

УДК: 51-7: 574.34

## **Влияние промыслового изъятия на динамику популяций с возрастной и половой структурой**

**Ревуцкая О.Л.<sup>\*1</sup>, Неверова Г.П.<sup>†1,2</sup>, Фрисман Е.Я.<sup>‡1</sup>**

<sup>1</sup>*Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан, Россия*

<sup>2</sup>*Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия*

**Аннотация.** В работе подробно изучено влияние избирательного промыслового воздействия на динамику численности популяций с возрастной и половой структурой. Избирательность промысла заключается в том, что добываются особи того или иного возраста и пола. При построении модели предполагается, что рождаемость популяции зависит от соотношения численностей полов и количества формируемых пар. Регуляция численности осуществляется путем лимитирования выживаемости молоди, когда с ростом численностей половозрастных классов наблюдается уменьшение выживаемости неполовозрелых особей. Целью работы является исследование механизмов формирования и развития динамических режимов, возникающих в моделях эксплуатируемых популяций с возрастной и половой структурой и связанных с промыслом. Найдены условия устойчивого развития эксплуатируемой популяции. 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 селективным промыслом. Продемонстрировано, что дифференцированный промысел зрелых самок или самцов меняет тип образования пар только в том случае, когда изымаются особи того пола, численность которого больше. Показано, что в зависимости от популяционных параметров дифференцированное изъятие особей из половозрастной группы (молоди, половозрелых самок или самцов) может приводить как к затуханию колебаний и стабилизировать динамику популяции, так и к двухгодичным и квазипериодическим колебаниям численности и их раскачке. Выявлено, что в модели динамики эксплуатируемой популяции сохраняется явление мультистабильности, характерное для свободно развивающейся популяции.

**Ключевые слова:** математическое моделирование, популяционная динамика, возрастная и половая структуры, саморегуляция, промысел, динамические режимы, мультистабильность.

### **ВВЕДЕНИЕ**

Проблема рационального управления динамикой популяций является одной из важных задач в математической биологии [1]. В результате промысла добывается некоторая часть особей из популяции, что в ряде случаев может способствовать ее интенсивному воспроизводству. Одновременно с этим, в неэксплуатируемых

---

\*oksana-rev@mail.ru

†galina.nev@gmail.com

‡frisman@mail.ru

популяциях высокая плотность животных нередко приводит к стресс-синдрому, конкуренции за ресурсы, и как следствие, к снижению рождаемости животных [2, 3].

Рациональное использование природных ресурсов во все времена определяло необходимость разработки оптимальных стратегий их эксплуатации [1, 4–8]. Научно обоснованная эксплуатация биологических ресурсов, рациональное и экономически выгодное управление численностью животных без угрозы исчезновения видов не возможны без детального изучения их популяционной структуры (прежде всего, возрастной и половой) [1, 9–12]. 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. 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 [10]. Например, осетровые, сиговые и лососевые рыбы в зависимости от возраста имеют разную промысловую ценность [13]. Существует практика использования избирательности изъятия при управлении динамикой искусственно выращиваемых популяций [14]. Селективность промысла осуществляется не только по возрасту, но и по полу, в частности при добыче копытных видов животных на самок в сопровождении детенышей, как правило, не охотятся, предпочтение отдается самцам [15], в том числе и из-за дериватов (охотничьих трофеев) [16]. Другим примером избирательного промысла по полу является добыча «холостяков», трех-четырёх летних самцов северного морского котика (*Callorhinus ursinus* L.), «серебристых» котиков [6, 17, 18]. При грамотном ведении охотничьего хозяйства необходимо заботиться не только о численности животных, но и о качественном их состоянии. Неправильная организация промысла приводит к негативным последствиям, включая, измельчение или омоложение популяции, что в свою очередь обуславливает низкий темп воспроизводства популяций [19]. Подход к селективному изъятию должен зависеть от состояния популяции и особенностей ее динамики [20].

Методы математического моделирования позволяют разрабатывать различные стратегии промысла и изучать их последствия для динамики всей популяции [1, 6–10, 21–23].

Данная работа развивает предшествующие авторские исследования [24–26] и посвящена изучению влияния избирательного промысла на динамику численности популяции с половой и возрастной структурами методами математического моделирования. Избирательность промысла заключается в том, что добываются особи того или иного возраста и пола. Целью данной работы является изучение механизмов формирования и развития динамических режимов, возникающих в моделях 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 дифференцированного промысла, а также изменения динамики неэксплуатируемой популяции в результате введенного промысла.

## 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),  $\delta$  – 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 [27, 28]:  $c(F_n, M_n) = 2F_n M_n / (F_n / h + M_n)$ , 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 способны давать потомство один раз за сезон размножения, функцию образования пар можно преобразовать к виду [29]:

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

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  $\alpha$  и  $\beta$  – коэффициенты, характеризующие интенсивность снижения выживаемости молоди, которое вызвано конкурентным взаимодействием между половозрелыми 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.

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:

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

где коэффициент  $\rho = \beta/\alpha$  характеризует относительный вклад половозрелых особей в плотностно-зависимое лимитирование выживаемости молоди.

Модель (4) была подробно изучена, результаты ее исследования представлены в работах [30, 31].

## ПРОМЫСЛОВОЕ ИЗЪЯТИЕ НЕПОЛОВОЗРЕЛЫХ ОСОБЕЙ

Сначала рассмотрим ситуацию, когда ведется недифференцированный по полу промысел сеголеток в популяции. Целесообразность изъятия неполовозрелых особей может быть обоснована, с одной стороны, экономической ценностью представителей промысловой териофауны, с другой стороны – поддержанием устойчивого развития популяции. В практике коммерческого промысла известны примеры изъятия сеголеток популяций гренландского тюленя (*Phoca groenlandica*) [32], северного морского котика (*Callorhinus ursinus L.*) [6, 17, 18], соболя [33]. Одновременно с этим, существуют примеры промысла молоди в целях устойчивого развития популяции, например изъятие сеголеток кабана [34], косули [20] и красного оленя (*Cervus elaphus*) [35]. Такой дифференцированный подход к промыслу, при котором добываются преимущественно сеголетки, объясняется необходимостью оставлять репродуктивное ядро популяции, состоящее из взрослых самок и крупных самцов-производителей [20].

Предположим, что в результате промысла из младшей возрастной группы после периода размножения изымается некоторая постоянная доля особей, то есть число добываемых особей пропорционально численности. Тогда модель (4) с учетом изъятия перепишем в виде:

$$\begin{cases} p_{n+1} = a \min(f_n, 2f_n m_n / (f_n / h + m_n)) (1 - u_1) \\ f_{n+1} = \delta(1 - p_n - \rho(f_n + m_n)) p_n + s f_n \\ m_{n+1} = (1 - \delta)(1 - p_n - \rho(f_n + m_n)) p_n + v m_n \end{cases}, \quad (5)$$

где  $u_1$  ( $0 \leq u_1 \leq 1$ ) – доля изъятия неполовозрелых особей.

Стационарные численности, соответствующие координатам неподвижной точки системы (5), зависят от соотношения полов. Если  $f \leq hm$ , то  $\min(f, 2fm/(f/h+m)) = f$  и координаты ненулевой неподвижной точки определяются по формулам

$$\bar{p}^{(1)} = \frac{(1-v)(s+a\delta(1-u_1)-1)}{\rho((s-v)\delta+1-s)+a\delta(1-v)(1-u_1)}, \quad \bar{f}^{(1)} = \frac{1}{a(1-u_1)} \bar{p}^{(1)}, \quad \bar{m}^{(1)} = \frac{(1-\delta)(1-s)}{a\delta(1-v)(1-u_1)} \bar{p}^{(1)}, \quad (6)$$

где  $a > (1-s)/(\delta(1-u_1))$ .

Если  $f > hm$ , то  $\min(f, 2fm/(f/h+m)) = 2fm/(f/h+m)$  и

$$\begin{aligned} \bar{p}^{(2)} &= \frac{(1-s)(1-v)((1-\delta)h(s+2a\delta(1-u_1)-1)-\delta(1-v))}{((s-v)\delta+1-s)((1-s)(1-\delta)h+(1-v)\delta)\rho+2ah\delta(1-\delta)(1-s)(1-v)(1-u_1)}, \\ \bar{f}^{(2)} &= \frac{(1-s)(1-\delta)h+(1-v)\delta}{(1-s)2ah(1-\delta)(1-u_1)} \bar{p}^{(2)}, \quad \bar{m}^{(2)} = \frac{(1-s)(1-\delta)h+(1-v)\delta}{(1-v)2ah\delta(1-u_1)} \bar{p}^{(2)}, \end{aligned} \quad (7)$$

где  $a > (\delta(1-v)+h(1-\delta)(1-s))/(2h\delta(1-\delta)(1-u_1))$ .

Границы области устойчивости неподвижных точек системы (5) 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 (6) коэффициенты характеристического полинома составляют:

$$\begin{aligned} J^{(1)} &= a\delta v(1-u_1)(1-\rho(\bar{f}^{(1)} + \bar{m}^{(1)})) + 2\bar{p}^{(1)}, \\ H^{(1)} &= a\delta(1-u_1)(\rho(\bar{f}^{(1)} + \bar{m}^{(1)}) + 2\bar{p}^{(1)} - 1) + \rho\bar{p}^{(1)}(\delta s - \delta v - s) + sv, \\ S^{(1)} &= \bar{p}^{(1)}\rho - s - v; \end{aligned}$$

а для решения (7):

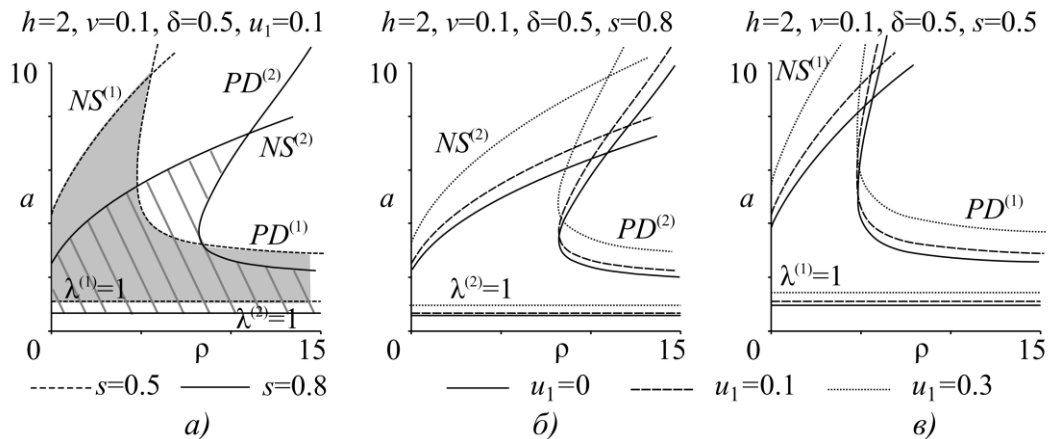
$$\begin{aligned}
 J^{(2)} &= 2ah(1-u_1)(1-\rho(\bar{f}^{(2)} + \bar{m}^{(2)}) - 2\bar{p}^{(2)})(\delta h v (\bar{m}^{(2)})^2 + s(\bar{f}^{(2)})^2(1-\delta))/(\bar{f}^{(2)} + h\bar{m}^{(2)})^2, \\
 H^{(2)} &= (2ah\rho(1-\delta)(1-u_1)(\bar{f}^{(2)})^3 + (\bar{f}^{(2)})^2(2ah(1-\delta)(1-u_1)(2\bar{p}^{(2)} + \rho\bar{m}^{(2)} - 1) - \rho\bar{p}^{(2)}(s(1-\delta) + \\
 &+ \delta v) + sv) - 2hf^{(2)}\bar{m}^{(2)}(\rho\bar{p}^{(2)}(s(1-\delta) + \delta v) - sv) + 2a\delta h^2\rho(1-u_1)(\bar{m}^{(2)})^3 + \\
 &+ h^2(\bar{m}^{(2)})^2(2a\delta(1-u_1)(2\bar{p}^{(2)} + \rho\bar{f}^{(2)} - 1) - \rho\bar{p}^{(2)}(s(1-\delta) + \delta v) + sv))/(\bar{f}^{(2)} + h\bar{m}^{(2)})^2, \\
 S^{(2)} &= \bar{p}^{(2)}\rho - s - v.
 \end{aligned}$$

Равенство  $f = hm$  с учетом равновесных численностей (6) и (7) имеет вид:

$$h = \delta(1-v)/((1-s)(1-\delta)), \quad (8)$$

и совпадает с условием переключения в модели (4) без учета промысла [30, 31]. Следовательно, изменение доли изъятия молодежи не влияет на баланс численностей полов в популяции.

В пространстве параметров модели (5) при переходе через гиперплоскость (8) происходит переключение принципа образования пар согласно формуле (8). Вследствие этого область устойчивости системы (5) определяется бифуркационными линиями, ограничивающими равновесие (6) или (7) (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.



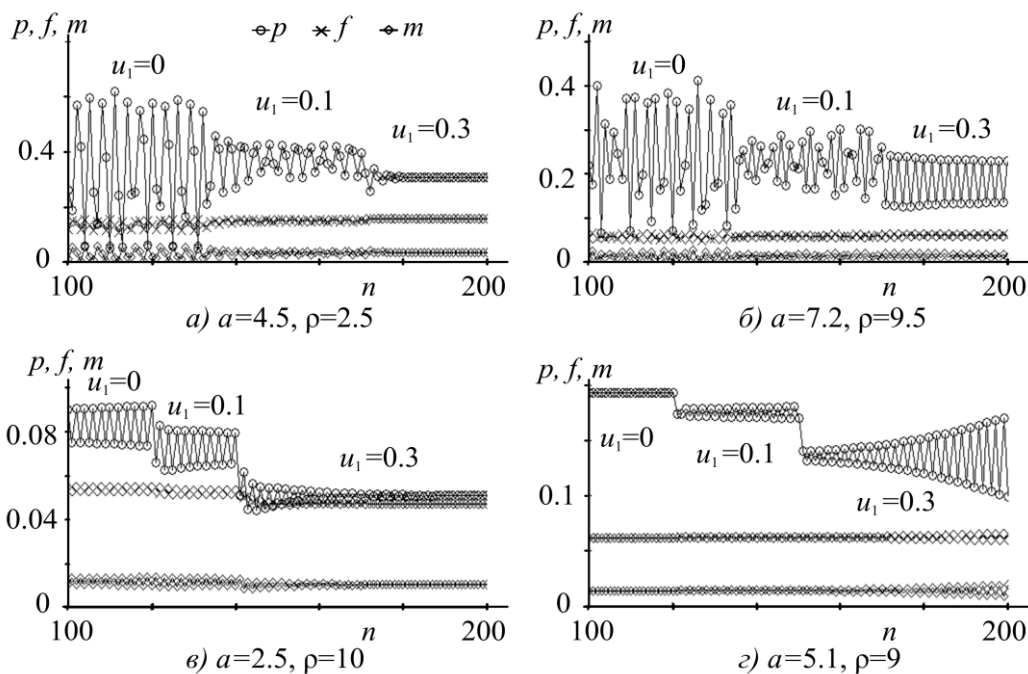
**Рис. 1.** Срезы области устойчивости системы (5) на плоскости  $(\rho, a)$  при разных значениях параметров. **а)** Пунктирными линиями показаны границы области устойчивости решения (6); сплошными линиями – границы решения (7). **б)–в)** Изменение области устойчивости решений (7) и (6), соответственно, при разных значениях доли изъятия  $u_1$ .

Аналогично системе (4) без учета промысла анализ расположения областей устойчивости решений (6) и (7) при разном соотношении полов относительно друг друга позволяет заключить, что при малых  $\rho$ , когда вклад в конкуренцию со стороны взрослых особей сравнительно невысокий, отмечается наибольший диапазон устойчивости при численном превосходстве самцов (т.е.  $f \leq hm$ ) (рис. 1,а). По мере роста значения  $\rho$  область устойчивости равновесной численности сужается для популяции, в которой самцов больше, и расширяется в случае количественного преобладания самок.

Как видно на рисунках 1,б и 1,в, увеличение доли изъятия неполовозрелых особей  $u_1$  при любом соотношении полов ведет к расширению области устойчивости нетривиального равновесия системы (5) относительно коэффициента рождаемости  $a$  и

сужению этой области по параметру внутривидовой конкуренции  $\rho$ . Как следствие, уменьшается диапазон значений параметра  $\rho$ , при которых могут возникнуть квазипериодические колебания. Вместе с тем, увеличивается диапазон величин  $\rho$ , при которых наблюдаются периодические колебания. Соответственно, если оценка популяционных параметров располагается в области квазипериодических колебаний вблизи границы устойчивости, тогда рост интенсивности промыслового изъятия младшего возрастного класса может, как стабилизировать динамику (рис. 2,а), так и приводить к смене наблюдаемого динамического режима, то есть к периодическим колебаниям (рис. 2,б).

При регулярных колебаниях численности увеличение доли изъятия в ряде случаев может стабилизировать динамику (рис. 2,в). Более того, рост промыслового давления может раскачать колебания в стабильной популяции (рис. 2,г). Подобные явления наблюдаются в достаточно узкой области параметрического пространства для популяций, в которых воспроизводство определяется только числом самок (рис. 1,в). Отметим, что эта область расширяется, если численность потомства зависит от обоих полов (рис. 1,б).



**Рис. 2.** Решения системы (5) при  $h=2, v=0.1, s=0.8, \delta=0.5$  и разных значениях доли изъятия молоди  $u_1$ . Промысел с долей изъятия  $u_1=0.1$  вводится на 130 (а, б), 120 (в, г),  $u_1=0.3$  – на 170 (а, б), 140 (в), 150 (г) шагах моделирования.

## ПРОМЫСЛОВОЕ ИЗЪЯТИЕ ПОЛОВОЗРЕЛЫХ САМЦОВ

Изъятие взрослой части популяции достаточно часто встречается при коммерческом промысле. В последнее время все большую популярность приобретает трофейная охота, когда в качестве объектов охоты отбираются особи (самцы) с мощными рогами, клыками и черепами [16]. Другим примером избирательного промысла является добыча «холостяков», трех-четырёх летних самцов северного морского котика (*Callorhinus ursinus* L., 1758) [6, 17, 18].

Рассмотрим ситуацию, когда в результате промысла после периода размножения изымается некоторая постоянная доля половозрелых самцов. Тогда модель (4) с учетом изъятия самцов примет вид:

$$\begin{cases} p_{n+1} = a \min(f_n, 2f_n m_n / (f_n / h + m_n)) \\ f_{n+1} = \delta(1 - p_n - \rho(f_n + m_n))p_n + s f_n \\ m_{n+1} = ((1 - \delta)(1 - p_n - \rho(f_n + m_n))p_n + v m_n)(1 - u_3) \end{cases}, \quad (9)$$

где  $u_3$  ( $0 \leq u_3 \leq 1$ ) – доля изъятия половозрелых самцов.

Стационарные численности, соответствующие координатам неподвижной точки системы (9), зависят от соотношения полов. Если  $f \leq hm$ , то  $\min(f, 2fm/(f/h+m)) = f$  и координаты ненулевой неподвижной точки определяются по формулам

$$\begin{aligned} \bar{p}^{(1)} &= \frac{(1 - v(1 - u_3))(s + a\delta - 1)}{((1 - s + v)u_3 + s - v)\delta + (1 - s)(1 - u_3)\rho + a\delta(1 - v(1 - u_3))}, \quad \bar{f}^{(1)} = \bar{p}^{(1)} / a, \\ \bar{m}^{(1)} &= \frac{(1 - \delta)(1 - s)(1 - u_3)}{a\delta(1 - v(1 - u_3))} \bar{p}^{(1)}, \end{aligned} \quad (10)$$

где  $a > (1 - s) / \delta$ .

Если  $f > hm$ , то  $\min(f, 2fm/(f/h+m)) = 2fm/(f/h+m)$  и

$$\begin{aligned} \bar{p}^{(2)} &= \frac{(1 - s)(1 - v(1 - u_3))(1 - \delta)(1 - u_3)h(s + 2a\delta - 1) - \delta(1 - v(1 - u_3))}{h(1 - \delta)(1 - s)(1 - u_3)(G\rho + 2a\delta(1 - v(1 - u_3))) + \rho\delta G(1 - v(1 - u_3))}, \\ \bar{f}^{(2)} &= \frac{(1 - s)(1 - \delta)(1 - u_3)h + (1 - v(1 - u_3))\delta}{2ah(1 - s)(1 - \delta)(1 - u_3)} \bar{p}^{(2)}, \\ \bar{m}^{(2)} &= \frac{(1 - s)(1 - \delta)(1 - u_3)h + (1 - v(1 - u_3))\delta}{2ah\delta(1 - v(1 - u_3))} \bar{p}^{(2)}, \end{aligned} \quad (11)$$

где  $G = \delta - (1 - u_3)(\delta(1 - s + v) - (1 - s))$ ,

$a > (\delta(1 - v(1 - u_3)) + h(1 - \delta)(1 - s)(1 - u_3)) / (2h\delta(1 - \delta)(1 - u_3))$ .

Переключение функции образования пар зависит от доли изъятия половозрелых самцов  $u_3$  и имеет вид

$$h = \delta(1 - v(1 - u_3)) / ((1 - s)(1 - \delta)(1 - u_3)). \quad (12)$$

Границы области устойчивости неподвижных точек системы (9) 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 (10) коэффициенты характеристического полинома составляют:

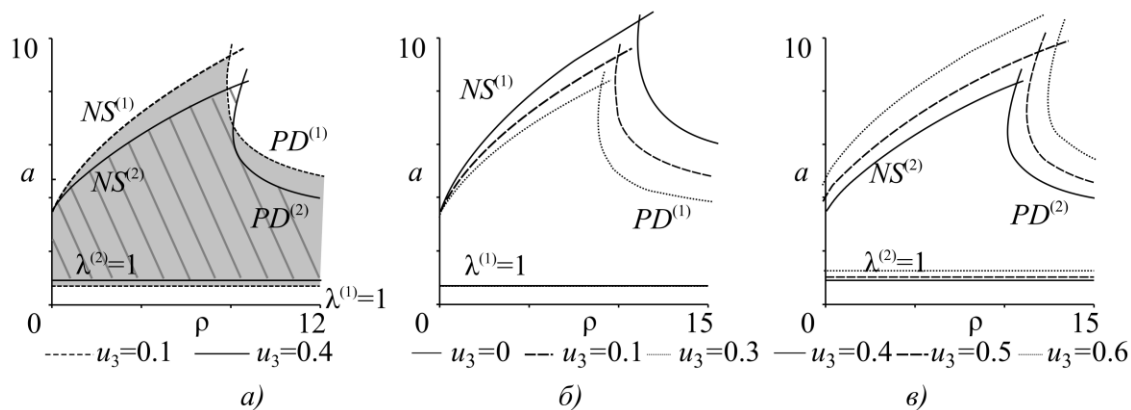
$$\begin{aligned} J^{(1)} &= a\delta v(1 - u_3)(1 - \rho(\bar{f}^{(1)} + \bar{m}^{(1)})) - 2\bar{p}^{(1)}, \\ H^{(1)} &= a\delta(\rho(\bar{f}^{(1)} + \bar{m}^{(1)}) - 1) + \bar{p}^{(1)}(2a\delta - \rho(1 - u_3)(s - \delta(v + s)) + sv(1 - u_3)), \\ S^{(1)} &= \rho\bar{p}^{(1)}(1 - u_3(1 - \delta)) - v(1 - u_3) - s; \end{aligned}$$

а для решения (11):

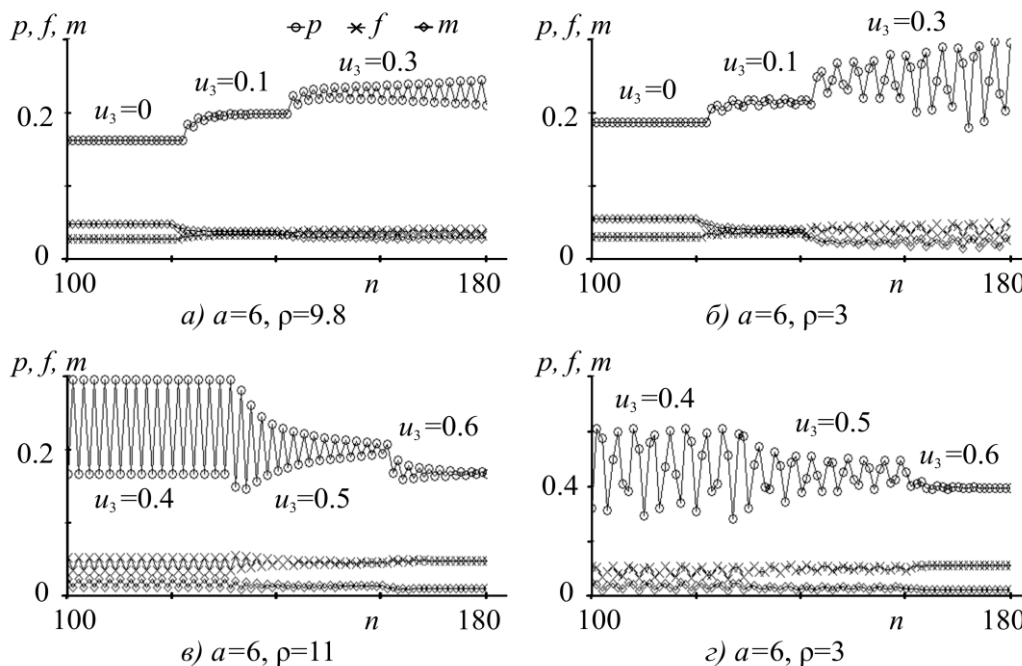
$$J^{(2)} = 2ah(1 - u_3)(1 - \rho(\bar{f}^{(2)} + \bar{m}^{(2)})) - 2\bar{p}^{(2)}(\delta hv(\bar{m}^{(2)})^2 + s(\bar{f}^{(2)})^2(1 - \delta)) / (\bar{f}^{(2)} + h\bar{m}^{(2)})^2,$$

$$\begin{aligned}
 H^{(2)} &= (2ah\rho(1-\delta)(1-u_3)(\bar{f}^{(2)})^3 + (1-u_3)(\bar{f}^{(2)})^2(2ah(1-\delta)(2\bar{p}^{(2)} + \rho\bar{m}^{(2)} - 1) - \rho\bar{p}^{(2)}(s(1-\delta) + \\
 &+ \delta v) + sv) + 2h\bar{f}^{(2)}\bar{m}^{(2)}(1-u_3)(sv - \rho\bar{p}^{(2)}(s(1-\delta) + \delta v)) + 2a\delta h^2\rho(\bar{m}^{(2)})^3 + \\
 &+ h^2(\bar{m}^{(2)})^2((1-u_3)(-\rho\bar{p}^{(2)}(s(1-\delta) + \delta v) + sv) + 2a\delta(2\bar{p}^{(2)} + \rho\bar{f}^{(2)} - 1)))/(\bar{f}^{(2)} + h\bar{m}^{(2)})^2 \\
 S^{(2)} &= \rho\bar{p}^{(2)}(1-u_3(1-\delta)) - v(1-u_3) - s.
 \end{aligned}$$

Область устойчивости системы (9) при различном соотношении полов в зависимости от величины доли изъятия  $u_3$  изображена на рисунке 3,а.



**Рис. 3.** Срезы области устойчивости системы (9) на плоскости  $(\rho, a)$  при  $h = 2, v = 0.8, s = 0.65, \delta = 0.5$  и разных значениях доли изъятия  $u_3$ . **а)** Пунктирными линиями показаны границы области устойчивости решения (10); сплошными линиями – границы решения (11). **б)–в)** Изменение области устойчивости решений (10) и (11), соответственно, при разных значениях доли изъятия  $u_3$ .



**Рис. 4.** Решения системы (9) при  $h = 2, v = 0.8, s = 0.65, \delta = 0.5$  и разных значениях доли изъятия  $u_3$ . Промысел с долей изъятия  $u_3=0.1$  вводится на 120 (**а, б**),  $u_3 = 0.3$  – на 140 (**а, б**),  $u_3 = 0.5$  – на 130 (**в, г**),  $u_3 = 0.6$  – на 160 (**в, г**) шагах моделирования.

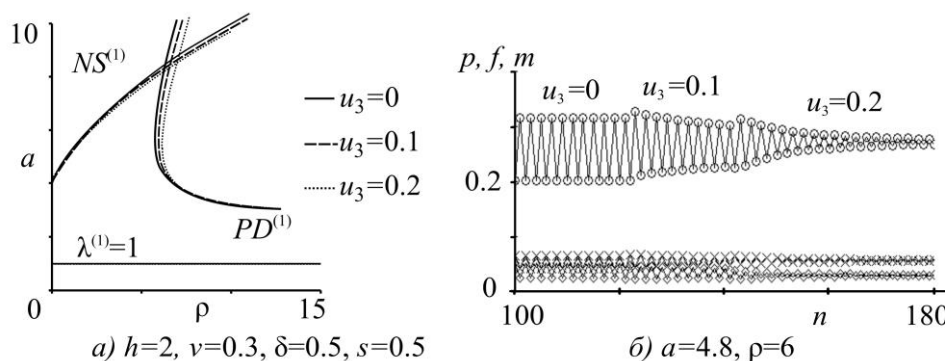
В случае, когда численность потомства определяется только числом самок, увеличение доли изъятия самцов  $u_3$  приводит к сужению параметрической области устойчивости (линии бифуркации удвоения периода  $PD$  и Неймарка–Сакера  $NS$



сдвигаются в сторону меньших значений коэффициентов внутривидовой конкуренции  $\rho$  и рождаемости  $a$ ) (рис. 3,б). Как следствие, рост интенсивности промысла самцов (когда самцов больше) может привести к появлению и раскачке как периодических (рис. 4,а), так и квазипериодических колебаний (рис. 4,б). По мере увеличения доли изъятия самцов  $u_3$  значение этого параметра переходит через пороговую величину, определяемую соотношением (12), и тогда половозрелых самок становится больше, чем самцов. При этом область устойчивости нетривиального равновесия системы (9) расширяется как относительно величины коэффициента рождаемости  $a$ , так и внутривидовой конкуренции  $\rho$  (рис. 3,в). Следовательно, увеличение интенсивности промысла самцов (когда самок в популяции больше) может привести к затуханию как регулярных (рис. 4,в), так и квазипериодических (рис. 4,г) колебаний.

Таким образом, рост интенсивности изъятия самцов приводит к немонотонным изменениям области устойчивости, которые обусловлены сменой принципа образования брачных пар. Действительно, если изначально в популяции соотношение полов смещено в сторону самцов и рост численности приплода определяется только количеством самок, то изъятие самцов ведет к снижению лимитирования выживаемости особей, и, следовательно, росту численности детенышей, поскольку зрелых самок становится больше. В свою очередь это приводит к тому, что область устойчивости стационарных численностей системы (9) сужается, поскольку популяция способна перейти к колебательным режимам динамики, вызванных процессами саморегуляции из-за высокой численности детенышей и самок, при более низких значениях коэффициента рождаемости. Дальнейший рост значений параметра изъятия приводит к смене типа формирования пар, в результате которой численность потомства начинает определяться числом, как самок, так и самцов. В силу того, что численность самцов продолжает падать, численность приплода начинает снижаться, что в свою очередь ведет к уменьшению численности самок. В результате таких изменений плотно-зависимая регуляция выживаемости также снижается, что ведет к расширению области устойчивости нетривиального равновесия, поскольку популяция становится способной развиваться стабильно при более высоких значениях коэффициента рождаемости.

Следует отметить, что возможны такие значения параметров, когда в системе (9) с численным преобладанием самцов (т.е.  $f \leq hm$ ) с ростом значений доли изъятия самцов наблюдается сдвиг линии бифуркации удвоения периода вдоль оси абсцисс в сторону больших  $\rho$  (рис. 5,б и 5,в). В результате, с ростом интенсивности промысла  $u_3$  двухгодичные колебания начинают затухать.



**Рис. 5. а)** Срезы области устойчивости системы (9) на плоскости  $(\rho, a)$ . **б)** Решения системы (9) при  $h = 2$ ,  $v = 0.3$ ,  $s = 0.5$ ,  $\delta = 0.5$  и разных значениях доли изъятия  $u_3$ . Промысел с долей изъятия  $u_3 = 0.1$  вводится на 120,  $u_3 = 0.2$  – на 140 шагах моделирования.

## ПРОМЫСЛОВОЕ ИЗЪЯТИЕ ПОЛОВОЗРЕЛЫХ САМОК

Как уже отмечалось, промысел взрослых особей популяции довольно часто носит коммерческий характер. Как правило, изъятие зрелых самок либо запрещается, либо проводится наряду с другими половозрастными группами. Например, многие виды рыб (минтай, сельдь, сардина, сайра, горбуша, кета и т.п.) промышляются в период, когда идут на нерест или во время нереста, то есть вылавливаются половозрелые особи без четкого разделения по полу. При этом повышенная промысловая смертность у самок может объясняться физиологическими особенностями самок у некоторых видов рыб. В частности, в популяции леща самки, обычно имеющие более крупные размеры по сравнению с самцами, более уязвимы для промысла [36]. Аналогично промысел охотничье-промысловых видов копытных ведется в определенные сроки из разных половозрастных групп, в том числе самок [37]. Следует отметить, что изучение влияния изъятия зрелых самок на динамику структурированной популяции является важной задачей, результаты которой могут использоваться при разработке стратегий управления.

Пусть в результате промысла после периода размножения изымается некоторая постоянная доля половозрелых самок. Тогда модель (4) примет вид:

$$\begin{cases} p_{n+1} = a \min(f_n, 2f_n m_n / (f_n / h + m_n)) \\ f_{n+1} = (\delta(1 - p_n - \rho(f_n + m_n))p_n + s f_n)(1 - u_2), \\ m_{n+1} = (1 - \delta)(1 - p_n - \rho(f_n + m_n))p_n + v m_n \end{cases} \quad (13)$$

где  $u_2$  ( $0 \leq u_2 \leq 1$ ) – доля изъятия половозрелых самок.

Стационарные численности, соответствующие координатам неподвижной точки системы (13), зависят от соотношения полов. Если  $f \leq hm$ , то  $\min(f, 2fm/(f/h+m)) = f$  и координаты ненулевой неподвижной точки определяются по формулам

$$\begin{aligned} \bar{p}^{(1)} &= \frac{(1-v)((s+a\delta)(1-u_2)-1)}{\rho((1-u_2)((s-v)\delta-s)+1-\delta u_2)+a\delta(1-v)(1-u_2)}, \quad \bar{f}^{(1)} = \frac{1}{a} \bar{p}^{(1)}, \\ \bar{m}^{(1)} &= \frac{(1-\delta)(1-s(1-u_2))}{a\delta(1-v)(1-u_2)} \bar{p}^{(1)}, \end{aligned} \quad (14)$$

где  $a > (1-s(1-u_2))/(\delta(1-u_2))$ .

Если  $f > hm$ , то  $\min(f, 2fm/(f/h+m)) = 2fm/(f/h+m)$  и

$$\begin{aligned} \bar{p}^{(2)} &= \frac{M(1-v)((1-\delta)h((s+2a\delta)(1-u_2)-1)-V)}{(((s-v)(1-u_2)-u_2)\delta+M)(M(1-\delta)h+V)\rho+2ahMV(1-\delta)}, \\ \bar{f}^{(2)} &= \frac{M(1-\delta)h+V}{M2ah(1-\delta)} \bar{p}^{(2)}, \quad \bar{m}^{(2)} = \frac{M(1-\delta)h+V}{2ahV} \bar{p}^{(2)}, \end{aligned} \quad (15)$$

где  $M = 1-s(1-u_2)$ ,  $V = \delta(1-u_2)(1-v)$ ,  $a > (1-v)/(2h(1-\delta)) + (1-s(1-u_2))/(2\delta(1-u_2))$ .

Условие переключения от одной функции размножения к другой имеет вид:

$$h = \delta(1-v)(1-u_2)/((1-s(1-u_2))(1-\delta)). \quad (16)$$

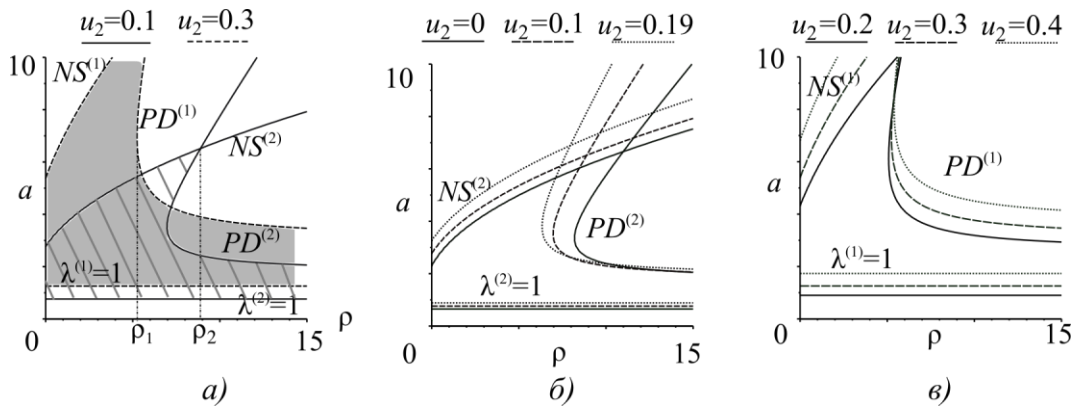
Границы области устойчивости неподвижных точек системы (13) находятся на основе характеристического многочлена  $\lambda^3 + S\lambda^2 + H\lambda + J = 0$  и задаются линиями, соответствующими разным типам бифуркаций: 1) транскритической  $H = -J - 1 - S$  ( $\lambda = 1$ ), 2) удвоения периода  $H = J - 1 + S$  (PD:  $\lambda = -1$ ) и 3) Неймарка–Сакера  $H = SJ - J^2 + 1$  (NS:  $\lambda = e^{\pm i\pi}$  и  $|\lambda| = 1$ ), где для решения (14) коэффициенты полинома составляют:

$$\begin{aligned}
J^{(1)} &= a\delta v(1-u_2)(1-\rho(\bar{f}^{(1)} + \bar{m}^{(1)})) + 2\bar{p}^{(1)}, \\
H^{(1)} &= (1-u_2)(a\delta\rho(\bar{f}^{(1)} + \bar{m}^{(1)}) + \bar{p}^{(1)}(\delta\rho s - \delta\rho v + 2a\delta - \rho s) - a\delta + sv), \\
S^{(1)} &= \bar{p}^{(1)}(\rho - \delta\rho u_2) - s(1-u_2) - v;
\end{aligned}$$

и для решения (15) имеют вид:

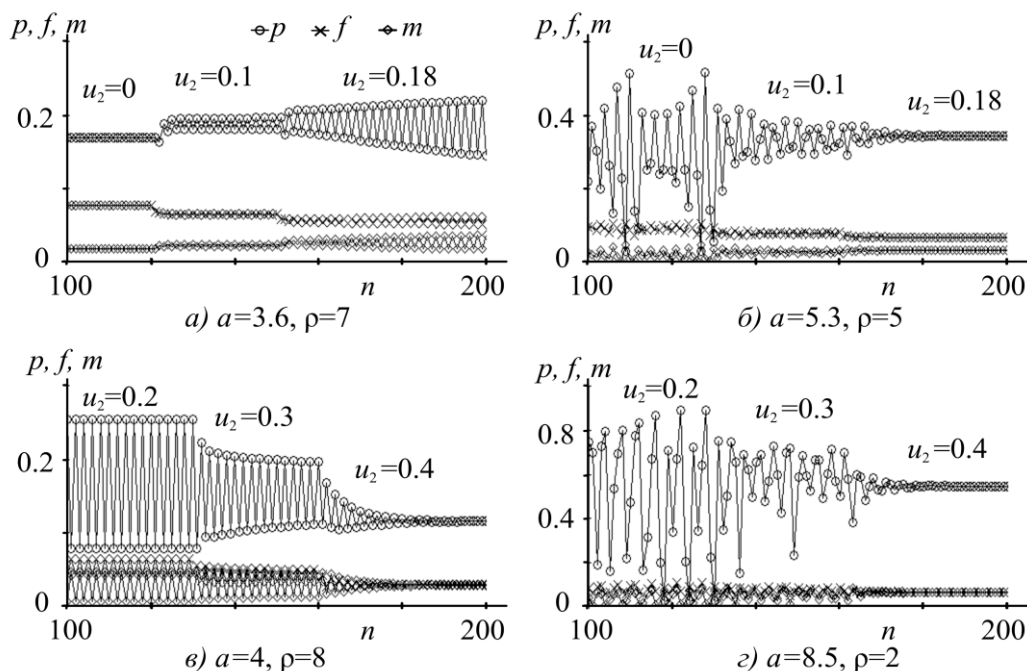
$$\begin{aligned}
J^{(2)} &= 2ah(1-u_2)(1-\rho(\bar{f}^{(2)} + \bar{m}^{(2)})) - 2\bar{p}^{(2)}(\delta hv(\bar{m}^{(2)})^2 + s(\bar{f}^{(2)})^2(1-\delta))/(\bar{f}^{(2)} + h\bar{m}^{(2)})^2, \\
H^{(2)} &= (2ah\rho(\bar{f}^{(2)})^3(1-\delta) + (\bar{f}^{(2)})^2(2ah(1-\delta)(2\bar{f}^{(2)} + \rho\bar{m}^{(2)} - 1) - (1-u_2)(\bar{p}^{(2)}\rho(s(1-\delta) + \\
&+ \delta v) - sv)) + 2h\bar{f}^{(2)}\bar{m}^{(2)}(1-u_2)(ah\delta\rho\bar{m}^{(2)} + \bar{p}^{(2)}\rho(\delta s - \delta v - s) + sv) + \\
&+ h^2(\bar{m}^{(2)})^2(1-u_2)(ah\delta\rho\bar{m}^{(2)} + \bar{p}^{(2)}(\rho(\delta s - \delta v - s) + sv) + 4a\delta) - 2a\delta + sv)/(\bar{f}^{(2)} + h\bar{m}^{(2)})^2, \\
S^{(2)} &= \bar{p}^{(2)}(\rho - \delta\rho u_2) - s(1-u_2) - v.
\end{aligned}$$

В связи с тем, что переключение функции образования пар зависит от доли изъятия  $u_2$  и определяется по формуле (16), целесообразно рассмотреть изменения области устойчивости системы (13), вызванные вариацией значений параметра  $u_2$  (рис. 6).



**Рис. 6.** Срезы области устойчивости системы (13) при  $h = 2$ ,  $v = 0.1$ ,  $s = 0.8$ ,  $\delta = 0.5$  на плоскости  $(\rho, a)$  при разных значениях параметра  $u_2$ . **а)** Пунктирными линиями показаны границы области устойчивости решения (14); сплошными линиями – границы решения (15). **б)–в)** Изменение области устойчивости решений (15) и (14), соответственно, при разных значениях доли изъятия  $u_2$ .

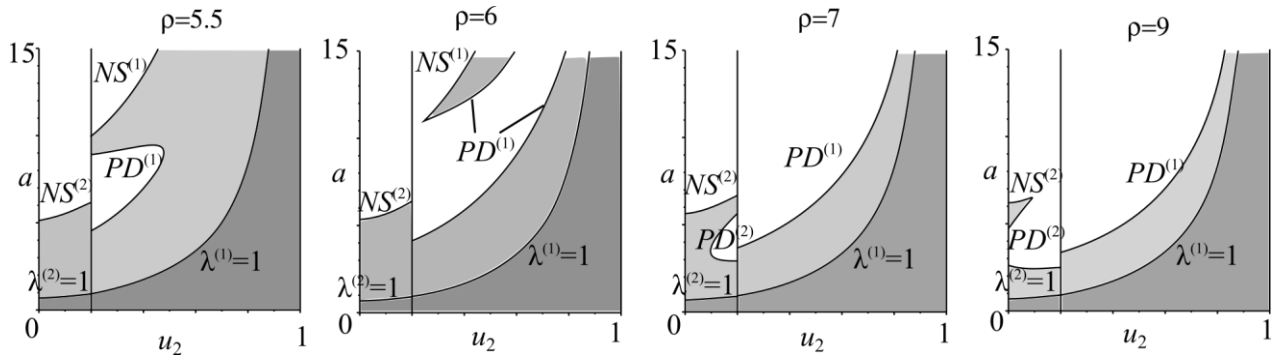
Как видно, особенности изменения области устойчивости системы (13) в плоскости параметров  $(\rho, a)$  совпадают со случаем изъятия молодежи (рис. 6). В случае, когда самок больше ( $f > hm$ ) и численность потомства зависит от обоих полов, увеличение промыслового давления  $u_2$  ведет к сужению области устойчивости нетривиального равновесия (15) (рис. 6,б). Наблюдается сдвиг линии, соответствующей бифуркации удвоения периода, вдоль оси абсцисс по направлению к оси ординат. В результате такого сдвига ранее стабильная популяция с ростом интенсивности промысла взрослых самок  $u_2$  начинает демонстрировать двухгодичные колебания (рис. 7,а). Следовательно, увеличение интенсивности промысла самок может раскачать колебания 2-циклов. Однако возможна и обратная ситуация, когда квазипериодические колебания будут угасать за счет растущей доли изъятия  $u_2$  (рис. 7,б) – это обусловлено сдвигом линии бифуркации Неймарка–Сакера вдоль оси ординат вверх (рис. 6,б).



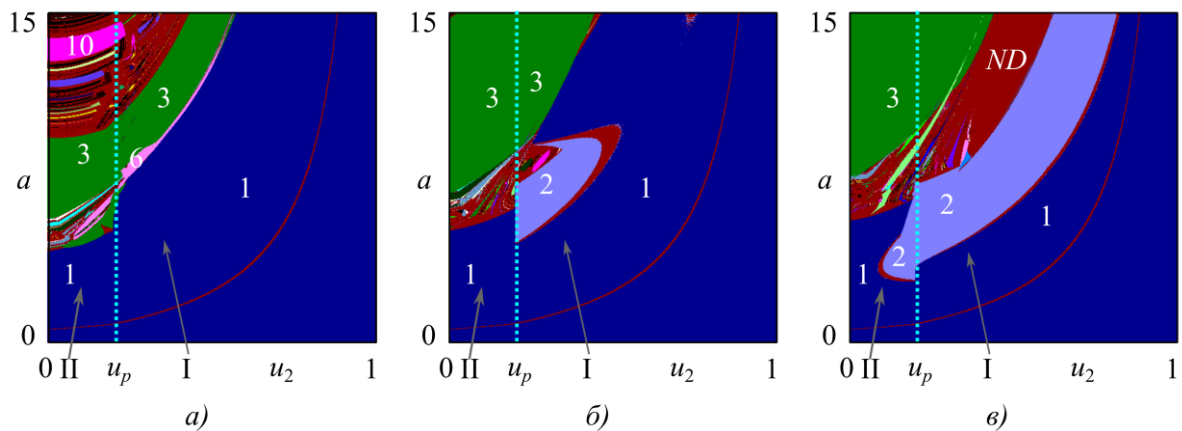
**Рис. 7.** Решения системы (13) при  $h = 2, v = 0.1, s = 0.8, \delta = 0.5$  и разных значениях доли изъятия  $u_2$ . Промысел с долей изъятия  $u_2 = 0.1$  вводится на 120 (а), 130 (б),  $u_2 = 0.18$  – на 150 (а), 160 (б) шагах моделирования;  $u_2 = 0.2$  вводится на 100 (в, г),  $u_2 = 0.3$  вводится на 130 (в, г),  $u_2 = 0.4$  – на 160 (в, г), шагах моделирования.

С дальнейшим ростом значения доли изъятия самок  $u_2$  и переходе этого параметра через пороговое значение (16) происходит изменение типа функции образования пар, и численность потомства начинает определяться только числом самок. В результате увеличение значений доли изъятия самок  $u_2$  ведет к расширению области устойчивости системы (13) (рис. б,в). Следовательно, если оценка демографических параметров, при которой численность потомства зависит только от числа самок, располагается в области нерегулярной динамики вблизи границы области устойчивости нетривиального равновесия, то увеличение интенсивности промысла приведет к затуханию колебаний (периодических (рис. 7,в) или квазипериодических (рис. 7,г)), и, наоборот, уменьшение интенсивности промысла ведет к раскачке колебаний.

Дополнительно было рассмотрено изменение области устойчивости в случае скачкообразного изменения интенсивности промысла, ведущего к переходу от одной функции образования пар к другой (рис. б,а). Как видно на рисунке б,а, при  $0 < \rho < \rho_1$  и  $\rho > \rho_2$  способ потери устойчивости равновесных решений системы (13) не меняется, однако область устойчивости расширяется с ростом интенсивности изъятия  $u_2$ , и популяция остается стабильной при более высоких значениях рождаемости  $a$ . Отметим, что при значениях  $\rho$  близких к  $\rho_1$  слева у популяции существенно возрастает запас устойчивости по параметру  $a$  и уменьшается при  $\rho > \rho_2$ . В случаях, когда в силу каких-либо причин происходит снижение промышленного давления  $u_2$  на популяцию, возможны переходы от равновесия к колебаниям, характер которых определяется уровнем внутривидовой конкуренции между половозрастными группами. При значениях коэффициента внутривидовой конкуренции, удовлетворяющих условию  $\rho_1 < \rho < \rho_2$  (рис. б,а), область устойчивости имеет весьма сложную форму (рис. 8). Следовательно, скачкообразные изменения доли изъятия зрелых самок  $u_2$  могут привести к весьма неожиданным сценариям развития популяции. Все многообразие динамических режимов системы (13) в зависимости от величины коэффициента внутривидовой конкуренции  $\rho$  продемонстрировано на картах динамических режимов (рис. 9).



**Рис. 8.** Срезы области устойчивости системы (13) при  $h = 2$ ,  $v = 0.1$ ,  $s = 0.8$ ,  $\delta = 0.5$  на плоскости  $(u_2, a)$  при разных значениях параметра  $\rho$ . Светло-серая область соответствует области устойчивости нетривиального равновесия, темно-серая – области устойчивости тривиального решения.



**Рис. 9.** Карты динамических режимов системы (13) при  $h = 2$ ,  $v = 0.1$ ,  $s = 0.8$ ,  $\delta = 0.5$  и (а)  $\rho = 3$ , (б)  $\rho = 5.5$ , (в)  $\rho = 7$ . Цифрами обозначены длины, наблюдаемых циклов,  $ND$  – области нерегулярной динамики.

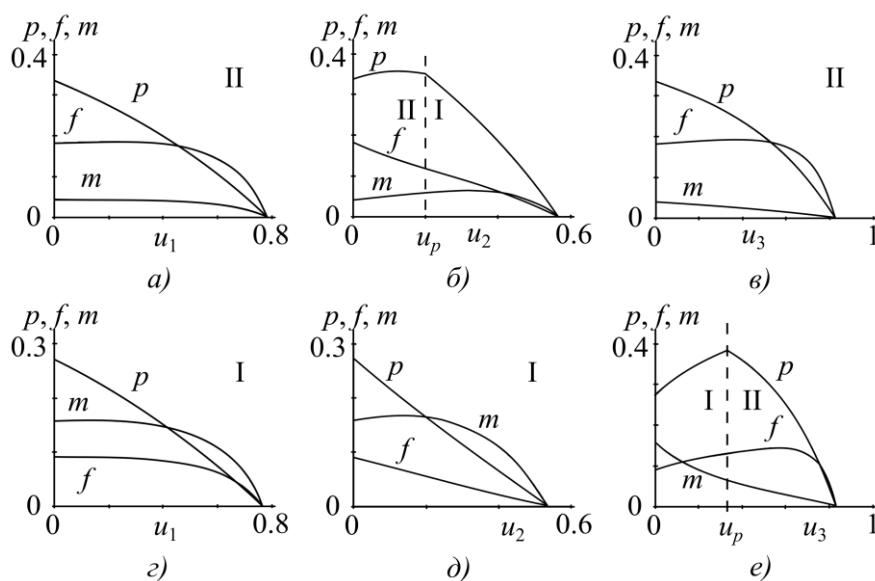
## СМЕНА ДИНАМИЧЕСКИХ РЕЖИМОВ ПРИ ИЗБИРАТЕЛЬНОМ ПРОМЫСЛЕ

Рассмотрим изменения динамики свободно развивающейся популяции вследствие введенного дифференцированного промысла. На рисунке 10 представлена зависимость динамики стационарных численностей каждой из половозрастных групп популяции от интенсивности изъятия при различных типах избирательного промысла.

Как видно на рисунке 10,а в стационарном режиме увеличение доли изъятия молодежи  $u_1$  приводит к снижению равновесной численности неполовозрелых особей  $p$ . При этом количество половозрелых самок  $f$  и самцов  $m$  может, как снижаться, так и повышаться. Заметим, что падение численностей молодежи происходит существенно быстрее, чем снижение числа половозрелых особей.

Изменение доли изъятия неполовозрелых особей  $u_1$  при любом соотношении численностей самок и самцов в популяции не влияет на баланс численностей полов, т.е. стратегия размножения не меняется (рис. 10,а и 10,г). В случае избирательного промысла самок, когда самок больше в популяции ( $f > hm$ ), видно, что увеличение интенсивности изъятия  $u_2$  приводит к смене стратегии размножения в силу того, что самок становится меньше (рис. 10,б). При этом увеличение доли изъятия самцов  $u_3$  не меняет соотношение полов, и соответственно численность новорожденных особей определяется числом зрелых самок и самцов (с учетом среднего числа гарема  $h$ ) (рис. 10,в). Аналогично, для ситуации, когда в свободной от промысла популяции соотношение полов смещено в сторону самцов (т.е.  $f < hm$ ): увеличение доли изъятия

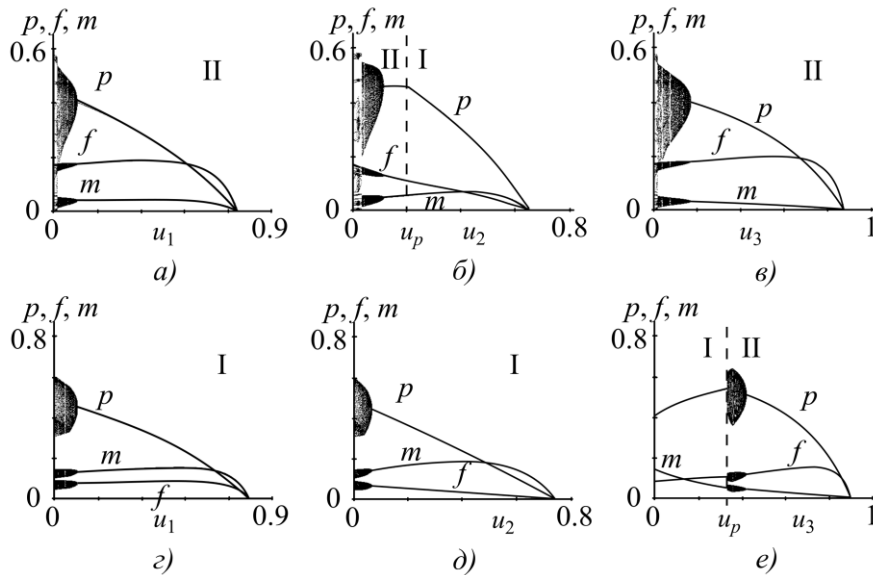
самок  $u_2$  не приведет к изменению соотношения полов (рис. 10,д), в отличие от дифференцированного промысла самцов с долей  $u_3$  (рис. 10,е).



**Рис. 10.** Равновесные значения численностей неполовозрелых особей  $p$ , самок  $f$  и самцов  $m$  в зависимости от величины доли изъятия сеголеток  $u_1$ , зрелых самок  $u_2$  и самцов  $u_3$  при  $h = 2$ ,  $\delta = 0.5$ ,  $\rho = 2$ ,  $a = 3$  и **а-в**)  $v = 0.1$ ,  $s = 0.8$ , **г-е**)  $v = 0.8$ ,  $s = 0.65$ . Значения  $u_p$  разделяют области I ( $f \leq hm$ ) и II ( $f > hm$ ).

В целом следует отметить, что в стационарном режиме с ростом доли изъятия половозрелых самцов  $u_3$  или самок  $u_2$  новорожденные особи имеют общую тенденцию к изменению численности с представителями того пола, численность которого меньше (рис. 10). Так, в случае численного преобладания самцов характер изменений численности приплода и половозрелых самок совпадает: их численности монотонно растут. Если в популяции соотношение полов смещено в сторону самок, то количество новорожденных и самцов монотонно падает. Причем рост численностей новорожденных особей отмечается в тех случаях, когда изъятие ведется того пола, численность которого больше (рис. 10,б и 10,е). По-видимому, промысел снижает конкуренцию за ресурсы среды обитания между половозрелыми группами, обилие ресурсов необходимых для жизнедеятельности вида ведет к повышению выживаемости особей и, соответственно, увеличению воспроизводства популяции, т.е. численности приплода. Заметим, что рост численности приплода наиболее заметный при изъятии самцов (рис. 10,е), в то время как изъятие самок сначала приводит к незначительному росту, а затем к снижению числа молоди еще до границы переключения  $u_p$  (рис. 10,б). Следовательно, в случае численного превосходства самцов рост доли изъятия самцов приводит к увеличению количества приплода и самок в популяции.

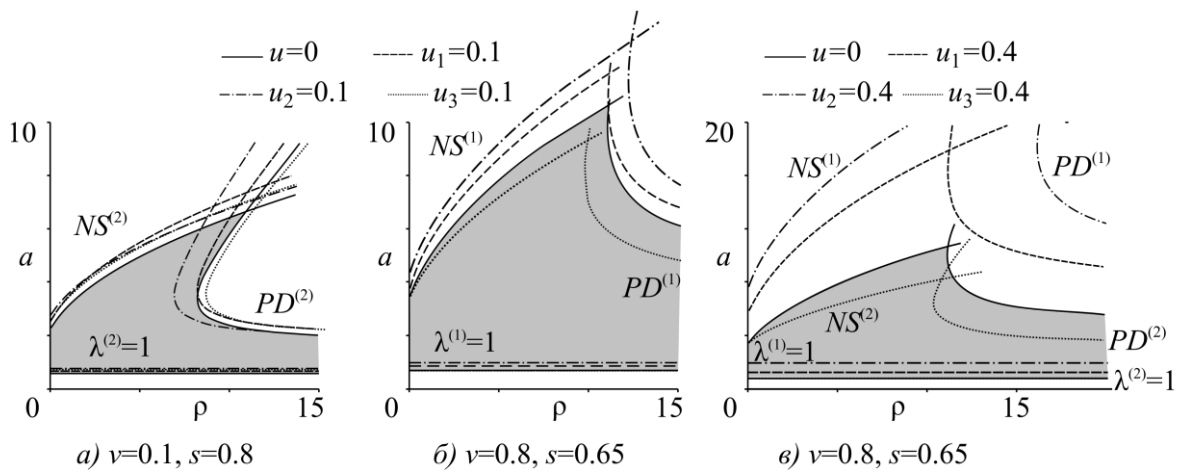
С ростом значений коэффициента рождаемости  $a$  равновесные численности половозрелых классов увеличиваются, что ведет к запуску процессов саморегуляции, и в некоторый момент система теряет устойчивость, т.е. в популяции возникают флуктуации. На рисунке 11 представлены бифуркационные диаграммы для значений популяционных параметров, при которых наблюдается нестационарная динамика. Как видно на рисунке 11, в большинстве случаев увеличение интенсивности изъятия ведет к стабилизации динамики, т.е. промысел гасит колебания. Однако смена режимов динамики (вызванная изменением соотношения полов) и немонотонное поведение границ устойчивости равновесия эксплуатируемых систем (5), (9), (13) могут приводить к экзотическим сценариям изменения численности (рис. 11).



**Рис. 11.** Сценарии изменений предельных распределений численностей неполовозрелых особей  $p$ , зрелых самок  $f$  и самцов  $m$  при избирательном промысле в зависимости от величины доли изъятия сеголеток  $u_1$ , зрелых самок  $u_2$  и самцов  $u_3$  при  $h = 2$ ,  $\delta = 0.5$ ,  $\rho = 2$ , и **а-в)**  $a = 4.2$ ,  $v = 0.1$ ,  $s = 0.8$ ; **г-д)**  $a = 6.5$ ,  $v = 0.8$ ,  $s = 0.65$ ; **е)**  $a = 5$ ,  $v = 0.8$ ,  $s = 0.65$ . Значения  $u_p$  разделяют области I ( $f \leq hm$ ) и II ( $f > hm$ ).

На бифуркационных диаграммах возникают так называемые “пузыри нестационарности”, ограниченные с двух сторон стационарными режимами. Более того, как видно на рисунке 11, е смена динамического режима может быть обусловлена переходом через значения  $u_p$ , при которых происходит “переключение” функции образования пар. Следовательно, смена принципа образования пар, происходящая при вариации популяционных параметров, может, как стабилизировать численность, так и вызывать колебания.

Сравнение областей устойчивости при селективном промысле позволяет заключить, что изъятие неполовозрелых особей или самок из популяции с количественным преобладанием половозрелых самок сужает параметрическую область устойчивости относительно параметра внутривидовой конкуренции  $\rho$  и расширяет эту область относительно коэффициента рождаемости  $a$  (рис. 12,а). Одновременно с этим, изъятие половозрелых самцов расширяет область устойчивости относительно параметра  $\rho$ .

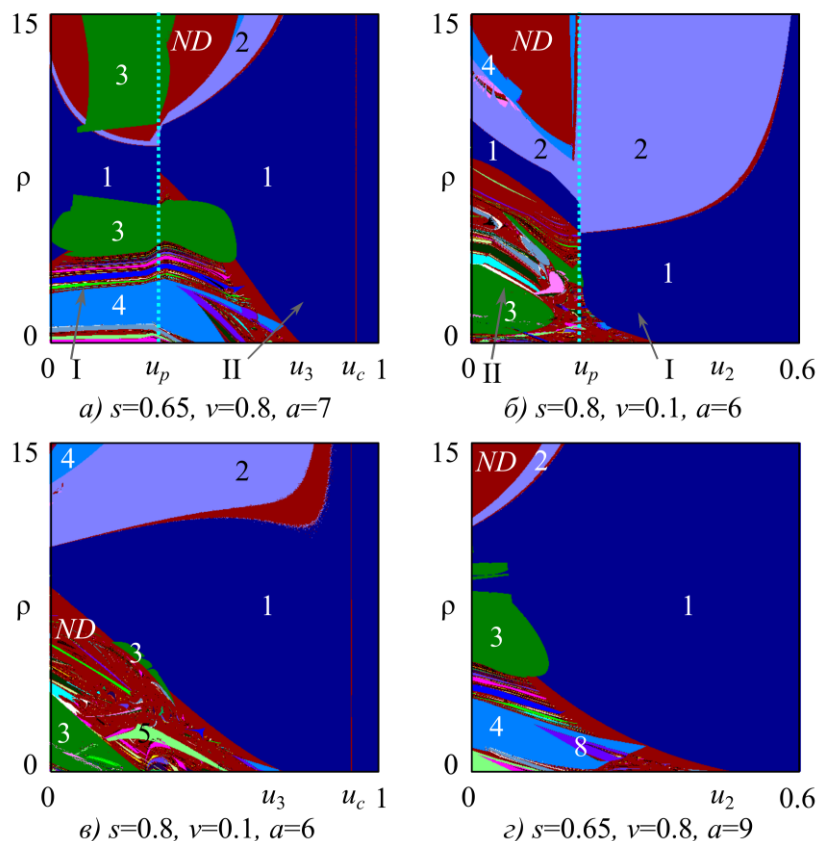


**Рис. 12.** Срезы областей устойчивости решений системы (4), свободной от промысла ( $u = 0$ ), и систем при избирательном промысле молоди  $u_1$  (5), самцов  $u_3$  (9) и самок  $u_2$  (13) при  $h = 2$ ,  $\delta = 0.5$ .

В случаях, когда в популяции отмечается численное превосходство размножающихся самцов (т.е.  $f \leq hm$ ), изъятие молоди или зрелых самок расширяет параметрическую область устойчивости, а промысел половозрелых самцов, напротив, сужает эту область (рис. 12,б и 12,в).

### МУЛЬТИСТАБИЛЬНОСТЬ ДИНАМИКИ ЭКСПЛУАТИРУЕМОЙ ПОПУЛЯЦИИ

Многообразие динамических режимов моделей (9) и (13) и переключение функции образования пар удобно рассматривать на плоскости параметров  $(u_3, \rho)$  и  $(u_2, \rho)$  (рис. 13).



**Рис. 13.** Карты динамических режимов систем (9) (а, в) и (13) (б, г) при  $h = 2$ ,  $\delta = 0.5$ ,  $p_0 = 0.5$ ,  $\rho_0 = 0.5$ ,  $f_0 = m_0 = 0.025$ . Цифрами обозначены длины, наблюдаемых циклов, ND – области нерегулярной динамики. Значения  $u_p$  разделяют области I ( $f \leq hm$ ) и II ( $f > hm$ ),  $u_c$  – критические значения, при которых популяция вырождается.

На рисунке 13 можно видеть, что на плоскости рассматриваемых параметров  $(u_3, \rho)$  и  $(u_2, \rho)$  существуют области перекрытия резонансных циклов разной длины, соответствующие одновременной реализации нескольких режимов (в зависимости от начальных условий), или, другими словами, мультистабильности. Особенно отчетливо просматривается область мультистабильности, в которой сосуществуют 1- и 3-циклы. На карте динамических режимов данная мультистабильность проявляется следующим образом: резонансный цикл длины 3, лежит поверх области устойчивости нетривиального равновесия (рис. 13,а,в,г).

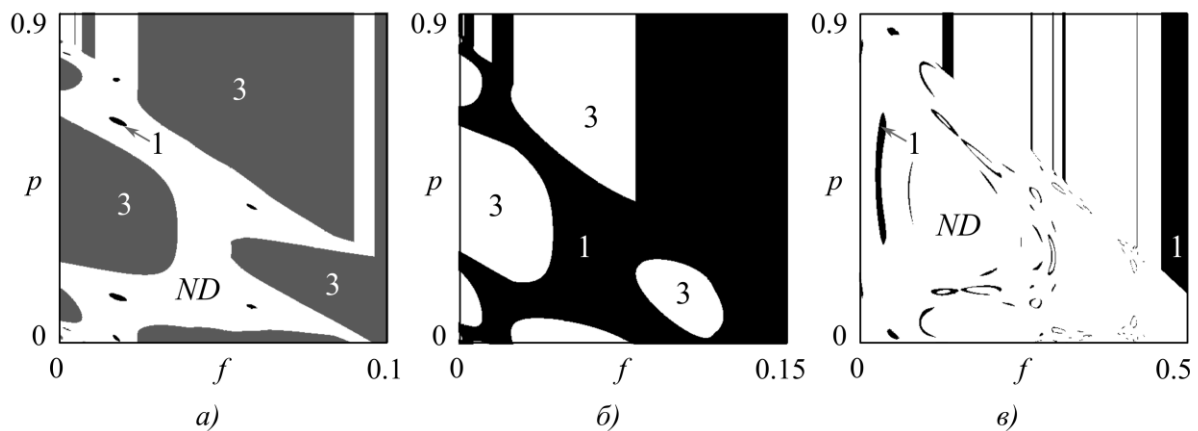
При этом фазовое пространство модели дробится бассейнами притяжений этих режимов (рис. 14). В динамике реальных популяций “перескоки” по бассейнам соответствуют смене динамического режима, которая проявляется, либо как изменение периода колебаний, либо как возникновение или исчезновение флуктуаций. Причем



мультистабильность эксплуатируемой системы связана как с переключением функции образования пар (рис. 14,а и 14,в), так и со сложным поведением самой системы (рис. 14,б).

Заметим, что переключение функции образования пар усложняет наблюдаемую динамику в популяционной системе. Так, в случае, когда переключение функции (2) задает три режима 1-, 3-циклы и нерегулярную динамику (рис. 14,а), то зависимость приплода только от числа взрослых самок приводит к сосуществованию двух режимов – 1- и 3-циклов. В то время как в случае, когда численность новорожденных определяется числом самок и самцов, в системе при этих значениях параметров наблюдаются 3-циклы.

В случае, когда переключение функции образования пар приводит к сосуществованию неподвижной точки и нерегулярной динамики (рис. 14,в), то зависимость числа приплода только от количества взрослых самок приводит к устойчивому равновесию (1-цикл). При этом, если численность новорожденных определяется числом самок и самцов, то наблюдаются 3-циклы.



**Рис. 14.** Бассейны притяжения моделей (9) (а, б) и (13) (в) при  $h=2$ ,  $\delta=0.5$ , а)  $a=7$ ,  $v=0.8$ ,  $s=0.65$ ,  $u_3=0.332$ ,  $\rho=6.33$ ; б)  $a=7$ ,  $v=0.8$ ,  $s=0.65$ ,  $u_3=0.528$ ,  $\rho=5.76$ ; в)  $a=6$ ,  $v=0.1$ ,  $s=0.8$ ,  $u_2=0.2124$ ,  $\rho=1.65$ . Цифрами обозначены длины, наблюдаемых циклов, ND – области нерегулярной динамики.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование демонстрирует, что при избирательном промысле молоди величина их изъятия не влияет на соотношение полов и смену принципа образования пар, а определяется сочетанием параметров выживаемости взрослых самок и самцов, средним размером гарема и долей новорожденных самок. В то время как избирательный промысел зрелых особей (самок или самцов) способен изменить соотношение полов и соответственно привести к смене типа образования брачных пар.

Изучение взаимосвязи между величиной изъятия и численностями половозрелых групп выявило, что при избирательном промысле зрелых особей возможно увеличение стационарной численности молоди в случаях, когда добываются особи того пола, численность которого больше. Наиболее выраженный рост равновесной численности молоди наблюдается при изъятии самцов. Следовательно, если численность самцов преобладает над численностью самок, то общая численность эксплуатируемых животных выше естественной емкости угодий, а это уже указывает на необходимость увеличения промысловой нагрузки на половозрелых самцов [38].

Вместе с тем, чрезмерный пресс охоты, как на сеголеток, так и зрелых особей (самок или самцов) ведет к значительным перекосам соотношения численностей самок и самцов, что в конечном итоге приводит к снижению плодовитости и соответственно

численности популяции [12, 39]. При этом скорость вырождения популяции выше при изъятии зрелых самок, в силу того, что при их отстреле резко уменьшается число новорожденных. Широко известен пример сокращения численности популяции сайгака в результате крайне низкого числа половозрелых самцов после их перепромысла и браконьерства [40].

Выполненное нами исследование показывает сложные связи между соотношением численностей полов, изъятием и характером динамического поведения популяции. В большинстве случаев увеличение интенсивности изъятия ведет к стабилизации динамики, т.е. промысел гасит колебания. Однако смена режимов динамики (вызванная изменением соотношения полов) и немонотонное поведение границ устойчивости равновесия эксплуатируемых систем с изменением популяционных параметров могут приводить к неожиданным сценариям изменения численности. В частности, возможны ситуации, когда рост промыслового давления может раскачать колебания в стабильной популяции, как эксплуатируемой ранее, так и свободной от промысла. При этом показано, что в случае, когда в популяции количественно преобладают самцы, то добыча самцов ведет к сужению области устойчивости и могут наблюдаться флуктуации численности; если же больше самок, то подобная избирательность промысла ведет к тому, что запас устойчивости популяции расширяется, и колебания численности гасятся. Одновременно с этим, изъятие неполовозрелых особей или самок с количественным преобладанием половозрелых самок в популяции может раскачать колебания 2-циклов и, наоборот, погасить квазипериодические колебания. В случаях, когда в популяции отмечается численное превосходство размножающихся самцов, то увеличение интенсивности изъятия молодежи или зрелых самок расширяет параметрическую область устойчивости, и ведет к затуханию колебаний (периодических или квазипериодических).

Таким образом, в зависимости от значений популяционных параметров, дифференцированное изъятие особей из определенной половозрастной группы (молоди, половозрелых самок или самцов) может приводить как к затуханию колебаний и стабилизации динамики популяции, так и к двухгодичным и квазипериодическим колебаниям численности и их раскачке. Более того, оказалось, что для эксплуатируемой популяции сохраняется возможность реализации различных динамических режимов в зависимости от начальной численности (т.е. мультистабильность), характерная для свободно развивающейся популяции [30, 31].

Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке РФФИ в рамках научных проектов № 16-31-00218 мол\_а и № 18-04-00073 а.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Свирежев Ю.М., Елизаров Е.Я. *Математическое моделирование биологических систем*. М.: Наука, 1972.
2. Дажо Р. *Основы экологии*. М.: Прогресс, 1975. С. 416.
3. Frisman E.Ya., Neverova G.P., Revutskaya O.L. Complex Dynamics of the Population with a Simple Age Structure. *Ecological Modelling*. 2011. V. 222. P. 1943–1950. doi: [10.1016/j.ecolmodel.2016.09.005](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.09.005)
4. Ricker W.E. Stock and Recruitment. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 1954. V. 11. № 5. P. 559–623.
5. Beverton R.J.H., Holt S.J. *On the dynamics of exploited fish populations*. London: Her Majesty's Stationery Office, 1957. (Fisheries Investigations, Series 2, Vol. 19).
6. Скалецкая Е.И., Фрисман Е.Я., Шапиро А.П. *Дискретные модели динамики численности и оптимизации промысла*. М.: Наука, 1979. 165 с.

7. Абакумов А.И. *Управление и оптимизация в моделях эксплуатируемых популяций*. Владивосток: Дальнаука, 1993. 129 с.
8. 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.
9. Beddington J.R., Taylor D.B. Optimal age specific harvesting of a population. *Biometrics*. 1973. V. 29. P. 801–809.
10. Колли Г. *Анализ популяций позвоночных*. М.: Мир, 1979. 362 с.
11. Jensen A.L. Density-dependent matrix yield equation for optimal harvest of age-structured wildlife populations. *Ecological Modelling*. 1996. № 88. P. 125–132.
12. 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. No. 4. P. 213–223.
13. 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.
14. Pham C.K., Isidro E. Experimental harvesting of juvenile common octopus *Octopus vulgaris*, for commercial ongrowing in the Azores. *Arquipélago. Life and Marine Sciences*. 2010. № 27. P. 41–47.
15. Nilsen E.B., Solberg E.J. Patterns of hunting mortality in Norwegian moose (*Alces alces*) populations. *European Journal of Wildlife Research*. 2006. V. 52. № 3. P. 153–163. doi: [10.1007/s10344-005-0023-1](https://doi.org/10.1007/s10344-005-0023-1)
16. Данилкин А.А. *Биологические основы охотничьего трофейного дела*. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 150 с.
17. Frisman E.Ya., Skaletskaya E.I., Kuzyn A.E. A mathematical model of the population dynamics of a local northern fur seal with seal herd. *Ecological Modelling*. 1982. V. 16. P. 151–172.
18. Zhdanova, O.L., Kuzin, A.E., Skaletskaya, E.I., Frisman, E.Y. Why the population of the northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) of Tyuleniy Island does not recover following the harvest ban: Analysis of 56 years of observation data. *Ecological Modelling*. 2017. V. 363. P. 57–67. doi: [10.1016/j.ecolmodel.2017.08.027](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.08.027)
19. Глушков В.М. Этолого-экологические аспекты динамики гибели лосей (*A. Alces*) в природе. В: *Поведение охотничьих животных*. Киров, 1988. С. 46–57.
20. Данилкин А.А. *Олени (Cervidae). Млекопитающие России и сопредельных регионов*. М.: ГЕОС, 1999. 552 с.
21. 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)
22. Idels L.V., Wang M. Harvesting fisheries management strategies with modified effort function. *International Journal of Modelling, Identification and Control*. 2008. V. 3. No. 1. P. 83–87. doi: [10.1504/IJMIC.2008.018188](https://doi.org/10.1504/IJMIC.2008.018188)
23. 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)
24. Revutskaaya O., Frisman E. Instability of the Exploited Population with a Simple Age Structure. In: *Proceedings of the sixth biennial meeting of the International Environmental Modelling and Software Society (Leipzig, Germany, July 1-5, 2012)*. 2012. P. 256–262.
25. Ревуцкая О.Л., Фрисман Е.Я. Влияние равновесного промысла на сценарии развития двухвозрастной популяции. *Информатика и системы управления*. 2017. №3(53). С. 36–48. doi: [10.22250/isu.2017.53.36-48](https://doi.org/10.22250/isu.2017.53.36-48)

26. Неверова Г.П., Абакумов А.И., Фрисман Е.Я. Режимы динамики лимитированной структурированной популяции при избирательном промысле. *Математическая биология и биоинформатика*. 2017. Т. 12. № 2. С. 327–342. doi: [10.17537/2017.12.327](https://doi.org/10.17537/2017.12.327)
27. Haderler K.P., Waldstätter R., Wörz-Busekros A. Models for pair formation in bisexual populations. *J. Math. Biol.* 1988. V. 26. P. 635–649.
28. Caswell H. *Matrix Population Models. Construction, Analysis, and Interpretation*. Sinauer, Sunderland, 2001. 564 p.
29. 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)
30. Ревуцкая О.Л., Кулаков М.П., Неверова Г.П., Фрисман Е.Я. Смена режимов в динамике численности популяции с возрастной и половой структурой. *Доклады Академии Наук*. 2017. Т. 477. № 5. С. 622–627. doi: [10.7868/S0869565217350250](https://doi.org/10.7868/S0869565217350250)
31. 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)
32. *Fisheries and Oceans Canada: Statistics on the seal harvest*. URL: <http://www.dfo-mpo.gc.ca/fm-gp/seal-phoque/seal-stats-phoques-eng.htm> (дата обращения: 15.06.2017).
33. Монахов В.Г. Избирательность промысла соболя в Северном Зауралье. В: *Количественные методы в экологии позвоночных*. Свердловск, 1983. С. 29–37.
34. Асиновский А.И. *Принципы отстрела кабана как средство сохранения вида*. URL: <http://www.rors.ru/ru/activity/trofei/selekcja/> (дата обращения: 15.06.2017).
35. Milner J.M., Bonenfant C., Mysterud A. Hunting Vambi-evaluating the basis for selective harvesting of juveniles. *European Journal of Wildlife Research*. 2011. V. 57. No. 3. P. 565–574. doi: [10.1007/s10344-010-0466-x](https://doi.org/10.1007/s10344-010-0466-x)
36. *Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология* / ред. Ю.В. Герасимов; РАН, Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина. Ярославль: Филигрань, 2015. 418 с.
37. *Правила охоты 2017 в России – Изменения в Правилах Охоты РФ*. URL: [http://www.nexplorer.ru/pravila\\_ohoty.html](http://www.nexplorer.ru/pravila_ohoty.html) (дата обращения: 15.06.2017).
38. Язан Ю.П. Лось. В: *Охота на копытных*. М.: Лесная промышленность, 1976. С. 3–63.
39. Mysterud A., Coulson T., Stenseth N. Chr. The role of males in the dynamics of ungulate populations. *Journal of Animal Ecology*. 2002. V. 71. P. 907–915.
40. Milner-Gulland E.J., Bukreeva O.M., Coulson T., Lushchekina A.A., Kholodova M.V., Bekenov A.B., Grachev I.A. Reproductive collapse in saiga antelope harems. *Nature*. 2003. V. 422. P. 135. doi: [10.1038/422135a](https://doi.org/10.1038/422135a)

Рукопись поступила в редакцию 22.05.2018.  
Дата опубликования 30.06.2018.