

УДК: 51-7: 574.34

## **Влияние промыслового изъятия на режимы динамики лимитированной популяции: результаты моделирования и численного исследования**

**Неверова Г.П.<sup>\*1</sup>, Абакумов А.И.<sup>\*\*2,3</sup>, Фрисман Е.Я.<sup>1\*\*\*</sup>**

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

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

<sup>3</sup>*Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, Россия*

**Аннотация.** В работе исследуется модель динамики численности структурированной популяции с плотностным лимитированием рождаемости. Рассматриваются ситуации, когда популяция свободно развивается и когда она подвергается промысловому изъятию. Показано, что промысловое изъятие ведет к стабилизации динамики; не всегда нарушает условия мультирежимности, заключающиеся в том, что при одних и тех же значениях демографических параметров оказываются возможны различные динамические режимы. Показано, что даже однократное промысловое изменение текущей численности популяции способно привести к смене наблюдаемого динамического режима.

**Ключевые слова:** популяционная динамика, плотностно-зависимая регуляция, промысловое изъятие, математическое моделирование, мультирежимность, бассейны притяжения.

### **ВВЕДЕНИЕ**

Модельному анализу динамики эксплуатируемых популяций посвящено много разнообразных исследований [например, 1–13 и др.]. В цитируемых работах решаются преимущественно задачи оптимизации эксплуатации, в рамках которых определяются условия сохранения целостности популяции и уровня численности, необходимого для ее воспроизводства, при максимально возможном эффекте от промысла. При этом многообразии возникающих динамических режимов, как правило, не исследуются.

Вместе с тем в недавних исследованиях [14–17] было обнаружено явление мультистабильности (мультирежимности), заключающееся в сосуществовании нескольких различных динамических режимов неэксплуатируемой популяции при одних и тех же значениях демографических параметров. Этими режимами могут быть: переход к устойчивому равновесию, возникновение регулярных циклов конечной длины и просто хаотическая динамика. Какой именно тип динамического режима будет реализован, зависит от начальных условий. Соответственно, промысловое изъятие, изменяющее текущую численность популяции, можно рассматривать как модификацию начальных условий, которое в частности может привести к смене динамического режима. В свете этого возникает ряд принципиальных проблем,

---

\*galina.nev@gmail.com

\*\*abakumov@iacp.dvo.ru

\*\*\*frisman@mail.ru

связанных с рациональным природопользованием, поскольку оказывается возможным катастрофическое изменение динамических режимов в эксплуатируемых популяциях.

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 [18–22]. 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 [19]. Регуляция численности осуществляется через лимитирование рождаемости, когда с ростом плотности (численности) популяции наблюдается снижение репродуктивных способностей особей. По аналогии с [13–22] для описания эффектов плотностно-зависимого лимитирования выбрана функция Рикера [23]. Основной задачей данной работы является сравнение динамических режимов, возникающих в модели популяции в случаях, когда она свободна от промысла и когда она эксплуатируется. Следует отметить, что в работе основное внимание уделяется исследованию и сравнению эффектов мультирежимности. Такая постановка задачи в полном виде до сих пор не рассматривалась, проведенное исследование позволяет проследить изменения популяционной динамики в зависимости от интенсивности промыслового изъятия.

### РЕЖИМЫ ДИНАМИКИ ЛИМИТИРОВАННОЙ ПОПУЛЯЦИИ СВОБОДНОЙ ОТ ПРОМЫСЛА

Уравнения динамики, соответствующие жизненному циклу, описанному выше, при условии, что популяция свободно развивается, имеют вид [21, 22]:

$$\begin{cases} x_{n+1} = a_0 \cdot y_n \cdot \exp(-\alpha \cdot x_n - \beta \cdot y_n) \\ y_{n+1} = s \cdot x_n + v \cdot y_n \end{cases}, \quad (1)$$

где  $x$  – численность младшего возрастного класса (неполовозрелые особи),  $y$  – численность старшего возрастного класса, составляющего репродуктивную часть популяции,  $n$  – номер периода размножения,  $a_0$  – репродуктивный потенциал популяции,  $\alpha$  и  $\beta$  – коэффициенты, характеризующие интенсивности воздействия особей младшего и половозрелого возрастного класса на рождаемость особей,  $s$  и  $v$  – выживаемости особей младшей и старшей группы, соответственно. Для фиксированных значений параметров естественны следующие ограничения:  $a_0 > 0$ ,  $0 < v \leq 1$ ,  $0 < s \leq 1$ .

При переходе к безразмерным переменным  $s \cdot \beta \cdot x \rightarrow x$  и  $\beta \cdot y \rightarrow y$  модель (1) сводится к виду:

$$\begin{cases} x_{n+1} = r \cdot y_n \cdot \exp(-\rho \cdot x_n - y_n) \\ y_{n+1} = x_n + v \cdot y_n \end{cases}, \quad (2)$$

где  $r = a_0 s$ ,  $\rho = \alpha / s \beta$ . Параметр  $r$  в этом случае характеризует репродуктивный потенциал популяции. Коэффициент  $\rho$  – относительный вклад младшей возрастной группы в лимитирование процесса воспроизводства. Система (2) имеет единственное ненулевое стационарное решение:

$$\bar{x} = \frac{1-v}{s(\rho-v\rho+1)} \ln \frac{r}{1-v}, \quad \bar{y} = \frac{1}{\rho-v\rho+1} \cdot \ln \frac{r}{1-v}, \quad (3)$$

когда  $r \neq 0$ ,  $r \geq 1-v$ ,  $0 \leq v < 1$ ,  $v < (1+\rho)/\rho$ .

Границы области устойчивости неподвижной точки (3) имеют следующий вид:

- граница, соответствующая касательной бифуркации:

$$\lambda = 1, r = 1 - v; \tag{4}$$

- граница, соответствующая потере устойчивости через удвоение периода:

$$\lambda = -1, r = (1 - v) \exp\left(\frac{2v \cdot (\rho - \rho v + 1)}{(\rho + \rho v - 1)(1 - v)}\right); \tag{5}$$

- граница, соответствующая потере устойчивости по сценарию Неймарка-Сакера:

$$q = 1, r = (1 - v) \exp\left(\frac{(2 - v)(\rho - \rho v + 1)}{(1 - v)(1 - \rho v)}\right). \tag{6}$$

Следует отметить, что весьма подробное исследование модели (1) на локальную устойчивость в плоскости параметров  $(r, v)$  представлено в работах [21–22]. Здесь, в отличие от этих публикаций, изучаются возникающие эффекты «мультирежимности».

Рассмотрим изменения области устойчивости, формируемой кривыми (4–6) в пространстве  $(\rho, r)$ . Сечение трехмерного пространства  $(v, \rho, r)$  плоскостями  $v$  позволяет получить полное представление о деформациях области устойчивости решения (3) и возможных способах потери устойчивости. Более того, параметры  $\rho$  и  $r$  оба включают в себя коэффициент  $s$ , что позволяет рассматривать его как масштабирующий множитель.

Характерный вид области устойчивости представлен на рисунке 1. Как видно, область устойчивости напоминает «классический треугольник устойчивости». Рост параметра, характеризующего выживаемость старшего возрастного класса, приводит к расширению области устойчивости, но не меняет принципиально ее форму. Границы (5) и (6) в плоскости параметров  $(\rho, r)$  пересекаются в точке

$\left(\frac{2+v}{2+v+v^2}, (1-v) \cdot e^{\frac{4}{1-v}}\right)$ , абсцисса которой разделяет два сценария потери устойчивости.

При  $\rho < \frac{2+v}{2+v+v^2}$  потеря устойчивости реализуется по сценарию Неймарка-Сакера, при  $\rho > \frac{2+v}{2+v+v^2}$  - по сценарию Фейгенбаума, при  $\rho = \frac{2+v}{2+v+v^2}$  наблюдается простейшая бифуркация коразмерности два: резонанс 1:2. Исходя из ограничений на значения коэффициента  $v$ , не сложно показать, что абсцисса точки пересечения границ (5) и (6) принимает значения от 3/4 до 1.

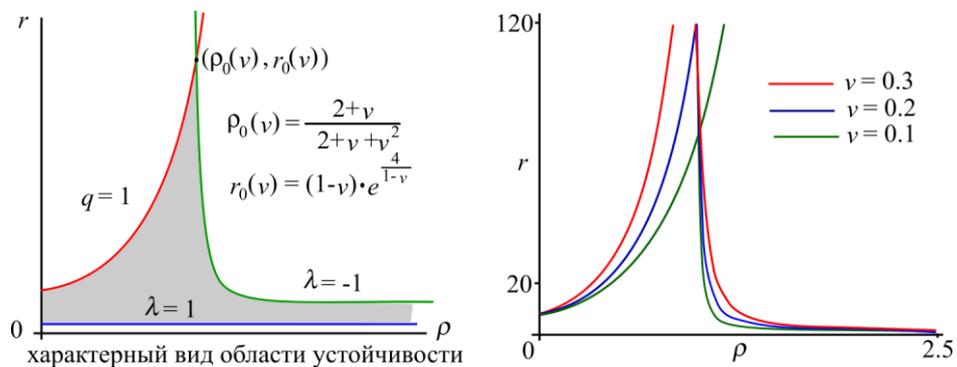


Рис. 1. Область устойчивости нетривиального решения системы (3).

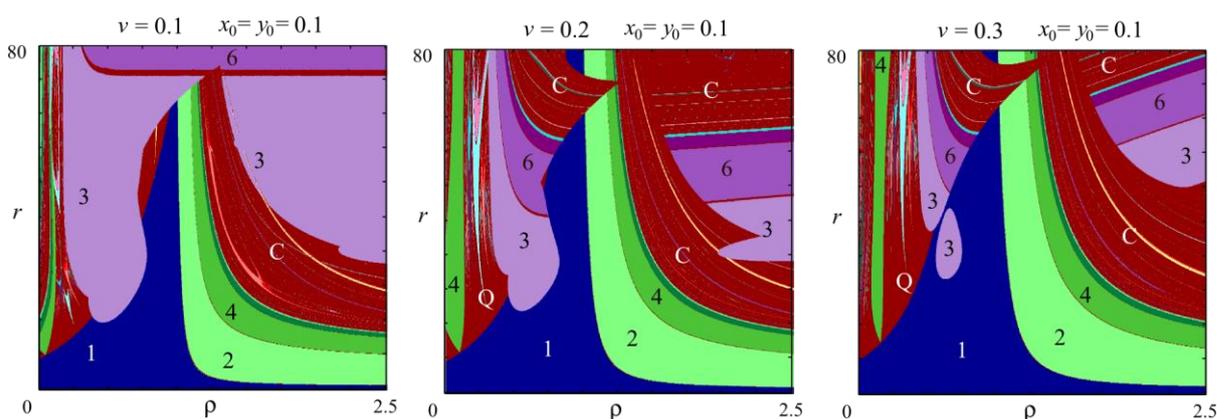
Здесь логично выделяются следующие диапазоны значений параметра  $\rho$ : 1)  $0 \leq \rho \leq 3/4$ , 2)  $3/4 < \rho < 1$ , 3)  $\rho \geq 1$ , что совпадает с результатами, опубликованными в работах [21, 22].

1)  $0 \leq \rho \leq 3/4$ . Первый диапазон значений параметра  $\rho$  достаточно узок, и здесь потеря устойчивости может произойти только при комплексно-сопряженных корнях характеристического уравнения, при переходе  $|\lambda|$  через 1, и сопровождается появлением предельных инвариантных кривых. Соответственно уменьшение рождаемости с ростом численности взрослых особей способно привести к возникновению достаточно сложно организованных колебаний численности.

2)  $3/4 < \rho < 1$ . Этот диапазон является варьируемой зоной, внутри которой в зависимости от значений параметра выживаемости старшего возрастного класса, либо расширяется, либо сужается отрезок значений параметра  $\rho$ , при которых потеря устойчивости происходит по сценарию Неймарка-Сакера. Чем больше значение коэффициента  $\nu$ , тем уже область демографических параметров, где потеря устойчивости сопровождается образованием инвариантной кривой.

3)  $\rho \geq 1$ . В данном случае потеря устойчивости может произойти только при переходе одного из собственных чисел через  $-1$  и сопровождается рождением предельного 2-цикла. Соответственно если вклад в лимитирование рождаемости осуществляется преимущественно младшим возрастным классом, то популяция демонстрирует двухгодичные колебания. Причем, чем больше  $\rho$ , тем при более низком значении репродуктивного потенциала наблюдаются колебания.

Для получения представления о возникающих динамических режимах в системе (2) построены карты динамических режимов при различных значениях параметра  $\nu$  (рис. 2). Как видно, рост коэффициента  $\nu$  приводит к расширению области устойчивости. Однако вид области устойчивости, полученной аналитически (рис. 1), отличается от ее вида на карте динамических режимов. Ее целостность нарушается «наложением» цикла длины 3 и режимами, полученными в результате его бифуркации. Цикл длины три формируется в результате касательной бифуркации и существует одновременно с устойчивым равновесием. Таким образом, в данной модели возникает явление мультирежимности, и, следовательно, вариация начального приближения может приводить к изменению наблюдаемых динамических режимов.



**Рис. 2.** Карты динамических режимов системы (3) при фиксированных значениях параметра  $\nu$ . Цифры соответствуют длинам наблюдаемых циклов, С – хаотическая динамика, Q – квазипериодическая динамика.

В соответствии с рисунком 2 рост параметра выживаемости старшего возрастного класса приводит не только к расширению области устойчивости, но и к изменению вида и формы областей 3-цикла, возникающего при данных значениях начального

условия (рис. 2). В связи с этим определенным интерес представляет деформация размера и формы области существования 3-цикла в зависимости от значений параметра  $\nu$  (рис. 3).

Как видно, рост значений параметра  $\nu$  приводит к уменьшению области существования устойчивого 3-цикла и, следовательно, уменьшению области значений демографических параметров, при которых сосуществуют устойчивое равновесие и трехгодичные колебания. Характерный вид бассейнов притяжения предельных режимов и их деформация при значениях параметров, соответствующих звездочке на рисунке 3, представлены на рисунке 4.

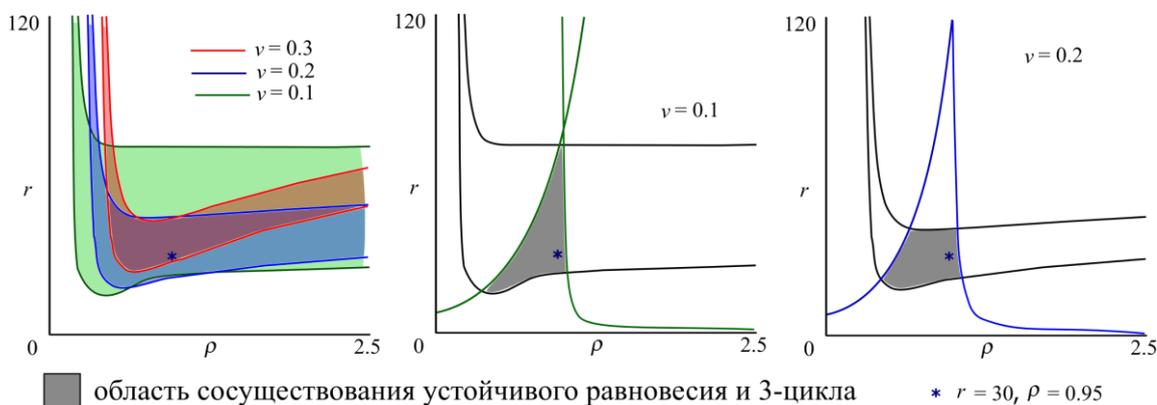


Рис. 3. Область существования 3-цикла при различных значениях параметра  $\nu$ .

Бассейн притяжения стационарного решения с ростом значений параметра выживаемости старшего возрастного класса расширяется, в то время как рост репродуктивного потенциала приводит к его сужению относительно областей притяжения цикла длины 3. Дробность бассейна притяжения здесь в первую очередь определяется местом расположения выбранных значений коэффициентов в параметрическом пространстве. Естественно, чем ближе она к линии касательной бифуркации, при переходе через которую происходит рождение 3-цикла, тем больше область начальных условий, которые в перспективе приведут к стационарному состоянию. Следует отметить, что чем больше значение коэффициента выживаемости старшего возрастного класса при одних и тех же значениях параметров  $r$  и  $\rho$ , тем более дробным становится бассейн притяжения стационарного решения, устойчивое равновесие стремится захватить все фазовое пространство.

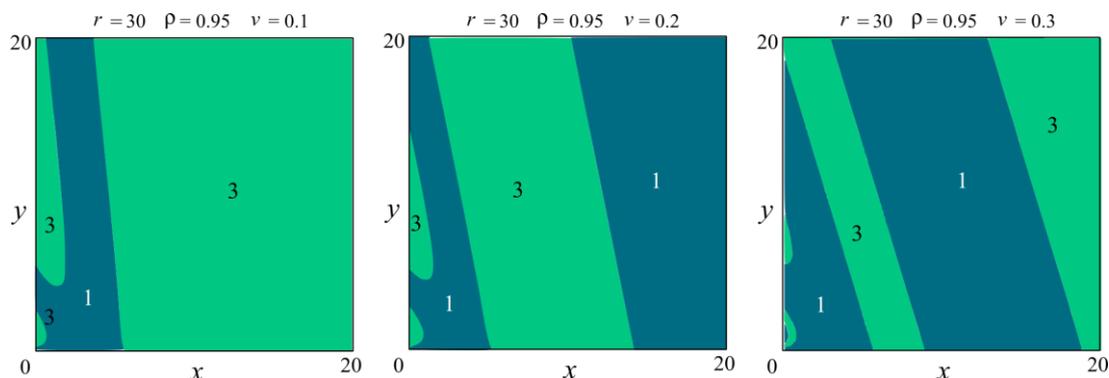


Рис. 4. Бассейны притяжения предельных динамических режимов. Цифры соответствуют длинам наблюдаемых циклов.

Таким образом, в локальных популяциях с простой возрастной структурой при условии уменьшения рождаемости с ростом численности возрастных групп возникает явление мультирежимности, заключающееся в сосуществовании разных динамических режимов: перехода к устойчивому состоянию и формирование устойчивых трехлетних

колебаний. При этом, чем больше значение параметра  $\rho$ , т.е. чем больше вклад численности молодежи в снижение рождаемости, тем более вероятно возникновение трехгодичных колебаний (бассейн притяжения 3-цикла расширяется). С другой стороны, чем больше продолжительность жизни особей, тем чаще наблюдается стремление к состоянию равновесия.

### РЕЖИМЫ ДИНАМИКИ МОДЕЛИ В СЛУЧАЕ, КОГДА ПОПУЛЯЦИЯ ПОДВЕРГАЕТСЯ ПРОМЫСЛУ

Предположим теперь, что популяция, структура и особенности жизненного цикла которой соответствуют предыдущему случаю, подвергается промысловому изъятию. Очень часто в процессе промысла трудно или же невозможно отделить неполовозрелых особей от половозрелых, и изъятие ведется из популяции в целом. В рамках данной работы ограничимся исследованием только этой ситуации. Процесс промысла будем предполагать дискретным по времени с одинаковыми временными интервалами, равными периоду размножения популяции, а количество изъятых особей будем считать пропорциональным общей численности популяции. В соответствии с этим уравнения динамики (1) модифицируются следующим образом:

$$\begin{cases} x_{n+1} = a_0 \cdot y_n \cdot \exp(-\alpha \cdot x_n - \beta \cdot y_n)(1-u) \\ y_{n+1} = (s \cdot x_n + v \cdot y_n)(1-u) \end{cases},$$

где  $u$  – доля ежегодного промыслового изъятия, а смысл остальных переменных и коэффициентов сохраняется. Переход к безразмерным переменным  $s \cdot \beta \cdot x \rightarrow x$ ,  $\beta \cdot y \rightarrow y$  и замена параметров  $r = a_0 s$ ,  $\rho = \alpha / (s\beta)$  сводят модель к виду:

$$\begin{cases} x_{n+1} = r \cdot y_n \cdot \exp(-\rho \cdot x_n - y_n)(1-u) \\ y_{n+1} = (x_n + v \cdot y_n)(1-u) \end{cases}. \quad (7)$$

Система (7) имеет единственное ненулевое стационарное решение:

$$\bar{x} = \frac{1-v+uv}{\rho-v\rho+\rho v u+1-u} \ln \frac{r(1-2u+u^2)}{1-v+uv}, \quad \bar{y} = \frac{1-u}{\rho-v\rho+\rho v u+1-u} \ln \frac{r(1-2u+u^2)}{1-v+uv}. \quad (8)$$

Здесь для определенных значений демографических параметров рост величины изъятия может приводить к увеличению стационарной численности младшего возрастного класса. Однако в целом общая стационарная численность популяции с ростом доли изъятия монотонно убывает, и, следовательно, эффект увеличения численности молодежи с изъятием имеет смысл учитывать, когда существует дифференциация цен на добычу особей определенного возраста.

Границы области устойчивости неподвижной точки задаются следующими поверхностями:

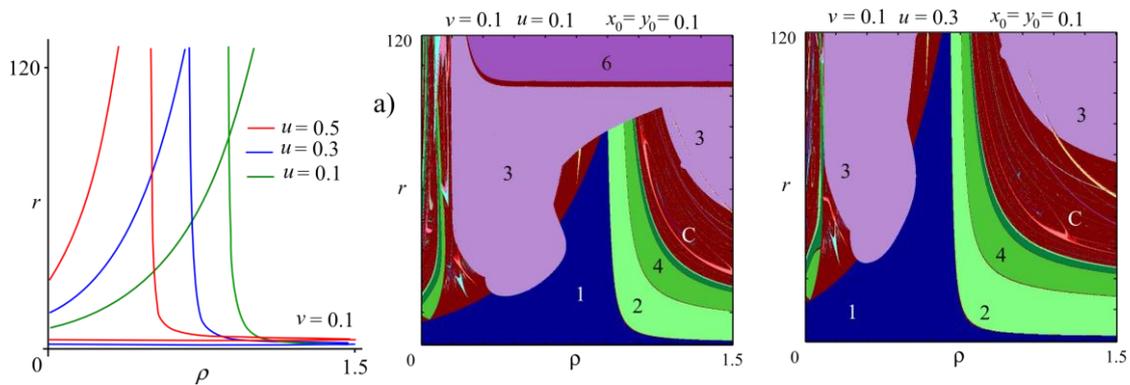
$$\lambda = 1, \quad r = \frac{1-v+uv}{(1-u)^2}; \quad (9)$$

$$\lambda = -1, \quad r = \frac{1-v+uv}{(1-u)^2} \exp\left(\frac{2v \cdot (\rho - \rho v + \rho v u + 1 - u)(1-u)}{(\rho + \rho v - 1 + u - \rho v u)(1-v+uv)}\right); \quad (10)$$

$$q = 1, \quad r = \frac{1-v+uv}{(1-u)^2} \exp\left(\frac{(2-v+uv)(\rho - \rho v + \rho v u + 1 - u)}{(1-v+uv)(1-\rho v)(1-u)}\right). \quad (11)$$

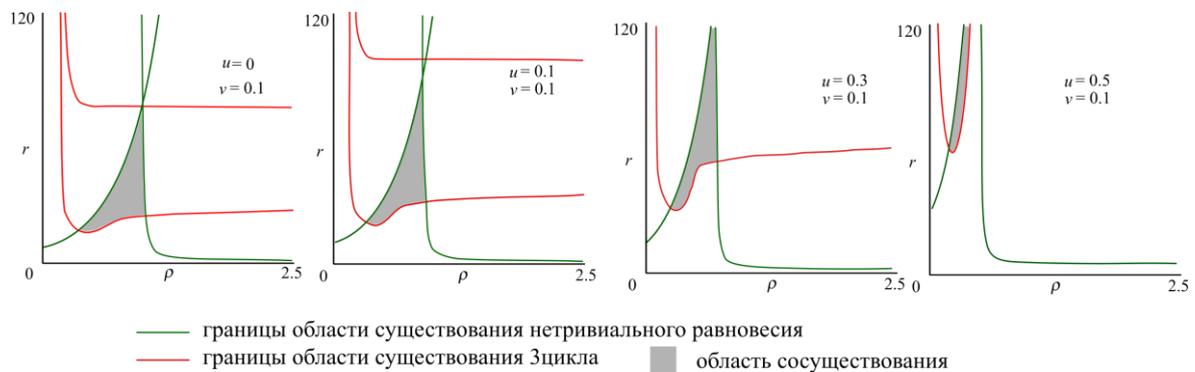
Границы (10) и (11) пересекаются в точке  $\left(\rho = \frac{2+v+2u-2uv+vu^2}{v^2u^2-2v^2u-vu+v^2+v+2}, r = e^{\frac{4}{1-v+vu}} \frac{1-v+uv}{(1-u)^2}\right)$ . Следует отметить, что с ростом  $u$

значение ординаты точки пересечения монотонно увеличивается, а абсциссы уменьшается (рис. 5).



**Рис. 5.** Области устойчивости неподвижной точки (8) при различных значениях доли изъятия, дополненные картами динамических режимов. Цифры на картах – длины наблюдаемых циклов, С – хаотическая динамика.

Как видно на рисунке 5, рост значений параметра  $u$  приводит к тому, что граница области устойчивости нетривиального равновесия, соответствующая потере устойчивости по сценарию Неймарка-Сакера, сдвигается вверх вдоль оси и тем самым расширяет исходную область устойчивости. При этом потеря устойчивости через нее происходит при более высоких значениях репродуктивного потенциала. С другой стороны, при увеличении интенсивности промыслового изъятия линия бифуркации Фейгенбаума движется вдоль оси абсцисс, в направлении, ведущем к сужению исходного размера области устойчивости. Таким образом, потеря устойчивости через удвоение периода становится возможна при более низких значениях параметра  $\rho$ , то есть в эксплуатируемой популяции двухгодичные колебания численности возникают при гораздо меньшем вкладе неполовозрелого класса в конкурентное снижение рождаемости. Следовательно, при введении промыслового изъятия, сохранить равновесное (стационарное) состояние способны популяции, характеризующиеся низким вкладом младшей возрастной группы в лимитирование процесса воспроизводства. В данном случае, как и в предыдущем, существует зависимость между типом достигаемого динамического режима и начальным условием (рис. 5). Рост интенсивности изъятия приводит к расширению области существования 3-цикла, однако он возникает при более высоких значениях репродуктивного потенциала, а зона сосуществования двух динамических режимов (стационарного состояния и трехгодичных колебаний) существенно сокращается (рис. 6).



**Рис. 6.** Области существования и сосуществования нетривиального стационарного решения и 3-цикла.

Для детального исследования модели были построены срезы области устойчивости нетривиального равновесия (8) в плоскости параметров  $(u, r)$ , каждый из которых был дополнен областью существования 3-цикла и областью устойчивости тривиального равновесия (рис. 7).

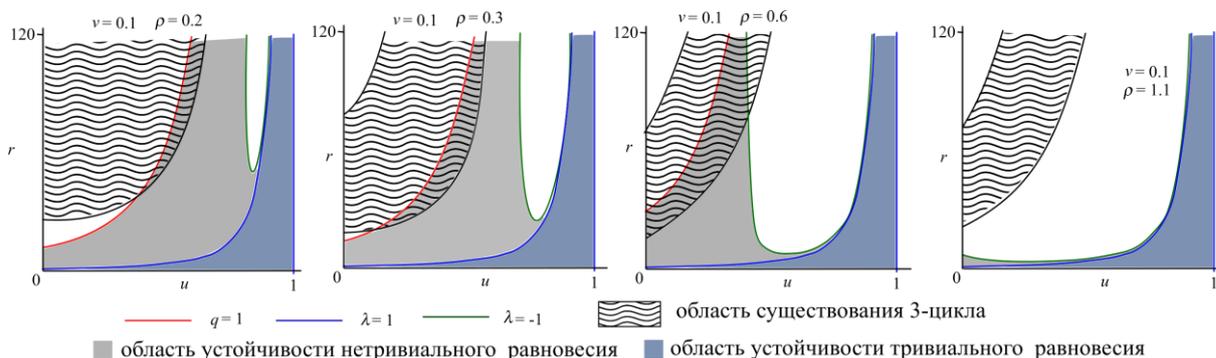


Рис. 7. Области устойчивости решений системы (7) в плоскости параметров  $(u, r)$ .

Как видно на рисунке 7, при малом относительном вкладе младшей возрастной группы в лимитирование процесса воспроизводства ( $\rho = 0.2$ ) область существования 3-цикла лежит в основном в зоне квазипериодической динамики. Рост значений коэффициента  $\rho$  приводит к смещению этой области в зону параметрического пространства, где существует устойчивое ненулевое стационарное решение ( $\rho = 0.3, \rho = 0.6$ ). Такие изменения возможны только тогда, когда потеря устойчивости нетривиального ненулевого равновесия происходит по сценарию Неймарка-Сакера. С дальнейшим ростом значений параметра  $\rho$  область существования 3-цикла достаточно быстро достигает такого размера, который в дальнейшем практически не зависит от  $\rho$ . При этом устойчивые трехгодичные колебания сосуществуют с хаотической динамикой, возникшей в результате каскада бифуркаций удвоения периода.

Важно отметить, наличие обширной зоны вырождения популяции при высоких значениях доли изъятия. Рост коэффициента выживаемости особей старшего возрастного класса приводит к расширению области устойчивости нетривиального равновесия и несущественному сужению области устойчивости нулевого решения (рис. 8). Интересно, что чем больше особей изымается, тем меньше устойчивое развитие популяции зависит от выживаемости старших особей.

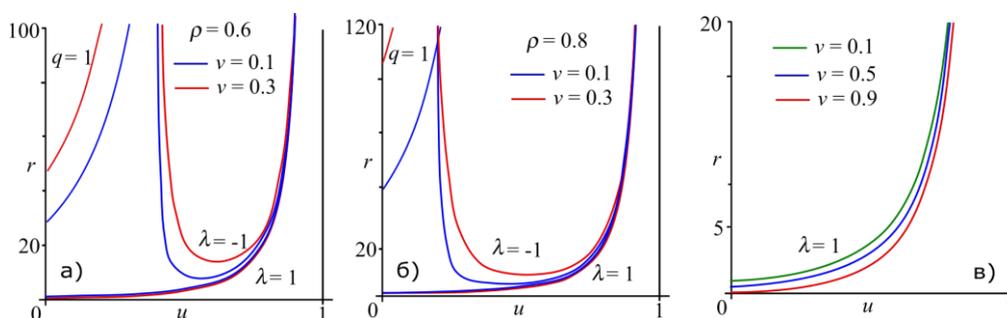
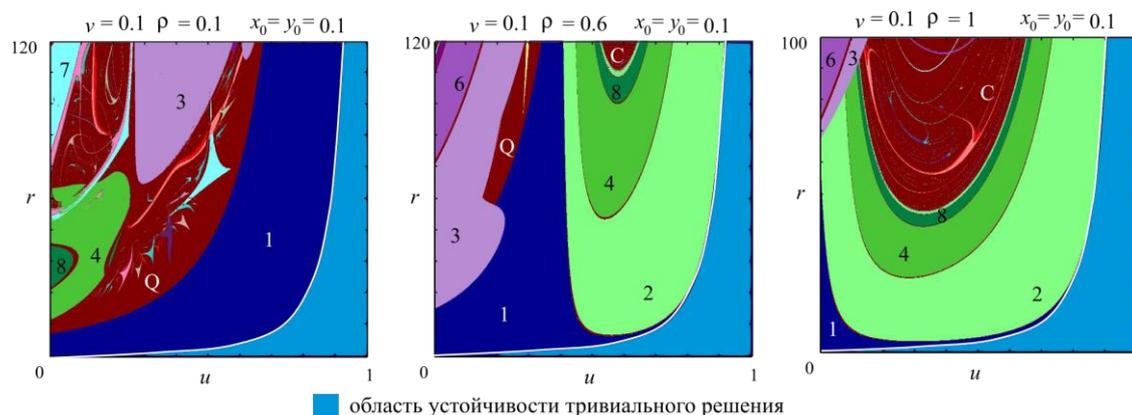


Рис. 8. Изменения области устойчивости (а, б) нетривиального и (в) тривиального решений системы (7), вызванные ростом значений параметра  $v$ .

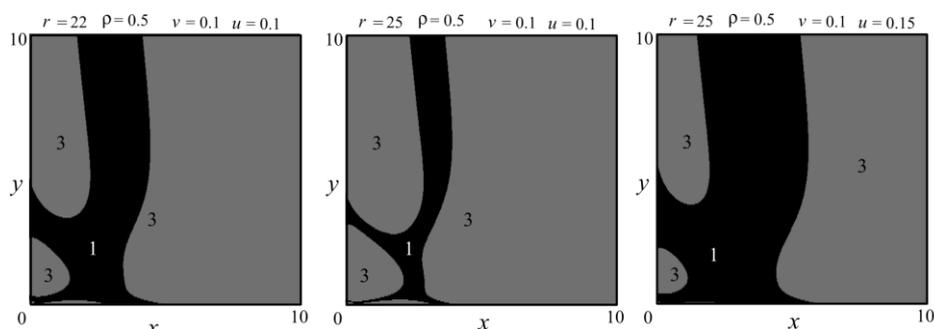
Анализ вида области устойчивости системы (7) позволяет заключить, что при фиксированных значениях демографических параметров, когда свободная от промысла популяция демонстрирует нерегулярную динамику, введение промысла и последовательное увеличение доли изъятия может привести к стабилизации, далее к

двухгодичным колебаниям, реализации сценария Фейгенбаума и, в конце концов, к вырождению. Рассмотрим это более детально, на рисунке 9 представлены карты динамических режимов для фиксированного начального условия в плоскости параметров  $(u, r)$ .



**Рис. 9.** Карты динамических режимов при различных значениях параметра, характеризующего интенсивность конкурентных взаимоотношений.

Как видно, увеличение доли изъятия может привести к следующей цепочке изменений динамики: «нерегулярные колебания – трехгодичные колебания – устойчивое равновесие – двухгодичные колебания – вырождение». При этом с ростом доли промыслового изъятия, трехгодичные колебания возникают при более высоких значениях репродуктивного потенциала. Рассмотрим структуру бассейнов притяжения системы в различных точках гиперпространства параметров (рис. 10).

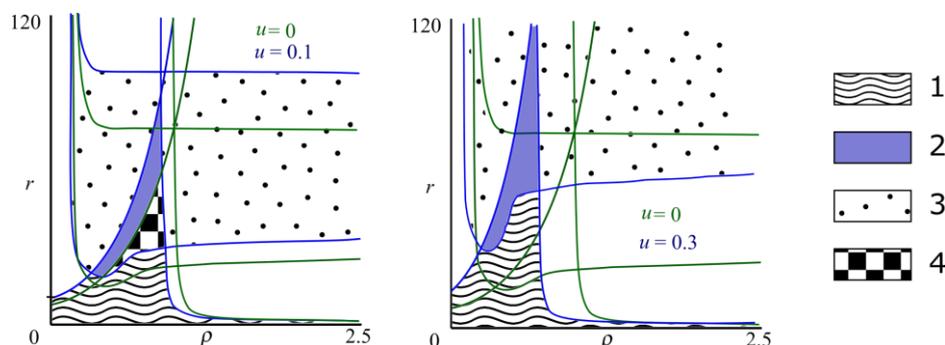


**Рис. 10.** Бассейны притяжения динамических режимов модели (7).

С ростом величины изъятия фазовое пространство системы приобретает однородность относительно режима динамики, соответствующего состоянию равновесия – бассейн притяжения устойчивого нетривиального решения расширяется (рис. 10). При этом устойчивое равновесие весьма стремительно захватывает все фазовое пространство. Аналогичные изменения фазового пространства вызывает рост параметра  $\rho$ . При этом увеличение репродуктивных возможностей особей ведет к расширению бассейна притяжения трехгодичных колебаний (рис. 10). В целом результаты исследования данного случая, позволяют заключить, что с ростом доли промыслового изъятия наблюдаются немонотонные изменения области устойчивости нетривиального равновесия, вызванные влиянием возрастной структуры популяции. При этом увеличение  $\rho$  приводит к двухгодичным колебаниям, т.е. потеря устойчивости реализуется по сценарию Фейгенбаума.

## АНАЛИЗ ИЗМЕНЕНИЙ РЕЖИМОВ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ СВОБОДНО РАЗВИВАЮЩЕЙСЯ ПОПУЛЯЦИИ ВСЛЕДСТВИЕ ВВЕДЕННОГО ПРОМЫСЛА

Рассмотрим вызванные промыслом изменения динамического режима, установившегося в свободно развивающейся популяции. Для этого при фиксированном значении коэффициента выживаемости старшего возрастного класса сопоставим режимы динамики для случаев, когда популяция развивается свободно и когда она подвергается изъятию (рис. 11).

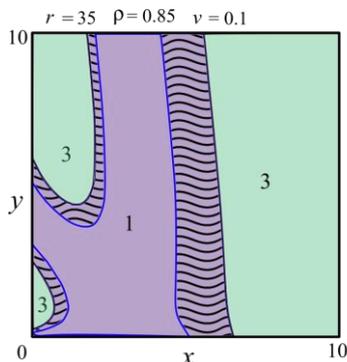


**Рис. 11.** Области существования и сосуществования нетривиального стационарного решения и 3-цикла для случаев, когда популяция развивается свободно и когда она подвергается изъятию при  $v = 0.1$ .

На рисунке 11 области устойчивости нетривиальных равновесий и области существования 3-циклов наложены друг на друга. С учетом взаимных пересечений выделяются следующие ключевые диапазоны значений параметров, для которых при введении промысла характерен тот или иной тип достигаемого динамического режима, независимо от наблюдаемого в свободно развивающейся популяции:

- 1) стабилизация динамики численности при выходе на новый стационарный уровень;
- 2) либо стабилизация динамики, либо возникновение трехгодичных колебаний;
- 3) либо нерегулярные, либо трехлетние колебания с изменением амплитуды.

Область 4 является частным случаем области 2, и она тем меньше, чем больше особей добывается. Здесь изъятие либо сохраняет устойчивое развитие популяции с выходом на новый стационар, либо стабилизирует трехгодичные колебания или же сохраняет их с изменением амплитуды (рис. 12).



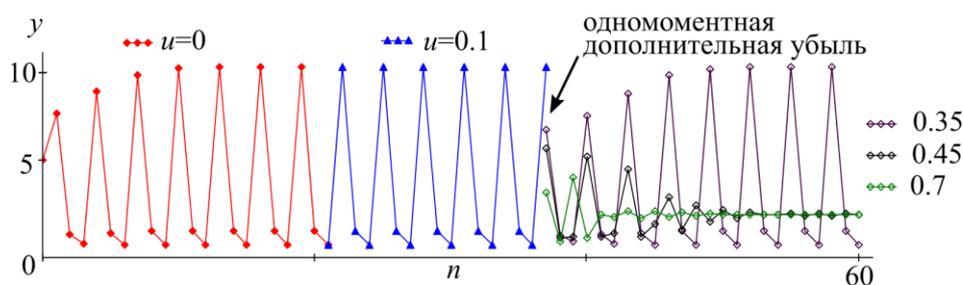
**Рис. 12.** Бассейны притяжения предельных динамических режимов для случаев, когда популяция развивается свободно и когда она подвергается изъятию. Заштрихованная область соответствует 3-циклу, когда промысла нет, и стационару, когда он есть ( $u = 0.1$ ).

В целом следует отметить, что если при некоторых значениях демографических параметров свободная от промысла популяция демонстрирует стационарную динамику,

то регулярное промысловое изъятие ни в коем случае не приведет к колебаниям. 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 (популяции в целом или ее отдельного возрастного класса), либо ее увеличение за счет внешних воздействий, что маловероятно. Более вероятно, что нерегулярный сбор урожая или изменяющаяся доля изъятия во время переходного процесса могут раскачать колебания. Действительно, при  $r = 25, \rho = 0.5, v = 0.1, u = 0.15$  (рис. 10) весомую часть фазового пространства занимает бассейн притяжения устойчивого равновесия, который существенно сужается при уменьшении доли изъятия ( $u = 0.1$ ), а все пространство фактически заполняет бассейн притяжения трехгодичных колебаний.

Следовательно, уменьшение объемов добычи во время переходного процесса (если текущая численность популяции располагается в бассейне притяжения устойчивого состояния, но в значительном отдалении от неподвижной точки) может привести к устойчивым колебаниям. Однако, в случае, когда установилось равновесие, уменьшение объемов добычи не приведет к смене стабильного развития на 3-цикл.

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 12, позволяет заключить, что уменьшение численности популяции (в частности, одного из возрастных классов) позволяет переместиться из зоны 3-цикла в бассейн притяжений устойчивого равновесия. На рисунке 13 показано, что в свободно развивающейся популяции с установившимся 3-циклом (при значениях параметров  $r = 35, \rho = 0.85, v = 0.1$ ) ведение промысла ( $u = 0.1$ ) не приводит к существенным изменениям динамики. Однако, 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 его увеличении популяция выходит на квазистационарный режим: колебания с очень малой амплитудой. При этом, чем больше одномоментное изъятие, тем быстрее численность популяции стабилизируется (рис. 13).



**Рис. 13.** Смена установившегося динамического режима, вызванная промысловым изъятием с учетом дополнительного изменения текущей численности.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данной работе рассмотрена модель динамики численности структурированной лимитированной популяции и исследованы сценарии эволюции динамических режимов при различной интенсивности промысловой эксплуатации.

Показано, что увеличение доли промыслового изъятия может привести к следующей цепочке изменений динамики: «нерегулярные колебания – трехгодичные колебания – переход к устойчивому равновесию – двухгодичные колебания – вырождение». При

этом усиление конкуренции в эксплуатируемой популяции между возрастными классами в силу высокой численности молоди быстрее приводит к двухгодичным колебаниям и потеря устойчивости равновесия реализуется по сценарию Фейгенбаума.

Промысловое изъятие, как правило, ведет к стабилизации динамики; однако сохраняется явление мультирежимности, характерное для свободно развивающейся популяции. Данный феномен заключается том, что при одних и тех же значениях демографических параметров наблюдаются различные динамические режимы со своими бассейнами притяжений. Следовательно, возникают определенные сложности при прогнозировании популяционной динамики, поскольку изъятие может сместить текущую численность из одного бассейна притяжения в другой и привести к существенным изменениям характера динамики численности. В работе, показано, что нерегулярный сбор урожая или изменяющаяся доля изъятия во время переходного процесса могут раскачать популяционные колебания. Однако, если в случае сосуществования двух динамических режимов, популяция изначально находилась в бассейне притяжения устойчивого равновесия, регулярное промысловое изъятие не может привести к колебаниям. Колебания возникнут только тогда, когда на текущую численность популяции будет оказано дополнительное воздействие, ведущее к ее смещению в бассейн притяжения другого режима. Показано, что при установившихся трехгодичных колебаниях однократное изменение текущей численности (приводящее к смещению популяции в бассейн притяжения равновесного состояния) достаточно быстро стабилизирует динамику.

Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 15-31-50154.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Скалецкая Е.И., Фрисман Е.Я., Шапиро А.П. *Дискретные модели динамики численности популяций и оптимизация промысла*. М.: Наука, 1979. 165 с.
2. Абакумов А.И. *Управление и оптимизация в моделях эксплуатируемых популяций*. Владивосток: Дальнаука, 1993. 129 с.
3. Абакумов А.И. Оптимальный сбор урожая в моделях популяций. *Обзорные прикладной и промышленной математики*. 1994. Т. 1. № 6. С. 834–849.
4. Тютюнов Ю.В., Домбровский Ю.А., Обущенко Н.И. Оптимальное управление эксплуатируемой популяцией при минимизации риска ее вымирания в условиях стохастичности среды. *Обзорные прикладной и промышленной математики*. 1994. Т. 3. № 3. С. 412–433.
5. Srinivasu P.D.N., Ismail S. Global dynamics and controllability of a harvested prey-predator system. *Journal of Biological Systems*. 2001 V. 9. № 1. P. 67–79.
6. Braumann C.A. Variable effort harvesting models in random environments: generalization to density-dependent noise intensities. *Mathematical Biosciences*. 2002. V. 177–178. P. 229–245.
7. Фрисман Е.Я., Ласт Е.В. Нелинейные эффекты в популяционной динамике, связанные с возрастной структурой и влиянием промысла. *Известия РАН. Серия биологическая*. 2005. № 5. С. 517–530.
8. Жданова О.Л., Колбина Е.А., Фрисман Е.Я. Влияние промысла на генетическое разнообразие и характер динамического поведения менделевской лимитированной популяции. *Доклады Академии наук*. 2007. Т. 412. № 4. С. 564–567.
9. Ильин О.И. Об оптимальной эксплуатации популяций рыб с возрастной структурой. *Сибирский журнал индустриальной математики*. 2007. Т. 10. № 3. С. 43–57.

10. Абакумов А.И., Ильин О.И., Иванко Н.С. Игровые задачи сбора урожая в биологическом сообществе. *Математическая теория игр и ее приложения*. 2011. Т. 3. № 2. С. 3–17.
11. Абакумов А.И. Оптимальное управление популяцией с распределенными параметрами. *Информатика и системы управления*. 2011. № 3. С. 3–9.
12. Rojas-Palma A., González-Olivares E. Optimal harvesting in a predator–prey model with Allee effect and sigmoid functional response. *Applied Mathematical Modelling*. 2012. V. 36. P. 1864–1874.
13. 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.
14. Saucedo-Solorio J.M., Pisarchik A.N., Aboites V. Shift of critical points in the parametrically modulated Hénon map with coexisting attractors. *Physics Letters A*. 2002. V. 304. P. 21–29.
15. Pisarchik A.N., Feudel U. Control of multistability. *Physics Reports*. 2014. V. 540. P. 167–218.
16. Фрисман Е.Я., Неверова Г.П., Кулаков М.П., Жигальский О.А. Смена динамических режимов в популяциях видов с коротким жизненным циклом: результаты аналитического и численного исследования. *Математическая биология и биоинформатика*. 2014. Т. 9. № 2. С. 414–429. doi: [10.17537/2014.9.414](https://doi.org/10.17537/2014.9.414)
17. Фрисман Е.Я., Неверова Г.П., Кулаков М.П., Жигальский О.А. Явление мультирежимности в популяционной динамике животных с коротким жизненным циклом. *Доклады Академии наук*. 2015. Т. 460. № 4. С. 488–493.
18. Шапиро А.П. Роль плотностной регуляции в возникновении колебаний численности многовозрастной популяции. В: *Исследования по математической популяционной экологии*. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983. С. 3–17.
19. Фрисман Е.Я., Луппов С.П., Скокова И.Н., Тузинкевич А.В. Сложные режимы динамики численности популяции, представленной двумя возрастными классами. В: *Математические исследования в популяционной экологии*. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 4–18.
20. Фрисман Е.Я. Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности популяций с возрастной структурой. *Доклады Российской академии наук*. 1994. Т. 338. № 2. С. 282–286.
21. Фрисман Е.Я., Неверова Г.П., Ревуцкая О.Л., Кулаков, М.П. Режимы динамики модели двухвозрастной популяции. *Изв. вузов. ПНД*. 2010. Т. 18. № 2. С. 111–130.
22. 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.
23. Ricker W.E. Stock and recruitment. *J. Fish. Res. Board of Canada*. 1954. V. 11. № 5. P. 559–623.

Материал поступил в редакцию 18.09.2015, опубликован 27.01.2016.