началу очередного сезона размножения состоит из двух возрастных групп: неполовозрелой (молодь) и половозрелой (участвующих в размножении особей) на основе математической модели с дискретным временем. Показано, что в случае промысла молоди способ потери устойчивости не зависит от значений коэффициента изъятия и полностью определяется интенсивностью конкурентных отношений между возрастными классами. В случае промысла взрослых особей увеличение изъятия может привести к более высоким стационарным численностям младшей группы. Как правило, сбор урожая приводит к стабилизации динамики популяции. Однако, возможность смены динамического режима вследствие вариации текущей численности, наблюдаемая в свободно развивающихся популяциях, продолжает существовать. Показано, что нерегулярный сбор урожая или изменяющаяся доля изъятия могут привести к колебаниям численности эксплуатируемой популяции. Показано, что для того, чтобы контролировать динамику популяции достаточно, сместить и удерживать численность популяции в бассейне притяжения выбранного динамического режима. Одномоментное изменение текущей численности популяции, которое приводит в бассейн притяжения неподвижной точки, позволяет довольно быстро стабилизировать динамику.

Ключевые слова: динамика популяции, дифференцированный промысел, математическое моделирование, динамические режимы, мультистабильность.

Changes in dynamics of a structured population size due to age specific harvest

Neverova G.P.^{1,2,3}, Frisman E.Ya.²

¹Institute of Automation and Control Processes, Far Eastern Branch of RAS

²Institute for Complex Analysis of Regional Problems, Far Eastern Branch of RAS

³Far Eastern Federal University

The study considers effect of age-specific harvesting on a limited population that by the beginning of each reproduction season consists of two age groups: juveniles (immature individuals) and adults (mature individuals). Based on mathematical modeling method we analyze and compare dynamics of population with and without exploitation while considering age-specific harvesting. The dynamic modes of the models are investigated to identify and analyze the effects that may occur in natural populations because of various intensity harvest rates. Results indicate, in the case of juvenile harvest, the way of stability loss does not depend on harvest rate and is completely determined by the intensity of competitive relationships between age classes. In the case of adult harvest, an increase in harvest rate can lead to higher stationary size of young group. As a rule, harvesting leads to the stabilization of population dynamics. However, the multistability observed in unexploited populations continues to exist. Therefore, variation in the population size can lead to a change in the dynamic modes observed. It is shown irregular harvesting or a changing harvest rate may result in fluctuations in the size of an exploited population. Therefore, constant harvest strategy may be used because changing the oscillatory mode of the dynamics is possible. In addition, controlling exploited population dynamics is sufficient to shift and retain the population number to the attraction basin of the selected dynamic mode. A one-step change in the current population size that shifts to the attraction basin of the fixed point allows the rather quick stabilization of dynamics.

Key words: population dynamics, age-specific harvest, mathematical modeling, dynamics modes, multistability.

1. Введение

Задача исследования влияния изъятия на динамику популяций не является новой, и ее различные аспекты изучались и продолжают изучаться [1–21]. В рамках данной работы рассматривается ситуация, когда природная популяция подвергается избирательному промыслу, т.е. добываются особи того или иного возраста [7–14]. Данное исследование направлено на изучение возможных сценариев развития эксплуатируемых популяций при вариации интенсивности промысла и возможных изменений динамики неэксплуатируемой популяции в результате введенного промысла, в том числе смены динамического режима. Таким образом, целью данной работы является изучение и сравнение влияния избирательного промысла различной степени интенсивности на динамику численности структурированной лимитированной популяции. Решение поставленной задачи позволяет проследить изменения популяционной динамики и выявить возможные смены динамических режимов в результате эксплуатации.

2. Уравнения динамики

В данной работе исследуется динамика численности популяции, которая к началу очередного сезона размножения может быть представлена совокупностью двух возрастных классов: младшего, включающего неполовозрелых особей, и старшего, состоящего из особей, участвующих в размножении [11–14]. Предполагается, что времени, протекающего между двумя последовательными периодами размножения, достаточно для развития особей младшего возраста до половозрелого состояния, а новорожденных особей – до состояния младшего возраста. Выживаемость и репродуктивная способность половозрелых особей не зависят от возраста, то есть отсутствуют возрастные различия у взрослых особей. Регуляция численности осуществляется через лимитирование рождаемости, когда с ростом плотности (численности) популяции наблюдается снижение репродуктивных способностей особей. Для описания эффектов плотностно-зависимого лимитирования выбрана функция Рикера [15]. Предполагается, что число добываемых особей пропорционально численности [16, 17], т.е. в результате промысла изымается некоторая постоянная часть (доля) особей. Процесс промысла предполагается дискретным по времени с одинаковыми временными интервалами, составляющими один год и равными периоду размножения популяции.

Уравнения динамики, соответствующие описанному жизненному циклу, с учетом промыслового изъятия имеют вид [14]:

$$\begin{cases} x_{n+1} = a \cdot y_n \cdot \exp(-\alpha x_n - \beta y_n) \cdot (1 - u_1), \\ y_{n+1} = (s x_n - v y_n)(1 - u_2), \end{cases} \quad (1)$$

где x – численность младшего возрастного класса (неполовозрелые особи), y – численность старшего возрастного класса, составляющего репродуктивную часть популяции, n – номер периода размножения, a ($a > 0$) – репродуктивный потенциал популяции, α и β – коэффициенты, характеризующие интенсивности воздействия особей младшего и половозрелого возрастного класса на рождаемость особей, s ($0 < s \leq 1$) и v ($0 < v \leq 1$) – выживаемости особей младшей и старшей группы, соответственно, u_1 и u_2 – доли ежегодного промыслового изъятия молодежи и взрослых особей, соответственно.

В ходе исследования динамики двухвозрастной эксплуатируемой популяции было показано, что максимальный устойчивый урожай (оптимальный промысел) возможен в случае изъятия особей только из одного возрастного класса [11–13]. Поэтому в дальнейшем мы будем рассматривать и сравнивать эти два случая.

3. Режимы динамики модели (1) при $u_2 = 0$

Данному случаю соответствует ситуация, когда добываются особи младшего возрастного класса. В практике коммерческого лова широко известным примером промысла детенышей, является популяция гренландского тюленя (*Phoca Groenlandica*). Известны примеры изъятия молодых особей в искусственно выращиваемых популяциях, например осьминоги *Octopus vulgaris* [9]. Подобная избирательность может использоваться не только из экономических соображений, но и в целях устойчивого развития популяции. В частности, было показано, что для сохранения стационарного состояния некоторых видов предпочтительно изъятие молодежи (сеголеток), например кабан, красный олень (*Cervus Elaphus*) [10].

В ходе исследования модели (1) при $u_2 = 0$ показано, что способ потери устойчивости не зависит от величины изъятия и полностью определяется интенсивностью конкурентных взаимоотношений между возрастными классами. При этом «пороговое» значение $\rho = \alpha/(s\beta) = (2 + v)/(2 + v + v^2)$, при переходе через которое возможность смены одного способа потери устойчивости на другой, задается уровнем выживаемости старшей возрастной группы.

Показано, что увеличение доли изъятия и выживаемости особей старшего возраста при фиксированных значениях других параметров приводит к расширению области устойчивости нетривиального решения. Примечателен момент, что когда вклад в снижение рождаемости со стороны обоих возрастов с учетом процессов выживаемости молодежи примерно одинаков изъятие неполовозрелых особей даже при очень высоких

значениях репродуктивного потенциала позволяет существовать популяции в стабильном состоянии.

Показано, что в параметрическом пространстве модели (1) при $u_2=0$ параллельно существуют устойчивое равновесие и 3-цикл, а также режимы, возникшие в результате их эволюции. С ростом параметра модели (1) при u_1 цикл длины 3 и его бифуркации возникают при более высоких значениях репродуктивного потенциала, и устойчивое равновесие стремится захватить все фазовое пространство.

При малом относительном вкладе младшей возрастной группы в лимитирование процесса воспроизводства область существования 3-цикла лежит в основном в зоне квазипериодической динамики. Рост значений коэффициента ρ приводит к расширению области устойчивости нетривиального равновесия и смещению 3-цикла в зону параметрического пространства, где существует ненулевое стационарное решение. Дальнейший рост значений параметра ρ ведет к немонотонным изменениям области устойчивости нетривиального равновесия. При этом с увеличением ρ область существования, как нетривиального равновесия, так и 3-цикла достаточно быстро достигает такого размера, который в дальнейшем практически не зависит от ρ .

4. Режимы динамики модели (1) при $u_1=0$

Промысел взрослой части популяции достаточно часто встречается при коммерческом рыболовстве. Многие виды пелагических рыб (минтай, сельдь, сардина и т.п.) промышленно вылавливаются во время нереста, то есть вылавливаются только половозрелые особи. Еще одним примером являясь проходные виды рыб, такие как горбуша, кета.

Охота на крупных млекопитающих в большинстве своем предполагает добычу зрелых особей [18–21].

В данном случае в зависимости от способа потери устойчивости можно выделить следующие диапазоны значений параметра $\rho = \alpha/(s\beta)$: 1) $0 \leq \rho \leq (3 + u^2)/(4 - 3u + u^2)$ (потеря устойчивости по сценарию Неймарка–Сакера); 2) $(3 + u^2)/(4 - 3u + u^2) < \rho < (1 + u)$ (потеря устойчивости по двум сценариям); 3) $\rho \geq (1 + u)$ (потеря устойчивости по сценарию Фейгенбаума). Таким образом, в отличие от случая, когда промысел реализуется из младшего возрастного класса, здесь сценарий потери устойчивости зависит от величины изъятия.

Как и ранее, здесь существует зависимость между типом достигаемого динамического режима и начальным условием. В результате увеличение доли изъятия может привести к следующей цепочке изменений динамики: «нерегулярные колебания–трехгодичные колебания–устойчивое равновесие–двухгодичные колебания–вырождение». При этом рост изъятия приводит к расширению области существования 3-цикла, который возникает при более высоких значениях репродуктивного

потенциала, а зона сосуществования двух динамических режимов (стационарного состояния и трехгодичных колебаний) сокращается.

Показано, что при малом вкладе младшей возрастной группы в лимитирование процесса воспроизводства область существования 3-цикла лежит в основном в зоне квазипериодической динамики. Рост значений параметра ρ приводит к смещению этой области в зону параметрического пространства, где существует устойчивое ненулевое стационарное решение. При этом с увеличением ρ область существования 3-цикла достаточно быстро достигает такого размера, который в дальнейшем практически не зависит от ρ . Отметим, что если $\rho > 1$, то область устойчивости решения модели (1) при $u_1=0$ становится очень узкой и сосуществование стационарного состояния с устойчивым периодическим решением становится невозможным.

5. Сравнение режимов динамики численности популяции при разных типах избирательного промысла

В ходе исследования, показано, что введение избирательного промысла молодежи ведет к расширению области устойчивости. Следовательно, если популяция стационарна, то изъятие части молодежи, не приведет к изменению динамического режима, более того в ряде случаев возникшие двухгодичные или квазипериодические колебания нивелируются: промысел ведет к стабилизации. Область устойчивости 3-цикла эксплуатируемой популяции существует при более высоких значениях репродуктивного потенциала. В силу этого сдвига, вызванного изъятием, в значимой зоне параметрического пространства исчезает мультистабильность, т.е. при любом начальном условии устанавливается равновесие. При этом область существования 3-цикла существенно расширяется, то есть, если в неэксплуатируемой популяции наблюдалась нерегулярная динамика, то сейчас в области колебательных режимов возникает мультистабильность.

В случае изъятия половозрелых особей, картина динамического поведения меняется. В значимой части пространства параметров, где свободная популяция демонстрирует равновесие, в случае промысла зрелых особей возникают колебательные режимы динамики, усложняющиеся по сценарию Фейгенбаума. Если были квазипериодические колебания, то может наступить стабилизация, или, в случае наличия мультистабильности, периодические 3-летние колебания.

Рост доли изъятия из любого возрастного класса расширяет бассейн притяжения устойчивого равновесия во всех направлениях (рис. 1). Следовательно, трехгодичные колебания, возникающие при начальном условии, лежащем вблизи бассейна стационарного решения, в эксплуатируемой популяции стабилизируются.

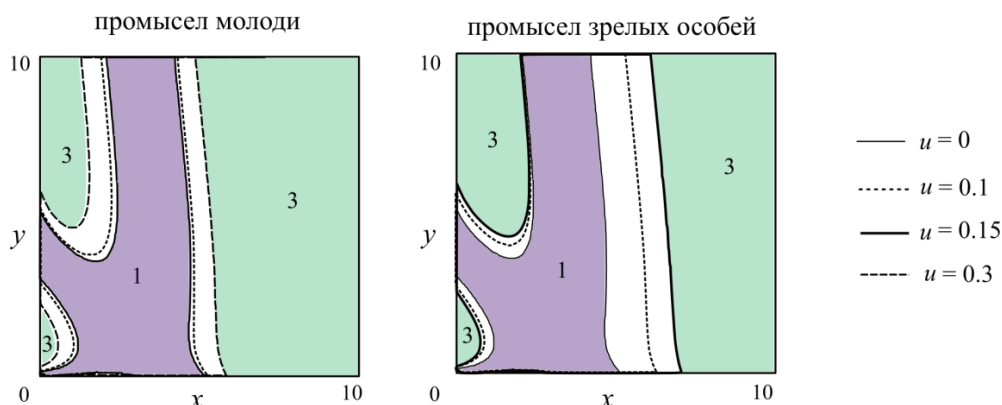


Рис. 1. Бассейны притяжения предельных динамических режимов при $r = as = 35$, $\rho = 0.85$, $v = 0.1$ для случаев, когда популяция развивается свободно и когда она подвергается изъятию. Белая область соответствует 3-циклу, когда промысла нет, и стационару, когда он есть.

Интересен момент, что в случае добычи зрелых особей при малых значениях численности младшего возрастного класса и высокой старшего, рост изъятия сохраняет тип динамического режима, наблюдаемого в свободной популяции. В целом если при некоторых значениях популяционных параметров текущая численность популяции располагается в бассейне притяжения устойчивого равновесия, то колебания могут возникнуть только тогда, когда на текущую численность популяции будет оказано дополнительное воздействие, ведущее к ее смещению в бассейн притяжения 3-цикла. Вид бассейнов притяжения позволяет заключить, что для этого перескока требуется либо уменьшение текущей численности возрастных классов, либо ее увеличение за счет внешних воздействий, что маловероятно. Более вероятно, что нерегулярный сбор урожая или изменяющаяся доля изъятия раскачают колебания. Действительно, на рисунке 1 видно, что уменьшение объемов добычи из стабильно развивающейся популяции, может привести к устойчивым колебаниям. В частности, если ведется промысел зрелых особей с постоянной долей изъятия, и текущая численность популяции располагается в белой области, т.е. в бассейне притяжения устойчивого равновесия, то уменьшение значений параметра u приведет к сужению бассейна притяжения стационарного решения, и текущая численность популяции окажется в области трехгодичных колебаний, что приведет к возникновению колебаний.

С другой стороны для того, чтобы нивелировать возникшие трехгодичные колебания, необходимо изменить текущую численность таким образом, чтобы она попадала в бассейн притяжения равновесного состояния. Расположение бассейнов притяжения, приведенное на рисунке 1, позволяет заключить, что уменьшение численности одного из возрастных классов популяции позволяет переместиться из зоны 3-цикла в бассейн притяжений устойчивого равновесия. Следовательно, одномоментное уменьшение численности популяции (в дополнение к ежегодному изъятию) может привести к смене

динамического режима. Этот переход зависит от величины дополнительного изъятия. При сравнительно небольшом изъятии трехгодичные колебания могут сохраниться, а при увеличении интенсивности промысла популяция выходит на квазистационарный режим: колебания с очень малой амплитудой. При этом, чем больше одномоментное изъятие, тем быстрее численность популяции стабилизируется.

6. Заключение

Проведено исследование влияния избирательного изъятия на динамику численности структурированной популяции с плотностной регуляцией рождаемости. Показано, что при промысле молодежи способ потери устойчивости не зависит от величины изъятия и полностью определяется интенсивностью конкурентных взаимоотношений между возрастными классами. В случае избирательного промысла взрослых особей рост доли изъятия способен привести к увеличению стационарной численности молодежи. Продемонстрировано, что увеличение доли изъятия зрелых особей может привести к следующей цепочке изменений динамики: «нерегулярные колебания – трехгодичные колебания – устойчивое равновесие – двухгодичные колебания – вырождение». При этом нерегулярный сбор урожая или изменяющаяся доля изъятия могут раскачать колебания численности в промысловой популяции.

Не зависимо от того какой возрастной класс эксплуатируется, рост интенсивности промыслового изъятия, как правило, ведет к стабилизации динамики; однако сохраняется явление мультирежимности. Данный феномен заключается том, что при одних и тех же значениях демографических параметров наблюдаются различные динамические режимы. Следовательно, возникают определенные сложности при прогнозировании популяционной динамики и выборе стратегии добычи.

В рамках данного исследования при условии, что эксплуатируемая популяция устойчива,

возникновение флуктуаций является результатом процессов саморегуляции и вариации текущей численности, и, следовательно, переход к стационарной стратегии изъятия возможен путем смены колебательного режима динамики. Здесь наиболее очевидным механизмом является изменение текущей численности таким образом, чтобы она попадала в бассейн притяжения интересующей нас динамики. В частности показано, что в случае колебаний смещение текущих численностей в бассейн притяжений устойчивого равновесия возможно путем уменьшения численности одного из возрастных классов.

7. Благодарности

Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке РФФИ (проекты № 18-04-00073а, № 18-51-45004 ИНД_а) и Комплексной программы фундаментальных исследований «Дальний Восток».

8. Список литературы

- Murphy L.F., Smith S.J. Optimal harvesting of an age-structured population. *Journal of Mathematical Biology*. 1990. V. 29. № 1. P. 77–90.
- 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. doi: [10.2981/wlb.1999.026](https://doi.org/10.2981/wlb.1999.026).
- Marboutin E., Bray Y., Péroux R., Mauvy B., Lartiges A. Population dynamics in European hare: breeding parameters and sustainable harvest rates. *Journal of Applied Ecology*. 2003. V. 40. № 3. P. 580–591. doi: [10.1046/j.1365-2664.2003.00813.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2003.00813.x).
- Liz E., Pilarczyk P. Global dynamics in a stage-structured discrete-time population model with harvesting. *Journal of Theoretical Biology*. 2012. V. 297. P. 148–165.
- Wikström A., Ripa J., Jonzén N. The role of harvesting in age-structured populations: disentangling dynamic and age truncation effects. *Theoretical population biology*. 2012. V. 82. № 4. P. 348–354.
- 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).
- Beddington J.R., Taylor D.B. 356. note: Optimum age specific harvesting of a population. *Biometrics*. 1973. P. 801–809. doi: [10.2307/2529145](https://doi.org/10.2307/2529145).
- Caughley G. *Analysis of Vertebrate Populations*. John Wiley and Sons, 1977. 362 p.
- Pham C.K., Isidro E. Experimental harvesting of juvenile common octopus *Octopus vulgaris*, for commercial on-growing in the Azores. *ARQUIPÉLAGO. Life and Marine Sciences*. 2010. P. 41–47.
- Milner J.M., Bonenfant C., Mysterud A. Hunting Bambi-evaluating the basis for selective harvesting of juveniles. *European Journal of Wildlife Research*. 2011. V. 57. № 3. P. 565–574. doi: [10.1007/s10344-010-0466-x](https://doi.org/10.1007/s10344-010-0466-x).
- Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Влияние оптимального промысла на характер динамики численности и генетического состава двухвозрастной популяции. *Известия РАН. Серия биологическая*. 2013. № 6. С. 738–749.
- Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Модельный анализ последствий оптимального промысла для эволюции двухвозрастной популяции. *Информатика и системы управления*. 2014. Т. 40. № 2. С. 12–21.
- Ревуцкая О.Л., Фрисман Е.Я. Влияние равновесного промысла на сценарии развития двухвозрастной популяции. *Информатика и системы управления*. 2017. № 3. С. 36–48.
- Neverova G.P., Abakumov A.I., Yarovenko I.P., Frisman E.Ya. Mode change in the dynamics of exploited limited population with age structure. *Nonlinear Dynamics*. 2018. doi: [10.1007/s11071-018-4396-6](https://doi.org/10.1007/s11071-018-4396-6).
- Ricker W.E. Stock and recruitment. *J. Fish. Res. Board Can.* 1954. V. 11. № 5. P. 559–623. doi: [10.1139/f54-039](https://doi.org/10.1139/f54-039).
- 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).
- 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).
- Caro T.M., Young C.R., Cauldwell A.E., Brown D.D.E. Animal breeding systems and big game hunting: models and application. *Biological Conservation*. 2009. V. 142. № 4. P. 909–929. doi: [10.1016/j.biocon.2008.12.018](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.12.018).
- Tenhumberg B., Tyre A.J., Pople A.R., Possingham H.P. Do harvest refuges buffer kangaroos against evolutionary responses to selective harvesting? *Ecology*. 2004. V. 85. № 7. P. 2003–2017. doi: [10.1890/03-4111](https://doi.org/10.1890/03-4111).
- Snyder K.T., Freidenfelds N.A., Miller T.E. Consequences of sex-selective harvesting and harvest refuges in experimental meta-populations. *Oikos*. 2014. V. 123. № 3. P. 309–314. doi: [10.1111/j.1600-0706.2013.00662.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00662.x).