Математическая биология и биоинформатика
2017. Т. 12. № 2. С. 327–342. doi: 10.17537/2017.12.327

========== **МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ** ==========

УДК: 51-7: 574.34

Режимы динамики лимитированной структурированной популяции при избирательном промысле

Неверова Г.П.[*1], Абакумов А.И.[1], Фрисман Е.Я. [***2]**

[1]*Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия*
[2]*Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан, Еврейская автономная область, Россия*

Аннотация. В работе исследуется влияние избирательного промысла на динамику численности структурированной популяции с плотностной регуляцией рождаемости. Избирательность изъятия заключается в том, что добываются особи того или иного возраста. Показано, что не зависимо от того какой возрастной класс эксплуатируется, рост интенсивности промыслового изъятия, 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. В результате возникают определенные сложности при прогнозировании популяционной динамики, поскольку изъятие может сместить текущую численность из одного бассейна в другой и привести к существенным изменениям численности. Показано, что при установившихся колебаниях изменение текущей численности (таким образом, чтобы она попадала в бассейн притяжения равновесного состояния) достаточно быстро стабилизирует динамику. При избирательном промысле молоди способ потери устойчивости не зависит от величины изъятия и полностью определяется интенсивностью конкурентных взаимоотношений между возрастными классами. В случае избирательного промысла взрослых особей рост доли изъятия способен привести к увеличению стационарной численности популяции. Рассматриваются условия, при которых избирательный промысел приносит максимальный устойчивый урожай.

Ключевые слова: *популяционная динамика, плотностно-зависимая регуляция, избирательный промысел, математическое моделирование, динамические режимы, мультирежимность, бассейны притяжения.*

ВВЕДЕНИЕ

Изучение динамики эксплуатируемых популяций интересная и актуальная задача, результаты исследования которой имеют практическую ценность, поскольку могут быть использованы в процессе рационального природопользования и управления возобновляемыми ресурсами, в частности, коммерческий промысел, охота, звероводство, зверофермы и даже борьба с вредителями [1–12].

[*]galina.nev@gmail.com
[**]abakumov@iacp.dvo.ru
[***]frisman@mail.ru

Данная работа посвящена изучению влияния избирательного промысла на динамику численности структурированных популяций. Избирательность промысла заключается в том, что добываются особи того или иного возраста [3, 4]. Основной предпосылкой такой дифференциации является экономическая прибыль [4]. В частности, осетровые, сиговые и лососевые рыбы в зависимости от возраста имеют разную промысловую ценность [6]. Избирательность в процессе рыбного промысла может быть реализована путем вариации размера ячейки сети, что обеспечивает лов особей определенных размеров и тем самым регулирует возраст вылавливаемых рыб. Другим примером избирательного промысла является добыча «холостяков», трех-четырех летних самцов северного морского котика (*Callorhinus ursinus L.,* 1758), «серебристых» котиков [11]. Существует практика использования избирательности изъятия при управлении динамикой искусственно выращиваемых популяций [8]. С другой стороны, изъятие, организованное по принципу дифференциации, позволяет регулировать структуру популяции, и тем самым может быть использовано при разработке стратегий, направленных на сохранение устойчивого развития популяции в перспективе [9]. При этом интенсивность промысловых усилий может быть постоянной или изменяющейся во времени [10–13]. В случае учета конкуренции между промысловиками или проблемы выбора объектов промысла модели могут носить игровой характер [14, 15].

Задача исследования влияния изъятия на структурированные популяции не является новой и ее различные аспекты, в том числе избирательность промысла, изучались и продолжают изучаться [6, 11, 16–21]. В частности, в работе [20] был проведен сравнительный анализ влияния постоянного и пропорционального сбора урожая из старшего возрастного класса на динамику двухвозрастной популяции, в которой пополнение является стохастическим процессом. Огромное количество работ посвящено принципу максимального устойчивого урожая, в том числе, в структурированных популяциях, использование которого приводит к задачам оптимального промысла, направленных на поиск условий, когда изъятие приносит максимально возможный доход, а популяция благополучно существует в устойчивом состоянии [например, 3, 13, 22–24]. В частности, для двухвозрастной популяции было показано, что максимальный устойчивый урожай (оптимальный промысел) возможен в случае изъятия особей только из одного возрастного класса [10, 11, 19, 25].

Следует отметить, что стратегии, основанные на подходе максимально возможного урожая, могут привести к катастрофическим последствиям вплоть до вырождения популяции [26–30]. Однако предпосылкой для катастрофических изменений численности эксплуатируемых популяций является не только воздействие промысла, но и влияние процессов саморегуляции в совокупности с факторами экзогенной природы, ведущими к вариации скорости роста популяции, и, как следствие, к флуктуациям [31–33] или даже смене наблюдаемого динамического режима [21, 34–36]. В работе [21] показано, что неизбирательный промысел, изменяющий текущую численность всей популяции, вполне может привести к смене динамического режима. В свете этого возникает ряд принципиальных проблем, связанных с рациональным природопользованием, так как оказывается возможным катастрофическое изменение динамических режимов в эксплуатируемых популяциях.

Целью данной работы является изучение и сравнение влияния изъятия различной степени интенсивности с учетом избирательности на динамику численности структурированной лимитированной популяция и возможность смены динамического режима. Данное исследование позволит получить полную картину о возможных сценариях развития эксплуатируемых популяций. Предполагается, что число добываемых особей пропорционально численности конкретной возрастной группы, из которой в результате промысла изымается некоторая постоянная часть (доля) [37, 38] .

Процесс промысла предполагается дискретным по времени с одинаковыми временными интервалами, составляющими один год, и равными периоду размножения популяции. Рассматриваются условия, при которых избирательный промысел приносит максимальный устойчивый урожай.

УРАВНЕНИЯ ДИНАМИКИ

Исследуется ситуация, когда к началу очередного сезона размножения популяция представлена совокупностью двух возрастных классов: младшего, включающего неполовозрелых особей, и старшего, состоящего из особей, участвующих в размножении. При этом времени, протекающего между двумя последовательными периодами размножения, достаточно для развития особей младшего возраста до половозрелого состояния, а новорожденных особей – до состояния младшего возраста. Выживаемость и репродуктивная способность половозрелых особей не зависят от возраста, то есть отсутствуют возрастные различия у взрослых особей. Регуляция численности осуществляется путем лимитирования рождаемости, когда с ростом плотности популяции наблюдается снижение репродуктивных способностей особей. Уравнения динамики такой популяции в отсутствие промысла имеют вид [21, 39, 40]:

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

где x – численность младшего возрастного класса (неполовозрелые особи), y – численность старшего возрастного класса, составляющего репродуктивную часть популяции, n – номер периода размножения, a – репродуктивный потенциал популяции, α и β – 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: $a > 0$, $0 < v \leq 1$, $0 < s \leq 1$. Следует отметить, что режимы динамики популяции, соответствующие описанному жизненному циклу и уравнениям (1), подробно изучены в работах [21, 40], где показано, что вариация текущей численности может привести к смене динамического режима [21].

РЕЖИМЫ ДИНАМИКИ МОДЕЛИ, КОГДА ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ ПРОМЫСЛА СОСРЕДОТОЧЕНА НА МОЛОДИ

В практике коммерческого лова широко известным примером промысла детенышей является добыча гренландского тюленя (*Phoca groenlandica*) [41], которая в настоящее время сохранилась только в Канаде [42]. В советское время на Дальнем Востоке России добывались неполовозрелые самцы северного морского котика [43]. Другим видом, для которого в это же время было характерно изъятие молодняка, является соболь в Северном Зауралье [44]. Известны примеры изъятия молодых особей в искусственно выращиваемых популяциях, например, осьминогов *Octopus vulgaris* [8]. Однако подобная избирательность может использоваться не только из экономических соображений, но в и целях устойчивого развития популяции в перспективе. В частности, было показано, что для сохранения стационарного состояния некоторых видов предпочтительно изъятие молоди (сеголеток), например кабан [45], красный олень (*Cervus elaphus*) [9].

Уравнения динамики популяции (1), в которой промысловому изъятию подвергается младший возрастной класс, при условии, что количество изъятых особей пропорционально численности группы, принимают вид:

$$\begin{cases} x_{n+1} = a \cdot y_n \cdot \exp(-\alpha \cdot x_n - \beta \cdot y_n)(1-u) \\ y_{n+1} = s \cdot x_n + v \cdot y_n \end{cases}, \qquad (2)$$

где u – доля ежегодного промыслового изъятия, а смысл остальных переменных и коэффициентов сохраняется. Очевидно, что отсутствие промысла сводит модель (2) к системе (1). При переходе к безразмерным переменным $s\beta x \to x$ и $\beta y \to y$ модель (2) имеет вид:

$$\begin{cases} x_{n+1} = r \cdot y_n \cdot \exp(-\rho \cdot x_n - y_n)(1-u) \\ y_{n+1} = x_n + v \cdot y_n \end{cases}, \qquad (3)$$

где $r = as$, $\rho = \alpha / (s\beta)$. Параметр r в этом случае характеризует репродуктивный потенциал популяции. Коэффициент ρ – относительный вклад младшей возрастной группы в лимитирование процесса воспроизводства. Система (3) имеет единственную нетривиальную неподвижную точку с координатами:

$$\bar{x} = \frac{1-v}{(\rho - v\rho + 1)} \ln \frac{r(1-u)}{1-v}, \quad \bar{y} = \frac{1}{\rho - v\rho + 1} \cdot \ln \frac{r(1-u)}{1-v}. \qquad (4)$$

Следует отметить, что стационарные численности (4) убывают с ростом величины изъятия.

Границы области устойчивости неподвижной точки (4) задаются поверхностями, соответствующими следующим бифуркациям:

а) транскритической $r = \dfrac{1-v}{1-u}$ $(\lambda = 1)$,

б) удвоения периода $r = \dfrac{1-v}{1-u} \exp\left(\dfrac{2v \cdot (\rho - \rho v + 1)}{(\rho + \rho v - 1)(1-v)} \right)$ $(\lambda = -1)$,

в) Неймарка–Сакера $r = \dfrac{1-v}{1-u} \exp\left(\dfrac{(2-v)(\rho - \rho v + 1)}{(1-v)(1-\rho v)} \right)$ $(q = 1)$.

Две последние границы пересекаются в точке $(\rho = (2 + v) / (v^2 + v + 2)$, $r = e^{4/(1-v)} (1 - v) / (1 - u))$, ордината которой монотонно увеличивается с ростом u, а абсцисса разделяет между собой два сценария потери устойчивости. При $\rho < (2 + v) / (v^2 + v + 2)$ потеря устойчивости реализуется по сценарию Неймарка–Сакера, при $\rho > (2 + v) / (v^2 + v + 2)$ по сценарию Фейгенбаума, при $\rho = (2 + v) / (v^2 + v + 2)$ наблюдается простейшая бифуркация коразмерности два: резонанс 1:2 [46]. Следовательно, в данном случае способ потери устойчивости не зависит от величины изъятия и полностью определяется интенсивностью конкурентных взаимоотношений между возрастными классами. При этом пороговое значение, при переходе через которое возможность смены одного способа потери устойчивости на другой, задается уровнем выживаемости старшей возрастной группы.

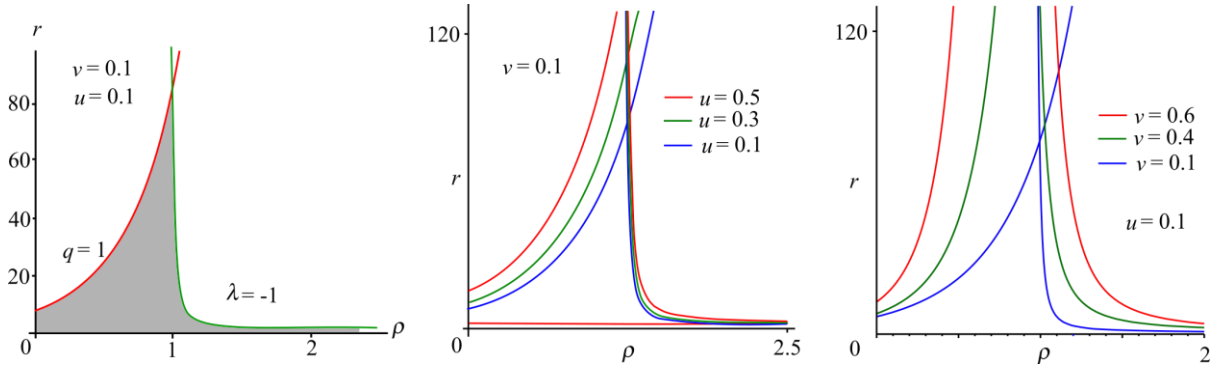

Рис. 1. Область устойчивости решения (4).

На рисунке 1 представлена область устойчивости решения (4). Увеличение доли изъятия и выживаемости особей старшего возраста при фиксированных значениях других параметров приводит к расширению области устойчивости нетривиального решения. Примечателен момент, что когда вклад в снижение рождаемости со стороны обоих возрастов с учетом процессов выживаемости молоди примерно одинаков, изъятие неполовозрелых особей даже при очень высоких значениях репродуктивного потенциала позволяет существовать популяции в стабильном состоянии.

Приведенные на рисунке 1 области устойчивости демонстрируют, что промысловая нагрузка при высокой выживаемости старшего возрастного класса расширяет потенциал популяции сохранять равновесие. Это связано с тем, что изъятие молоди снижает ее лимитирующее воздействие на рождаемость, при этом оставшихся неполовозрелых особей достаточно, чтобы восстанавливать репродуктивное ядро популяции, которое с учетом высокой продолжительности жизни (выживаемости) успешно пополняет популяцию год от года. Исключение составляют ситуации, когда вклад в снижение молоди со стороны молоди значительно выше вклада старшего класса: рост величины изъятия ведет к сравнительно небольшому расширению области устойчивости нетривиального равновесия.

Нетрудно показать, что для того, чтобы была возможность получать максимальный устойчивый урожай в случае избирательного промысла из младшего возрастного класса, для демографических параметров модели (2) должно выполняться условие:

$$r = \frac{e^{u}(1-v)}{1-u}. \tag{5}$$

Формула (5) позволяет найти репродуктивный потенциал r^* популяции, при котором заданный уровень изъятия будет максимальным устойчивым. На рисунке 2 представлены параметрические портреты для разных значений параметров u и v, которые дополнены соответствующими им графиками $r = r^*$. Следовательно, часть прямой $r = r^*$, лежащая внутри области устойчивости стационарного решения, задает область устойчивости равновесной численности популяции при максимальном устойчивом промысле.

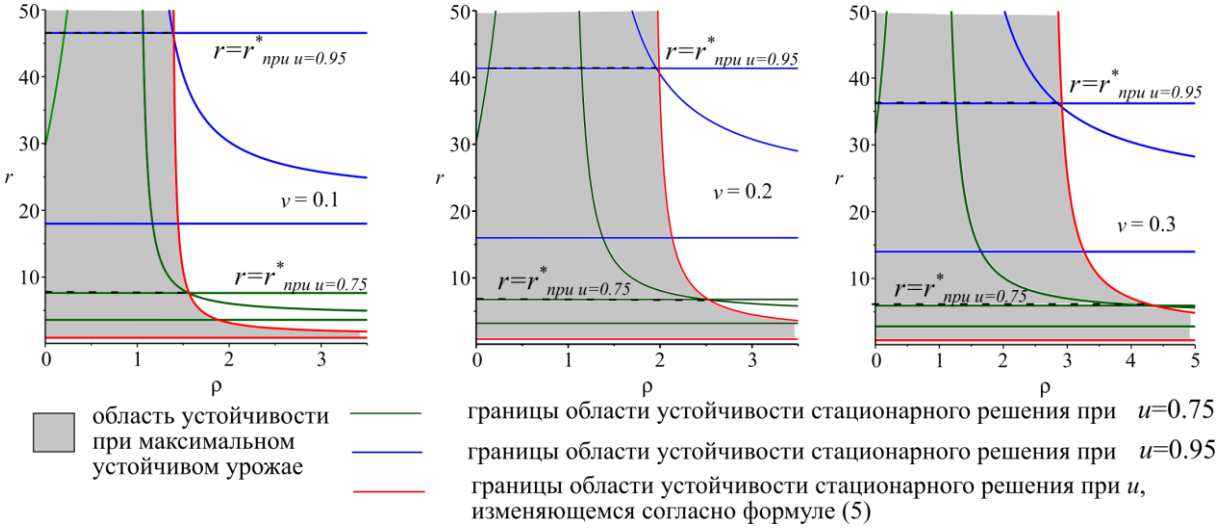

Рис. 2. Изменения области устойчивости модели (3) при вариации значений параметра v.

Также на рисунок 2 нанесены области устойчивости равновесной численности при максимальном устойчивом промысле, т.е. когда выполняется условие (5). Как видно, отрезки областей устойчивости на прямых $r = r^*$ полностью лежат в области устойчивости промысла, дающего максимальный равновесный урожай; при этом рост

значений параметра v расширяет область, а потеря устойчивости может произойти только по сценарию Фейгенбаума [22], т.е. возникают двухгодичные колебания (рис. 2).

Интересен тот факт, что доля изъятия, позволяющая получить максимальный устойчивый урожай не зависит от интенсивности конкурентных взаимодействий между возрастными классами ρ. Однако значение ρ оказывает влияние на стационарные численности, и, как следствие, на размеры области устойчивости, особенно при невысоких значениях репродуктивного потенциала.

В работе [21] показано, что в модели (1), описывающей динамику свободно развивающейся популяции, возникает мультистабильность. Как оказалось, возможность реализации различных динамических режимов в зависимости от вариации начальной численности при избирательном промысле неполовозрелой части популяции сохраняется (рис. 3).

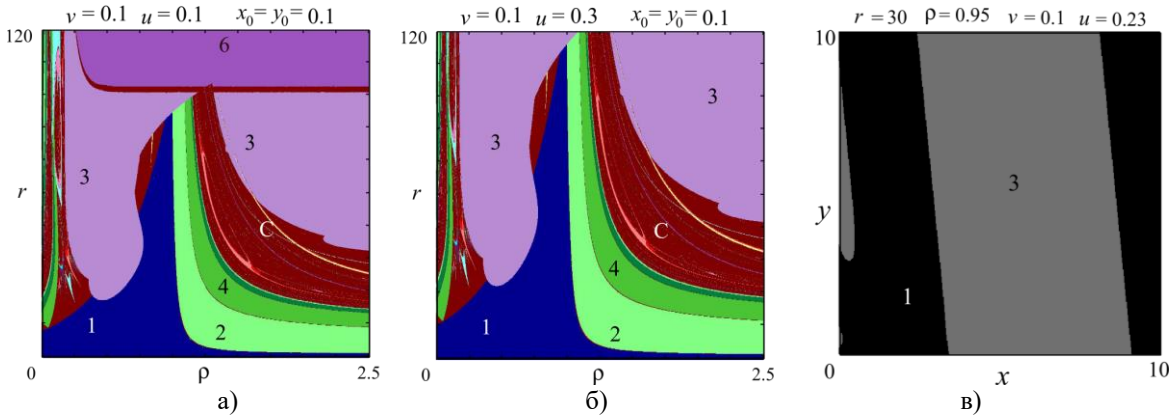

Рис. 3. а) и б) – карты динамических режимов при различных значениях величины изъятия; в) – бассейны притяжения стационарного состояния и 3-цикла. Цифры соответствуют длинам наблюдаемых циклов, *C* – хаотическая динамика.

Приведенные на рисунке 3 карты динамических режимов для фиксированного начального условия при различных значениях доли изъятия демонстрируют, что в параметрическом пространстве параллельно существуют устойчивое равновесие и 3-цикл, а также режимы, возникающие в ходе их эволюции. Следует отметить, что 3-цикл рождается в результате касательной бифуркации [21]. Как видно, с ростом параметра u цикл длины 3 и его бифуркации возникают при более высоких значениях репродуктивного потенциала (рис. 3). Дополнительно на рисунке 3 представлены бассейны притяжения сосуществующих режимов при значениях параметров из области мультистабильности. Приведенный бассейн притяжения отражает ключевые особенности структуры фазового пространства модели (3) в области сосуществования стационарного состояния и 3-цикла. Отметим, что с ростом величины изъятия устойчивое равновесие стремится захватить все фазовое пространство.

РЕЖИМЫ ДИНАМИКИ МОДЕЛИ, КОГДА ПРОМЫСЕЛ С ПОСТОЯННОЙ ДОЛЕЙ ИЗЪЯТИЯ РЕАЛИЗУЕТСЯ ИЗ СТАРШЕЙ ВОЗРАСТНОЙ ГРУППЫ

Промысел взрослой части популяции достаточно часто встречается при коммерческом рыболовстве. Многие виды пелагических (минтай, сельдь, сардина, сайра и т.п.) и проходных (горбуша, кета и др.) рыб промышляются во время нереста, то есть вылавливаются только половозрелые особи. Это обстоятельство необходимо учитывать при управлении промыслом [7, 47].

Добыча охотничье-промысловых видов животных, как правило, не избирательна, так на территории Российской Федерации в определенные сроки разрешена охота на все половозрастные группы оленя благородного, оленя пятнистого, косулю сибирскую,

кабана и других копытных [48]. Однако в последнее время все большую популярность приобретает трофейная охота, когда с целью получения дериватов добываются звери с мощными рогами, клыками, черепами, и в результате неизбирательный промысел становится избирательным, особенно с учетом браконьерского лова [49].

В рамках данного исследования подобной избирательности промысла соответствует добыча половозрелых особей, при этом предполагается, что количество изъятых особей пропорционально численности зрелой части популяции. Здесь выделяются два варианта сбора урожая – «до размножения» и «после размножения». Следует отметить, что подробное исследование влияния времени реализации промысла на однородную популяцию было проведено в работе [50]. Однако полного исследования и сравнения влияния изъятия «до» и «после сезона размножения» на структурированную популяцию с учетом возникающей мультистабильности, описывающей возможность смены динамического режима, до сих пор проведено не было. Уравнения динамики, соответствующие обеим ситуациям в случае изъятия взрослых особей, представлены в таблице 1.

Таблица 1. Системы уравнений и их неподвижные точки для случаев изъятия «после» и «до размножения»

Промысел «после размножения»	Промысел «до размножения»
Уравнения динамики	
$\begin{cases} x_{n+1} = a \cdot y_n \cdot \exp(-\alpha \cdot x_n - \beta \cdot y_n), \\ y_{n+1} = (s \cdot x_n + v \cdot y_n)(1-u) \end{cases}$ (6)	$\begin{cases} x_{n+1} = a \cdot y_n \cdot \exp(-\alpha \cdot x_n - \beta \cdot y_n(1-u))(1-u) \\ y_{n+1} = s \cdot x_n + v \cdot y_n(1-u) \end{cases}$ (7)
Замена переменных sβx→x и βy→y и параметров r = as, ρ = α/(sβ), сводит модель к виду	
$\begin{cases} x_{n+1} = r \cdot y_n \cdot \exp(-\rho \cdot x_n - y_n) \\ y_{n+1} = (x_n + v \cdot y_n)(1-u) \end{cases}$	$\begin{cases} x_{n+1} = r \cdot y_n \cdot \exp(-\rho \cdot x_n - y_n(1-u))(1-u) \\ y_{n+1} = x_n + v \cdot y_n(1-u) \end{cases}$
Система имеет единственную нетривиальную неподвижную точку	
$\bar{x} = \frac{1-v+uv}{\rho - v\rho + \rho vu + 1 - u} \ln \frac{r(1-u)}{1-v+uv}$ $\bar{y} = \frac{1-u}{\rho - v\rho + \rho vu + 1 - u} \ln \frac{r(1-u)}{1-v+uv}$	$\bar{x} = \frac{1-v+uv}{\rho - v\rho + \rho vu + 1 - u} \ln \frac{r(1-u)}{1-v+uv}$, $\bar{y} = \frac{1}{\rho - v\rho + \rho vu + 1 - u} \ln \frac{r(1-u)}{1-v+uv}$.

Графики равновесных численностей для фиксированных значений параметров представлены на рисунке 4. Как видно, стационарные численности младшего возрастного класса в моделях (6) и (7) совпадают, и, следовательно, для обеих систем справедливо, что рост величины изъятия приводит к увеличению равновесной численности младшего возрастного класса до тех пор, пока выполняется неравенство

$$r \le \frac{1-v-uv}{1-u} \exp\left(1 + \frac{\rho(1-v+uv)}{1-u}\right). \tag{8}$$

Отметим, что такой рост возможен только при условии существования точки экстремума, т.е. при $r > (1-v)\exp(\rho(1-v)+1)$. Решение неравенства (8) для конкретных значений демографических параметров позволяет определить долю изъятия, превышение которой приведет к уменьшению стационарной численности молоди.

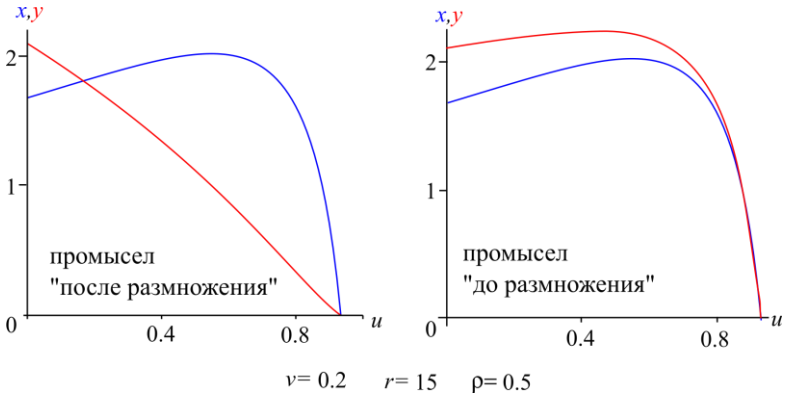

Рис. 4. Зависимость стационарных численностей систем (6) и (7) от величины изъятия.

Стационарные численности старшего класса в моделях (6) и (7) отличаются. При этом видно, что при плотностной регуляции рождаемости изъятие перед сезоном размножения позволяет поддерживать стационарную численность старшей возрастной группы популяции на более высоком уровне и, соответственно, иметь больше добычи. Равновесная численность старшего возрастного класса модели (6), соответствующей случаю добычи «после размножения», монотонно убывает с ростом величины доли изъятия. А для системы (7) при $r > (1 - v)\exp((\rho(1 - v) + 1) / (\rho v + v - \rho v^2 - 1))$ с ростом значений параметра u стационарная численность старшего возрастного класса монотонно растет, когда выполняется условие:

$$r \le \frac{1-v-uv}{1-u}\exp\left(\frac{\rho(1-v+uv)+1-u}{(1-u)(1-v+vu)(\rho v-1)}\right). \tag{9}$$

Следовательно, решение неравенства (9) дает возможность оценить верхнее значение параметра u, при переходе через которое в случае изъятия «до сезона размножения», стационарная численность старшего класса начнет снижаться.

По графикам на рисунке 4 видно, что существует пороговое значение параметра u, при превышении которого популяция вымирает. Оно зависит от параметров r и v и определяется по формуле $u = 1 - 1 / (r + v)$, которая отражает, что чем выше рождаемость и продолжительность жизни, тем больше взрослых особей можно изъять без угрозы исчезновения вида. С другой стороны, нужно понимать, что перелов приводит к вырождению не сразу, популяция может замереть в некотором стабильном состоянии, когда рождаемость перекрывает смертность, но практически не дает прироста. В такой ситуации вариация демографических параметров в силу изменчивости внешних факторов может привести к катастрофическим последствиям. Например, для сельди дальневосточных морей существует нижний порог уровня численности производителей, при переходе через который наступает угнетенное состояние популяции, сопровождающееся снижением продолжительности жизни особей. В таком состоянии популяция может существовать долгие годы, и ее восстановление, если оно возможно, наступает после многократной смены поколений [51].

Исследование на устойчивость моделей (6) и (7) дает идентичные результаты, поскольку границы областей устойчивости неподвижных точек обеих систем совпадают и имеют вид:

$$\lambda = 1,\ r = \frac{1-v+uv}{1-u}, \tag{10}$$

$$\lambda = -1,\ r = \frac{1-v+uv}{1-u}\exp\left(\frac{2v\cdot(\rho-\rho v+\rho vu+1-u)(1-u)}{(\rho+\rho v-1+u-\rho vu)(1-v+uv)}\right), \tag{11}$$

$$q=1,\ r=\frac{1-v+uv}{1-u}\exp\left(\frac{(2-v+uv)(\rho-\rho v+\rho uv+1-u)}{(1-v+uv)(1-\rho v)(1-u)}\right). \qquad (12)$$

Границы (11) и (12) пересекаются в точке

$$\left(\rho=\rho^*=\frac{2+v+2u-2uv+vu^2}{v^2u^2-2v^2u-vu+v^2+v+2},\ r=e^{\frac{4}{1-v+vu}}\frac{1-v+uv}{1-u}\right),$$

которая всегда существует. Следует отметить, что с ростом u значение ординаты точки пересечения монотонно увеличивается, а абсциссы ρ^* уменьшается (рис. 6). Следовательно, если $\rho<\rho^*$, тогда потеря устойчивости происходит по сценарию Неймарка–Сакера, если $\rho>\rho^*$ по сценарию Фейгенбаума. При этом если $0\le\rho\le(3+u^2)/(4-3u+u^2)$ потеря устойчивости стационарных точек всегда сопровождается образованием инвариантной кривой, а если $\rho\ge 1+u$ каскадом бифуркаций удвоения периода. В отличие от случая, когда избирательный промысел реализуется из младшего возрастного класса, здесь сценарий потери устойчивости зависит от величины изъятия, поэтому рассмотрим срезы области устойчивости в плоскости параметров (u, r) (рис. 5).

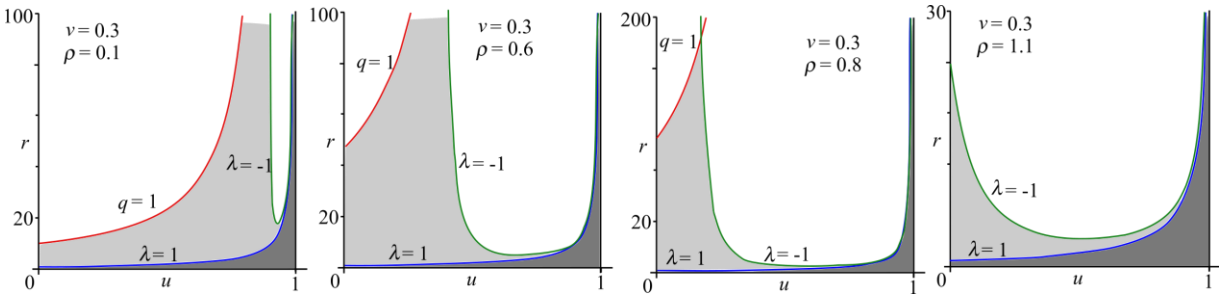

Рис. 5. Область устойчивости нетривиальных решений систем (6) и (7) в плоскости параметров (u, r) (светло-серая область) при различных значениях параметра, характеризующего интенсивность конкурентных взаимоотношений. Область, выделенная темно-серым цветом, соответствует области устойчивости тривиального решения.

Как видно, рост доли изъятия приводит к немонотонному изменению области устойчивости. В частности, в диапазоне $u<u^*(\rho,v)$, где $u^*(\rho,v)$ – абсцисса точки пересечения кривых (11) и (12)) чем больше u, тем при более высоких значениях репродуктивного потенциала особей происходит потеря устойчивости, которая реализуется по сценарию Неймарка–Сакера. Если $u>u^*(\rho,v)$, то диапазон значений параметра r, при которых популяция развивается устойчиво, существенно сужается, при этом в зоне неустойчивости наблюдаются двухгодичные колебания. Потеря устойчивости нетривиального равновесия происходит только по сценарию Фейгенбауму при любом u, если $\rho>(2+v)/(v^2+v+2)$ (данное условие получено на основе решения неравенства $\rho>\rho^*(u=0)$). В целом при фиксированных демографических параметрах, когда популяция демонстрирует нерегулярную динамику, последовательное увеличение доли изъятия может привести к стабилизации, далее к двухгодичным колебаниям и, в конце концов, к вырождению (рис. 5).

Рассмотрим изменения области устойчивости системы для случая, когда добываются только взрослые особи, в плоскости параметров (r, ρ) (рис. 6). Как видно, рост значений доли промыслового изъятия и коэффициента выживаемости старшего возрастного класса приводит к расширению области устойчивости и сужает диапазон значений ρ, при которых потеря устойчивости происходит по сценарию Неймарка–Сакера.

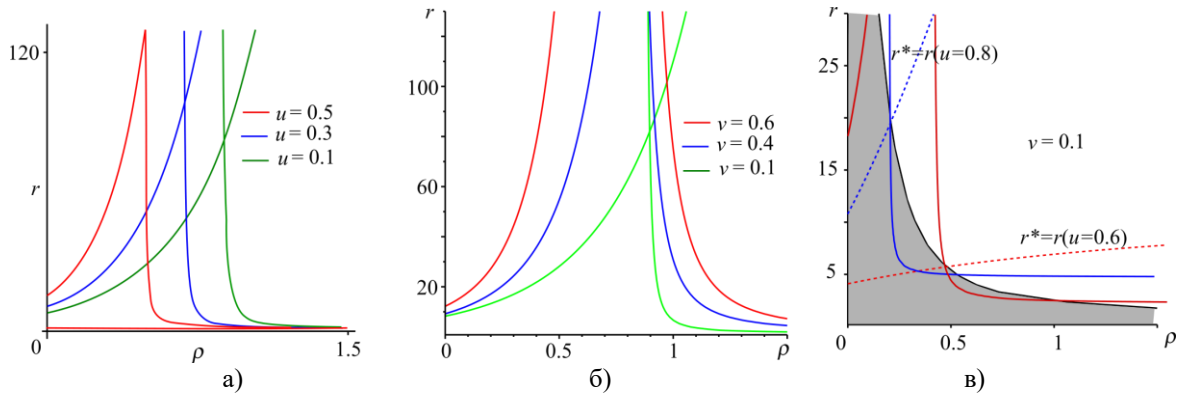

Рис. 6. а) и б) – область устойчивости стационарных точек; в) – область устойчивости при максимальном устойчивом урожае.

На рисунке 6 в представлена область устойчивости систем (6) и(7) при максимальном устойчивом урожае, т.е. когда выполняется условие

$$r^* = r(u) = \frac{1-v-uv}{1-u} \cdot e^{\frac{u(\rho(uv-v+1)+1-v)}{(1-u)(uv-v+1)(1+\rho(1-v))}}. \qquad (13)$$

Дополнительно на рисунок 6 в нанесены параметрические портреты для разных значений параметра u и соответствующие им графики $r = r^*$. Как и в предыдущем случае, часть кривой $r = r^*$, лежащая внутри области устойчивости стационарного решения, задает область устойчивости равновесной численности популяции при промысле, дающем максимальный равновесный урожай. При этом потеря устойчивости может произойти только по сценарию Фейгенбаума, т.е. возникают двухгодичные колебания.

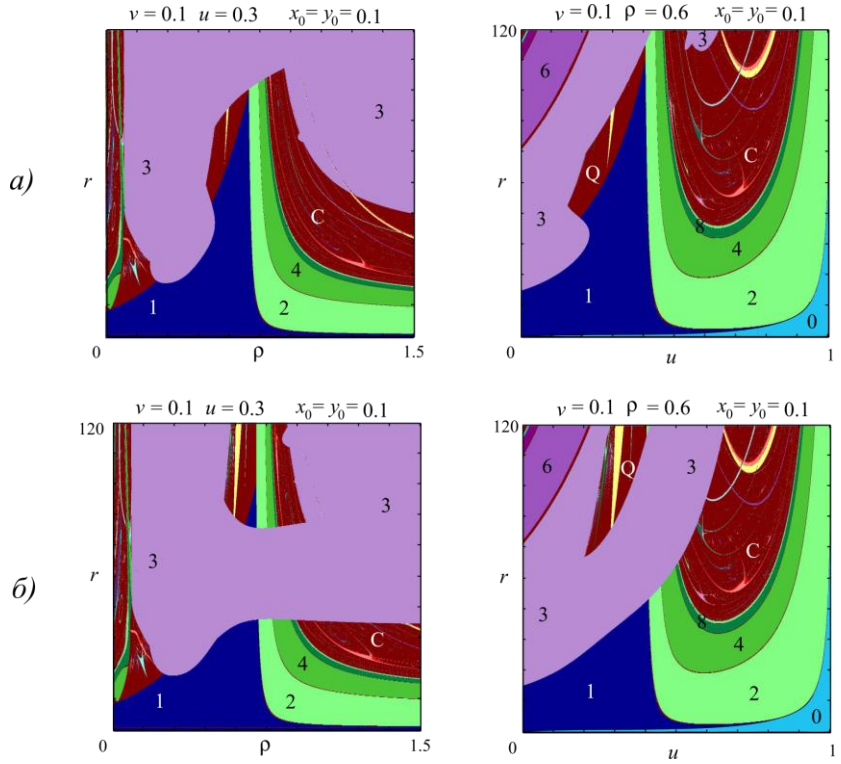

Рис. 7. Карты динамических режимов в плоскостях параметров (r, ρ) и (r, u) для случаев, когда изъятие реализуется: а) – после и б) – до сезона размножения. Цифры соответствуют длинам наблюдаемых циклов, C – хаотическая динамика, 0 – популяция вырождается.

На рисунке 7 представлены карты динамических режимов для фиксированного начального условия в плоскостях параметров (r, ρ) и (r, u) для случаев, когда изъятие реализуется «до» и «после сезона размножения». Увеличение доли изъятия может привести к следующей цепочке изменений динамики: «нерегулярные колебания – трехгодичные колебания – устойчивое равновесие – двухгодичные колебания – вырождение». При этом в зависимости от времени изъятия половозрелых особей, при одной и той же интенсивности могут наблюдаться различные динамические режимы, что обусловлено мультирежимностью [52]. Таким образом, данные системы имеют идентичные области устойчивости, однако структура фазового пространства у них отличается (рис. 8).

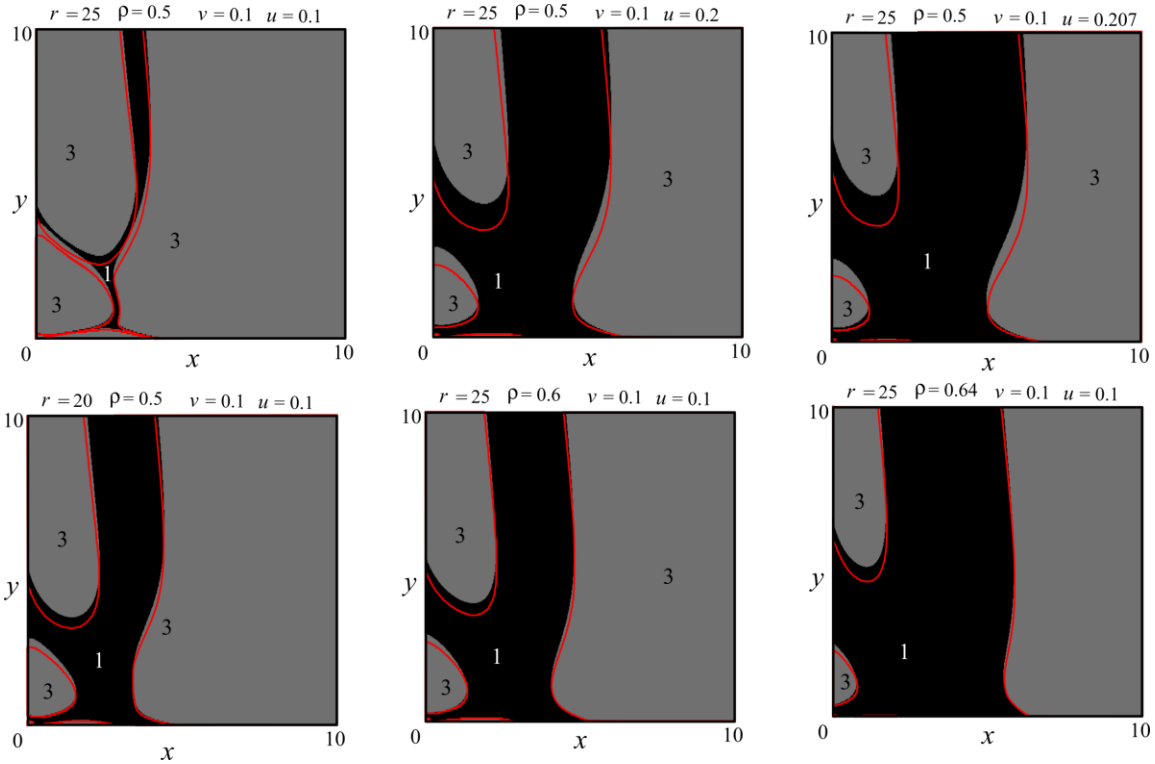

Рис. 8. Сравнение бассейнов притяжения динамических режимов при различном времени сбора урожая. Линиями красного цвета выделены границы бассейна притяжения устойчивого равновесия для случая, когда изъятие реализуется после сезона размножения.

Как видно из рисунка 8, бассейны притяжения равновесного состояния представляют собой единую область сложной формы. При этом с ростом величины изъятия фазовое пространство системы приобретает однородность относительно режима динамики, соответствующего равновесию – бассейн притяжения стационарного состояния расширяется. Аналогичные изменения фазового пространства вызывает рост параметра, характеризующего конкурентные взаимодействия между возрастными классами. Увеличение репродуктивных возможностей особей ведет к расширению бассейна притяжения трехгодичных колебаний.

Для случая, когда изъятие реализуется «после сезона размножения», наблюдается явное смещение бассейна притяжения устойчивого равновесия вдоль оси ординат вниз. Следовательно, для значений демографических параметров, стабилизирующих динамику, смена времени изъятия может приводить к возникновению трехгодичных колебаний. При этом возможна и обратная ситуация, когда будет наблюдаться переход от колебаний к стабилизации.

Исходя из того, что в данной модели при одних и тех же значениях демографических параметров и доли промыслового изъятия в зависимости от

начального условия (или же значений текущей численности) могут наблюдаться либо стационарная динамика, либо трехгодичные колебания, возникает необходимость разработки стратегии добычи. Следует отметить, что данный вопрос по большей части относится к области экономических задач, когда в зависимости от затрат на организацию изъятия, а также спроса на добычу реализуется промысел. В зависимости от этих аспектов и особенностей биологического вида эксплуатируемых популяций, выбирается либо стационарный, либо периодический промысел [38].

В работах [53, 54] исследовалась задача оптимизации промысловых изъятий из популяций, численность которых лимитируется циклически изменяющимися факторами среды. Как оказалось, экономически более выгодной является эксплуатация популяций, находящихся в более стабильных условиях, поскольку увеличение колебаний факторов внешней среды раскачивает колебания численности популяции и приводит к снижению оптимально возможного изъятия. Стохастическое влияние среды на развитие популяции, особенно в раннем онтогенезе, приводит к случайной динамике и интенсивности промысла. При этом оказывается, что можно найти постоянный режим промысла, по эффективности близкий к оптимальному [12]. Однако в случае постоянного колебания факторов внешней среды оптимальная стратегия эксплуатации природных популяций должна предусматривать чередование периодов времени с различной интенсивностью промысла: лет оптимально возможной интенсивности с годами практически полного отсутствия изъятия [53, 54].

В рамках данного исследования при условии, что эксплуатируемая популяция устойчива, возникновение флуктуаций является результатом процессов саморегуляции и вариации численности, и, следовательно, переход к стационарной стратегии изъятия возможен путем смены колебательного режима динамики. Здесь наиболее очевидным механизмом является изменение текущей численности таким образом, чтобы она попадала в бассейн притяжения интересующей нас динамики. На рисунке 8 видно, что в случае трехгодичных колебаний смещение текущих численностей в бассейн притяжения устойчивого равновесия возможно путем уменьшения численности одного из возрастных классов. На рисунке 9 для модели (6) при значениях параметров $r = 25$, $\rho = 0.5$, $v = 0.1$, $u = 0.1$ показано, что одномоментное уменьшение численности старшего возрастного класса (в дополнение к ежегодному изъятию) при установившемся 3-цикле, приводит к смене динамического режима. Динамика, близкая к стационарной (наблюдаются колебания с очень малой амплитудой), устанавливается в течение нескольких лет.

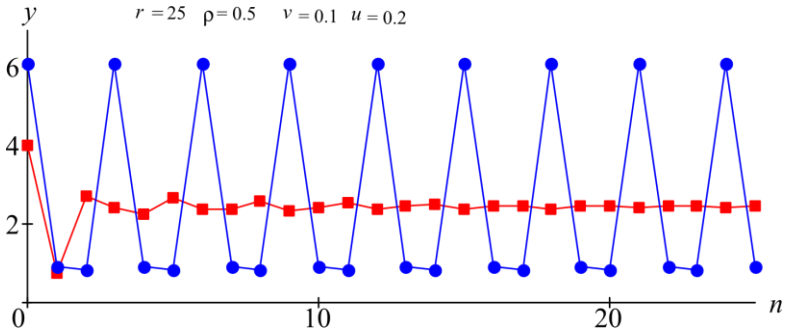

Рис. 9. Смена установившегося динамического режима при изменении текущей численности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследовано влияние избирательности изъятия на динамику численности структурированной популяции с плотностной регуляцией рождаемости. Показано, что независимо от того, какой возрастной класс эксплуатируется, рост интенсивности промыслового изъятия, 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. Следовательно, возникают определенные сложности при прогнозировании популяционной динамики, поскольку изъятие может сместить текущую численность из одного бассейна в другой и привести к существенным изменениям численности. Показано, что при установившихся трехгодичных колебаниях изменение текущей численности (таким образом, чтобы она попадала в бассейн притяжения равновесного состояния) достаточно быстро стабилизирует динамику.

Показано, что при избирательном промысле молоди способ потери устойчивости не зависит от величины изъятия и полностью определяется интенсивностью конкурентных взаимоотношений между возрастными классами. В свою очередь, доля изъятия, дающая максимальный устойчивый урожай, не зависит от интенсивности конкурентных взаимодействий между возрастными классами, значение которого оказывает влияние на стационарные численности, и, как следствие, на размеры области устойчивости, особенно при невысоких значениях репродуктивного потенциала. Отметим, что максимально возможный устойчивый урожай устойчив в существенно большей области параметрического пространства, когда добывается часть молоди, нежели когда изъятие ведется из старшего класса, что, скорее всего, обусловлено особенностями процессов саморегуляции.

В случае избирательного промысла взрослых особей рост доли изъятия способен привести к увеличению стационарной численности популяции. Показано, что структура фазовых пространств, соответствующих моделям динамики численности популяции при изъятии из старшего возрастного класса «после» и «до сезона размножения», отличается. В частности, смена времени сбора урожая при высоких текущих численностях старшего возрастного класса, может приводить к возникновению трехгодичных колебаний, в то время как для малых численностей наблюдается переход от нерегулярной к стационарной динамике. При этом изъятие «до сезона размножения» позволяет поддерживать стационарную численность старшей группы популяции на более высоком уровне и, соответственно, иметь больше добычи. Показано, что увеличение доли изъятия может привести к следующей цепочке изменений динамики: «нерегулярные колебания – трехгодичные колебания – устойчивое равновесие – двухгодичные колебания – вырождение». При этом увеличение конкуренции в эксплуатируемой популяции между возрастными классами в силу высокой численности молоди приводит к двухгодичным колебаниям.

Исследования проведены при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 15-31-50154, №15-29-02658 офи_м).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Мейснер В.И. Методы регулирования рыбного промысла и принципы рационального рыбного хозяйства. *Рыбное хозяйство*. 1923. № 4. С. 3–28.
2. Beverton R.J.H. *On the dynamics of exploited fish populations. On the Dynamics of Exploited Fish Populations*. London: H.M. Stationery Off., 1957. 533 p. (Great Britain. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food. Fishery investigations, Series 2; v. 19).
3. Beddington J.R., Taylor D.B. Optimal age specific harvesting of a population. *Biometrics*. 1973. V. 29. P. 801–809.
4. Колли Г. *Анализ популяций позвоночных*. М.: Мир, 1979. 362 с.
5. Berryman A.A. *Principles of population dynamics and their application*. Cheltenham, U.K.: Stanley Thornes, 1999. 243 p.

6. 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.
7. Clark C.W. *Mathematical bioeconomics. The Mathematics of conservation*. New Jersey: J. Wiley and Sons Publ., 2010.
8. 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.
9. Milner J.M., Bonenfant C., Mysterud A. Hunting Bambi-evaluating the basis for selective harvesting of juveniles. *European Journal of Wildlife Research*. 2011. V. 57. No. 3. P. 565–574. doi: 10.1007/s10344-010-0466-x.
10. 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.
11. Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. Модельный анализ последствий оптимального промысла для эволюции двухвозрастной популяции. *Информатика и системы управления*. 2014. № 2 (40). С. 12–21.
12. 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.
13. Абакумов А.И. *Управление и оптимизация в моделях эксплуатируемых популяций*. Владивосток: Дальнаука, 1993. 129 с.
14. Mazalov V.V., Rettieva A.N. A fishery game model with migration: reserved territory approach. *Mathematics, Game Theory and Algebra Compendium*. 2009. V. 1. P. 283–299.
15. Abakumov A.I., Il'in O.I., Ivanko N.S. Game problems of harvesting in a biological community. *Automation and Remote Control. Mathematical Game Theory and Applications*. 2016. V. 77. No. 4. P. 697–707. doi: 10.1134/S0005117916040135.
16. 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.
17. Murphy M.D., Crabtree R.E. Changes in the age structure of nearshore adult red drum off west-central Florida related to recruitment and fishing mortality. *North American Journal of Fisheries Management*. 2001. V. 21. No. 3. P. 671–678. doi: 10.1577/1548-8675(2001)021<0671:CITASO>2.0.CO;2.
18. Marboutin E., Bray Y., Péroux R., Mauvy B., Lartiges A. Population dynamics in European hare: breeding parameters and sustainable harvest rates. *Journal of Applied Ecology*. 2003. V. 40. No. 3. P. 580–591.
19. Ревуцкая О.Л., Фрисман Е.Я. Влияние равновесного промысла на сценарии развития двухвозрастной популяции. *Информатика и системы управления*. 2017. № 3 (53). С. 36–48.
20. Wikström A., Ripa J., Jonzén N. The role of harvesting in age-structured populations: disentangling dynamic and age truncation effects. *Theoretical population biology*. 2012. V. 82. No. 4. P. 348–354. doi: 10.1016/j.tpb.2011.12.008.
21. Неверова Г.П., Абакумов А.И., Фрисман Е.Я Влияние промыслового изъятия на режимы динамики лимитированной популяции: результаты моделирования и численного исследования. *Математическая биология и биоинформатика*. 2016. Т. 11. № 1. С. 1–13. doi: 10.17537/2016.11.1.
22. Скалецкая Е.И., Фрисман Е.Я., Шапиро А.П. *Дискретные модели динамики численности популяций и оптимизация промысла*. М.: Наука, 1979. 165 с.

23. Srinivasu P.D.N., Ismail S., Naidu C.R. Global dynamics and controllability of a harvested prey-predator system. *Journal of Biological Systems*. 2001. V. 9. No. 01. P. 67–79. doi: 10.1016/j.nahs.2006.03.002.
24. Braumann C.A. Variable effort harvesting models in random environments: generalization to density-dependent noise intensities. *Mathematical biosciences*. 2002. V. 177. P. 229–245. doi: 10.1016/S0025-5564(01)00110-9.
25. Revutskaya O., Frisman E. Instability of the Exploited Population with a Simple Age Structure. In: *Proceedings of Sixth Biennial Meeting International Congress on Environmental Modelling and Software. Managing Resources of a Limited Planet*. 2012.
26. Larkin P.A. An epitaph for the concept of maximum sustained yield. *Transactions of the American fisheries society*. 1977. V. 106. No. 1. P. 1–11.
27. Hilborn R. Do principles for conservation help managers? *Ecological Applications*. 1996. V. 6. No. 2. P. 364–365. doi: 10.2307/2269371.
28. Hilborn R., Mangel M. *The ecological detective: confronting models with data*. V. 28. Princeton University Press, 1997. 315 p.
29. Ludwig D., Hilborn R., Walters C. Uncertainty, resource exploitation, and conservation: lessons from history. *Ecological Applications*. 1993. V. 3. No. 4. P. 547–549.
30. Finley C. *All the fish in the sea: maximum sustainable yield and the failure of fisheries management*. University of Chicago Press, 2011. 224 p.
31. Brauer F., Soudack A.C. Stability regions and transition phenomena for harvested predator-prey systems. *Journal of Mathematical Biology*. 1979. V. 7. No. 4. P. 319–337. doi: 10.1007/BF00275152.
32. Brauer F., Soudack A. C. Stability regions in predator-prey systems with constant-rate prey harvesting. *Journal of Mathematical Biology*. 1979. V. 8. No. 1. P. 55–71. doi: 10.1007/BF00280586.
33. Fryxell J.M., Packer C., McCann K., Solberg E.J., Sæther B.E.. Resource management cycles and the sustainability of harvested wildlife populations. *Science*. 2010. V. 328. No. 5980. P. 903–906. doi: 10.1126/science.1185802.
34. Anita S. *Analysis and control of age-dependent population dynamics*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2000. 200 p.
35. Frisman E.Y., Neverova G.P., Kulakov M.P. Change of dynamic regimes in the population of species with short life cycles: Results of an analytical and numerical study. *Ecological Complexity*. 2016. V. 27. P. 2–11. doi: 10.1016/j.ecocom.2016.02.001.
36. Neverova G.P., Yarovenko I.P., Frisman E.Y. Dynamics of populations with delayed density dependent birth rate regulation. *Ecological Modelling*. 2016. V. 340. No. 24. P. 64–73. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2016.09.005.
37. 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.
38. 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.
39. Фрисман Е.Я., Неверова Г.П., Ревуцкая О.Л., Кулаков М.П. Режимы динамики модели двухвозрастной популяции. *Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика*. 2010. Т. 18. № 2. С. 111–130.
40. 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.

41. Светочев В.Н., Прищемихин В.Ф. Современное состояние промысла гренландского тюленя (*Phoca groenlandica*) беломорской популяции и его перспективы. *Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства*. 2007. № 1. С. 383–384.
42. *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).
43. Скалецкая Е.И., Фрисман Е.Я. Стохастическая модель динамики численности популяции Северного морского котика. В: *Математическое моделирование в популяционных исследованиях.* Владивосток: ИАПУ ДВО РАН СССР, 1990. С. 75–80.
44. Монахов В. Г. Избирательность промысла соболя в Северном Зауралье В: *Количественные методы в экологии позвоночных*. Свердловск, 1983. С. 29–37.
45. Асиновский А.И. *Принципы отстрела кабана как средство сохранения вида*. URL: http://www.rors.ru/ru/activity/trofei/selekcia/ (дата обращения: 15.06.2017).
46. Кузнецов А.П., Седова Ю.В. Бифуркации трехмерных и четырехмерных отображений: универсальные свойства. *Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика*. 2012. Т. 20. № 5. С. 26–43.
47. Абакумов А.И., Бочаров Л.Н., Каредин Е.П., Решетняк Т.М. Модельный анализ и ожидаемые результаты оптимизации многовидовых промыслов прикамчатских вод. *Вопросы рыболовства*. 2007. Т. 8. № 1(29). С. 93–109.
48. *Правила охоты 2017 в России – Изменения в Правилах Охоты РФ*. URL: http://www.nexplorer.ru/pravila_ohoty.html (дата обращения: 15.06.2017).
49. Данилкин А.А. *Биологические основы охотничьего трофейного дела*. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010.
50. Cid B., Hilker F. M., Liz E. Harvest timing and its population dynamic consequences in a discrete single-species model. *Mathematical biosciences*. 2014. V. 248. P. 78–87. doi: 10.1016/j.mbs.2013.12.003.
51. Науменко Н.И. *Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока*: дис. ... доктора биологических наук. 2000.
52. 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.
53. Ашихмина Е.В., Израильский Ю.Г., Фрисман Е.Я. Оптимизации промысла популяций, описываемых уравнением Риккера, при циклическом изменении имитирующих рост численности факторов среды. *Дальневосточный математический журнал*. 2003. Т. 4. № 1. С. 127–133.
54. Ашихмина Е.В., Израильский Ю.Г. Оптимизации промысла популяций при циклическом изменении лимитирующих рост численности факторов среды. *Информатика и системы управления*. 2009. № 2. С. 11–18.

Рукопись поступила в редакцию 18.07.2017.
Дата опубликования 09.10.2017.