

Моделирование динамики структурированной популяции при различных репродуктивных сценариях для самцов и самок

Бондрова О.В.^{*1,2}, Жданова О.Л.^{2}, Фрисман Е.Я.^{***3}**

¹*Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, Россия*

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

³*Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан, Россия*

Аннотация. Изучение механизмов, определяющих особенности динамики численности и популяционной структуры, представляет собой важную задачу как для оценки перспектив существования биологических видов и сообществ в изменяющихся условиях среды, так и для разработки оптимальных стратегий эксплуатации природных ресурсов. В работе предложена модель популяции, включающей четыре половозрастные группы. Дополнительное уравнение вводится для описания ситуации, типичной для промысловых видов (например, ластоногих и копытных): самцы, достигнув половой зрелости, в течение нескольких сезонов не участвуют в размножении, поскольку не способны конкурировать за самок с более старшими и крупными репродуктивными самцами. Введение этой группы позволяет, во-первых, более детально описать жизненный цикл (учесть снижение выживаемости при переходе в репродуктивную группу вследствие конкурентной борьбы за гаремы). Во-вторых, такая модель удобна для исследования избирательного промысла, при котором изымаются особи, не участвующие в размножении, что часто практикуется для сохранения репродуктивного потенциала популяции.

Проведено аналитическое и численное исследование предложенной четырёхкомпонентной модели с сезонным размножением и зависимостью рождаемости от соотношения полов. Дополнительно проанализировано влияние внутривидовых параметров на средний размер гарема и его продукцию. Показано, что потеря устойчивости нетривиального равновесия в области биологически содержательных параметров происходит только через бифуркацию Неймарка – Сакера, приводя к квазипериодическим колебаниям. Флуктуации численности возникают при высоких значениях коэффициента рождаемости, что типично для видов с многоплодной беременностью (напр., кабанов). У видов с одноплодной беременностью и одним сезоном размножения (северный морской котик, большинство ластоногих) коэффициент рождаемости не превышает единицы, поэтому нетривиальное равновесие устойчиво, а наблюдаемые флуктуации численности могут быть связаны с внешними факторами: изменением условий внешней среды, кормовой базы или промыслом.

Ключевые слова: математическое моделирование, дискретное время, половая и возрастная структура, плотностно-зависимая регуляция, бифуркация, динамические режимы

^{*}bondrova.ov@dvfu.ru

^{**}axanka@iacp.dvo.ru

^{***}frisman@mail.ru

ВВЕДЕНИЕ

Изучение механизмов, определяющих особенности динамики численности и популяционной структуры, представляет собой важную задачу как для оценки перспектив существования биологических видов и сообществ в изменяющихся условиях среды, так и для разработки оптимальных стратегий эксплуатации природных ресурсов. Проблема сохранения и рационального использования популяций промысловых видов сохраняет свою актуальность на протяжении десятилетий.

Теория оптимального промысла, согласно которой максимально возможный равновесный урожай достигается при условии гарантированного сохранения популяции, была сформулирована достаточно давно [1, 2] и впоследствии получила существенное развитие [3–9]. Тем не менее, даже при соблюдении принципов оптимальной эксплуатации численность многих популяций демонстрировала значительное снижение. Более того, практика показывает, что полная отмена промысла не всегда приводит к восстановлению исходного состояния популяции [10–12]. Эти факты свидетельствуют о наличии нелинейных эффектов и скрытых механизмов, которые не учитываются в классических моделях оптимального промысла и требуют дополнительного исследования.

Изучению неочевидных эффектов промысла посвящено множество экспериментальных и теоретических работ. В частности, эволюционные изменения зафиксированы у многих видов, подвергающихся селективному изъятию [например, 13, 14]. Выборочный по размеру промысел, при котором преимущественно отбираются крупные особи, широко распространён как в морских, так и в наземных экосистемах. Эмпирические данные [13] предоставляют подтверждение того, что подобное преимущественное удаление более крупных особей негативно сказывается на демографии и экологии вида. При этом искусственный отбор действует в направлении, противоположном естественному, и его результат быстро проявляется в заметном уменьшении размеров особей [15], а также в ряде других, менее очевидных последствий. В качестве одного из, по-видимому, наиболее контринтуитивных признаков, на который влияет выборочный отбор по размеру, можно упомянуть качество потомства. Этот эффект демонстрируют как морские, так и наземные промысловые виды. Например, промысел атлантической атерины (*Menidia menidia*) привел к снижению скорости роста личинок, потребления пищи и эффективности пищеварения, а также уменьшению количества позвонков [11, 16]. Среди наземных животных в некоторых популяциях копытных, на которых ведется избирательная охота по полу, наблюдается снижение веса потомства. У лося (*Alces alces*) и северного оленя (*Rangifer tarandus*) может наблюдаться снижение веса потомства, когда самки вынуждены спариваться с молодыми самцами, т.к. в результате охоты снижается количество более старых производителей. У медведей гризли (*Ursus arctos*) и африканских львов (*Panthera leo*), на крупных и социально доминирующих самцов также выборочно охотятся в качестве трофеев, что имеет побочный эффект в виде снижения выживаемости молодых особей из-за усиления инфантицидного поведения менее доминирующих самцов [15, 17]. Кроме того, у долгоживущих видов с низким уровнем естественной смертности взрослых особей промысел может влиять на вклад половозрелых особей в воспроизводство. Ожидаемый вклад особи в рост популяции (репродуктивная ценность) изменяется с возрастом, поскольку молодые половозрелые особи имеют низкую репродуктивную ценность, а более старшие – высокую [18]. Естественно, что выборочный отбор старших половозрелых особей с самой высокой репродуктивной ценностью может привести к снижению темпов роста популяции. В связи с этим необходимо уточнение моделей, описывающих половозрастную структуру промысловых видов для более детального понимания возможных изменений динамики при вариации внутривидовых параметров в результате внешнего воздействия.

Для описания динамики популяций с возрастной структурой и стадийностью развития традиционно используют классические матричные модели Лесли – Лефковича [19, 20]. Однако эти модели изначально предполагают, что вклад в воспроизводство определяется только возрастной структурой самок, а численность самцов не лимитирует рост популяции. В связи с этим они требуют модификации для описания эволюции популяций с половым размножением и типом половой структуры, отличным от моногамии. В этом случае необходимо одновременно отслеживать формирование возрастной и половой структур, в явном виде учитывая асимметричность влияния полов на демографические и эволюционные процессы в популяции [21, 22]. Такая асимметрия может проявляться в различиях выживаемости, продолжительности жизни, возрастной структуры размножения, а также в зависимости репродуктивного успеха от численности и возрастного состава самцов, что особенно характерно для полигиничных видов.

Простейшая модель для описания популяции с половозрастной структурой является трёхкомпонентной; три рекуррентных уравнения с дискретным временем в такой модели описывают динамику численности основных половозрастных групп популяции: новорожденных особей (или потомства), самок и самцов возраста от года и старше. Эта модель, включающая всего три возрастные категории, позволяет, несмотря на свою простоту, сохранить ключевые черты реальных популяций: разделение полов, различие в их жизненных циклах и зависимость воспроизводства от соотношения полов. Исследование динамики трёхкомпонентной модели популяции с половозрастной структурой, позволило обнаружить ряд неочевидных динамических эффектов, связанных с существенным вкладом таких факторов, как вариация соотношения полов, неоднородная выживаемость самцов и самок [21, 23].

В данной работе мы проанализируем характер динамики математической модели популяции, состоящей из четырёх половозрастных групп. Введение дополнительного уравнения необходимо для описания ситуации, которая нередко встречается у промысловых видов, например, ластоногих и копытных. Самцы, достигая половой зрелости, не вступают в размножение в течение нескольких сезонов размножения, пока они не достигли достаточной физической силы для активной конкурентной борьбы за самок с более старшими и крупными репродуктивными самцами. Введение дополнительного уравнения для описания дорепродуктивной группы самцов позволяет достичь двух целей. Во-первых, более детально описать жизненный цикл рассматриваемых промысловых видов, в частности, учесть снижение выживаемости самцов при переходе в репродуктивную группу, связанную с активной конкурентной борьбой самцов за гаремы. Во-вторых, такое представление удобно для моделирования избирательного промысла, при котором из соображений сохранения репродуктивной производительности популяции изымаются особи, не принимающие участия в размножении.

УРАВНЕНИЯ ДИНАМИКИ

Жизненные циклы многих биологических видов имеют четко выраженную временную периодичность, как правило, приуроченную к сезонной периодичности климата земли. Подавляющее большинство таких видов имеют четко очерченный (часто весьма небольшой) период размножения, во время которого каждая локальная популяция представляет собой совокупность дискретных, не пересекающихся возрастных классов. Динамику таких видов естественно описывать, пользуясь дискретными динамическими системами.

Рассмотрим динамику численности популяции с сезонным характером размножения, которая может быть представлена совокупностью четырех половозрастных групп: P – численность новорожденных особей, F – численность самок одного года и старше, S – численность самцов одного года и старше, не участвующих

в размножении (дорепродуктивная группа самцов), M – численность самцов, участвующих в размножении (репродуктивная группа) и будем рассматривать их в качестве переменных модели. Все численности меняются год от года, т.е. играют роль переменных модели. За временной шаг моделирования естественно принять 1 год, т.к. за это время численности особей успевают измениться вследствие появления потомства, перехода особей из младших возрастов в старшие (с учетом выживания и естественной смертности особей).

Динамику численности выделенных половозрастных групп можно описать системой четырех рекуррентных уравнений

$$\begin{cases} P_{n+1} = k \cdot v_2 \cdot F_n \cdot M_n / (\rho \cdot F_n + M_n) \\ F_{n+1} = \delta(1 - \beta_1 P_n) P_n + v_2 \cdot F_n \\ S_{n+1} = (1 - \delta)(1 - \beta_2 P_n) P_n + (v_3 - \omega) \cdot S_n \\ M_{n+1} = \omega \cdot S_n + v_4 \cdot M_n \end{cases} \quad (1)$$

где n – номер сезона размножения, k – коэффициент рождаемости (равный произведению физиологической способности самки забеременеть и среднего количества детёнышей в одном помёте), ρ – это такое соотношение самцов и самок в популяции, при котором оплодотворенной оказывается только половина самок, δ – доля самок среди новорожденных, $1 - \beta_1 P_n$ и $1 - \beta_2 P_n$ – выживаемости ювенильных особей обоих полов определяется линейным лимитированием численности новорожденных, а v_2 , $(v_3 - \omega)$, v_4 – постоянные выживаемости самок, дорепродуктивной и репродуктивной группы самцов, соответственно; ω – доля самцов дорепродуктивной группы, пополняющих репродуктивную группу при переходе к следующему сезону размножения.

Рассматриваемая здесь модель (1) является обобщением модели динамики численности локальной популяции, предложенной в [24] для описания популяции северного морского котика. Стоит отметить, что в середине прошлого века этот вид стал уникальным объектом популяционных исследований. Высокая ценность меха и обширный ареал обитания привели к заключению четырёхсторонней международной Конвенции (между Канадой, Японией, СССР и США) по сохранению котиков северной части Тихого океана. В рамках Конвенции были организованы масштабные исследования биологии вида: ежегодно оценивалась численность половых и возрастных групп на каждом крупном лежбище, а также определялись условия и объем допустимой добычи. За почти 30 лет действия конвенции был накоплен уникальный массив данных по популяционной динамике. К настоящему времени объем дополнительной биологической информации значительно вырос, что позволило оценить применимость существующих моделей и методик оценки внутривидовых параметров, а также адаптировать их с учетом произошедших изменений в популяционных процессах. Данные, собранные сотрудниками ТИНРО-центра за 56 лет наблюдений за популяцией северного морского котика (*Callorhinus ursinus*) на о. Тюлений, и оценки основных параметров его жизненного цикла опубликованы в работах [25, 26]. Сложно найти другой пример популяции, для которой были бы проведены столь детальные и масштабные исследования, поэтому при интерпретации результатов данной модели мы будем в первую очередь ориентироваться на популяцию северного морского котика.

Предложенную здесь модель (1) можно использовать и для других видов с аналогичной половозрастной структурой и полигинией, в частности, для уже упомянутых ластоногих и копытных. Отметим, что для северного морского котика (типичного представителя ластоногих) характерен чётко выраженный сезон размножения, что обеспечивает дискретность поколений. Новорожденных самцов и

самок рождается примерно одинаковое количество [27, 28]; самки вступают в размножение в 3–4 – летнем возрасте; а самцы, хотя и достигают половой зрелости примерно в том же возрасте, что и самки, пополняют репродуктивную группировку только к семи годам, когда становятся в состоянии отвоёвывать территорию на гаремном лежбище и защищать собственный гарем. Кроме того, для большинства видов копытных, типичных представителей крупных наземных млекопитающих (таких как олени, лоси, косули, зубры, бизоны, бараны, козлы и антилопы), также характерен чётко выраженный сезон размножения, или гон, поэтому имеет место дискретность поколений. Исключением можно считать кабана, который в южных регионах с мягким климатом и при обилии кормов способен размножаться круглогодично или приносить два помёта за год, однако в умеренных широтах его жизненный цикл также остаётся преимущественно сезонным, с пиком рождений в марте-апреле. Среди новорожденных соотношение самцов и самок может отличаться от равного (1:1) [29, 30]. Так, например, у кабана в некоторых популяциях зафиксировано смещение в сторону самцов (1,3:1) [31]. Самки копытных вступают в размножение раньше самцов, как правило, в возрасте полутора-двух лет при условии достижения определённой массы тела. Самцы, хотя и достигают половой зрелости в том же возрасте, получают доступ к размножению значительно позже, к пяти-восемью годам, когда приобретают достаточную физическую силу и социальный статус для участия в турнирной борьбе за самок и формирования собственного гарема [32]. Это характерно, в частности, для оленей, включая благородного и пятнистого оленя, а также для крупного рогатого скота, в том числе диких быков, таких как зубры и бизоны. Кабаны достигают половой зрелости раньше: самки могут вступать в размножение уже в восемь-десять месяцев, тогда как самцы созревают только к восемнадцати-двадцати месяцам, а реальный доступ к размножению у молодых самцов ограничен старшими и более сильными конкурентами, поэтому они начинают участвовать в гоне обычно с трёх-четырёх лет. Кроме того, в брачный период кабан не формирует классический гарем, как олени, а присоединяется к матриархальному стаду самок, временно охраняя его от соперников. Что касается количества детёнышей, то одного за раз рожают ластоногие, большинство оленей, включая благородного оленя, лося и косулю, а также многие полорогие, такие как бараны, козлы и антилопы; двойни у них редки и составляют не более нескольких процентов от числа родов. Несколько детёнышей в помёте характерно для кабана, который в среднем приносит от четырёх до семи поросят (иногда до 12). Согласно современным исследованиям, средний размер помёта у кабана варьирует в зависимости от возраста самки: у молодых самок он составляет около 4 поросят, тогда как у взрослых может достигать 7 и более [33, 34].

Таким образом, вариация значений параметров модели (1), характеризующих рождаемость (k), соотношение полов среди новорожденных (δ), размер гарема (p), скорость пополнения репродуктивной группировки самцов более молодыми самцами (ω), позволяет описывать основные особенности жизненного цикла ластоногих и копытных.

Далее перейдём к исследованию предложенной модели (1); отметим, что исходная модель имеет 10 параметров, что довольно много для полного исследования. Однако с помощью следующей замены переменных $\beta_1 P_{n+1} = p_{n+1}$, $\beta_1 M_{n+1} = m_{n+1}$, $\beta_1 F_{n+1} = f_{n+1}$, $\beta_1 S_{n+1} = s_{n+1}$, $\beta_2/\beta_1 = b$ можно избавиться от параметров β_1, β_2 и с учетом сделанных предположений записать модель (1) в новых переменных – относительных численностях:

$$\begin{cases} p_{n+1} = \frac{k \cdot v_2 \cdot m_n \cdot f_n}{\rho \cdot f_n + m_n} \\ f_{n+1} = \delta(1 - p_n) p_n + v_2 \cdot f_n \\ s_{n+1} = (1 - \delta)(1 - b \cdot p_n) p_n + (v_3 - \omega) \cdot s_n \\ m_{n+1} = \omega \cdot s_n + v_4 \cdot m_n \end{cases} \quad (2)$$

Перечислим основные ограничения на параметры модели, связанные с их биологическим содержанием: $k > 0$, $b > 0$, $0 < \rho < 1$, $0 < \delta < 1$, $0 < \omega < 1$; $0 < v_i < 1$, где i изменяется от 2 до 4. Кроме того, отметим что:

- доля выживших самцов дорепродуктивной группы (включая тех, которые пополняют репродуктивную группу в текущем году): $v_3 + \omega < 1$;
- выживаемость самцов не превосходит выживаемости самок, следовательно, верно неравенство: $v_3 + \omega \leq v_2$.

Область допустимых значений модели

Поскольку в модели (2) используется линейное лимитирование выживаемости ювенильных особей, представляющее собой дискретный аналог [35–37] модели Ферхюльста [38], могут появляться отрицательные численности при $p > \min(1, 1/b)$. В связи с этим, на параметры исследуемой модели и ее начальные условия накладываются дополнительные условия, обеспечивающие неотрицательность и ограниченность решений. В частности, если $p_n > 1$ или $b \cdot p_n > 1$, то пополнение группы половозрелых самок или дорепродуктивной группы самцов окажется отрицательным. Отметим, что в этом случае гибель части соответствующей группы f или s можно связать с эффектом смертности части популяции из-за истощения ресурсов. Отметим, что при численном моделировании динамики модели (2), построении бифуркационных диаграмм и карт динамических режимов, отслеживалось выполнение условия неотрицательности модельных переменных; в случае нарушения этого условия для какой-либо из переменных, значение соответствующей переменной обнулялось.

Неподвижные точки модели (2) и их устойчивость

Система (2) имеет следующие стационарные решения:

- тривиальное $\{p = 0, f = 0, s = 0, m = 0\}$ и
- нетривиальные:

$$\begin{cases} p_{1,2} = -\frac{B \pm \sqrt{-4AC + B^2}}{2A} \\ f = \delta \left(1 + \frac{B \pm \sqrt{-4AC + B^2}}{2A} \right) / (1 - v_2) \\ s = (1 - \delta) \left(1 + b \frac{B \pm \sqrt{-4AC + B^2}}{2A} \right) / (1 - v_3 + \omega) \\ m = \omega(1 - \delta) \left(1 + b \frac{B \pm \sqrt{-4AC + B^2}}{2A} \right) / ((1 - v_3 + \omega)(1 - v_4)) \end{cases}, \quad (3)$$

где

$$A = kDv_2b\delta, B = \rho\delta Q + Db(1 - v_2) - kDv_2(b + 1), C = \rho\delta Q + D(1 - v_2) - kDv_2\delta, D = \omega \cdot (1 - \delta), \\ Q = (1 - v_4)(1 - v_3 + \omega).$$

Отметим, что в общем случае система (3) имеет два нетривиальных решения, при этом вопрос о корректности этих решений требует отдельного исследования.

Докажем следующее утверждение, касающееся биологически содержательного случая, когда плотностное лимитирование у самцов и самок ювенильной группы не отличается, т.е. $b = 1$.

Утверждение 1. При $b=1$ модель (2), помимо тривиального решения, может иметь не более одной неподвижной точки с корректными координатами: $0 < p < 1, \{f, m, s\} > 0$.

Доказательство. Неподвижные точки модели (2) являются решениями следующей системы нелинейных уравнений:

$$\begin{cases} p = k \cdot v_2 \cdot m \cdot f / (\rho \cdot f + m) \\ f = \delta(1-p) p / (1-v_2) \\ s = (1-\delta)(1-b \cdot p) p / (1-v_3 + \omega) \\ m = \omega \cdot (1-\delta)(1-b \cdot p) p / (1-v_4)(1-v_3 + \omega) \end{cases} \quad (4)$$

Исключая тривиальное решение $\{p = 0, f = 0, s = 0, m = 0\}$, получаем квадратное уравнение относительно p :

$$kDv_2\delta p^2 + (\rho\delta Q + D(1-v_2) - 2kDv_2\delta) p - (\rho\delta Q + D(1-v_2) - kDv_2\delta) = 0, \quad (5)$$

где $D = \omega \cdot (1-\delta)$, $Q = (1-v_4)(1-v_3 + \omega)$.

Далее, подставляя корни уравнения (5): p_1 и p_2 во (2)–(4) уравнения системы (4) можно определить соответствующие стационарные численности $\{f_1, s_1, m_1\}$ и $\{f_2, s_2, m_2\}$.

Подставив $p = 1$ в (5), получим верное тождество:

$$kDv_2\delta + kDv_2\delta - 2kDv_2\delta + \rho\delta Q - \rho\delta Q + D(1-v_2) - D(1-v_2) = 0,$$

Следовательно, один из корней уравнения (5) $p = 1$, однако он не является неподвижной точкой модели (2), т.к. лежит вне области корректных значений фазовых переменных модели.

Рассмотрим выполнение условий корректности для второго корня уравнения (5) $p = p_1, 0 < p_1 < 1$. Используя следующие обозначения в уравнении (5):

$$A = kDv_2\delta, B = X - 2kDv_2\delta, C = -(X - kDv_2\delta), X = \rho\delta Q + D(1-v_2).$$

$$D^* = (X - 2kDv_2\delta)^2 + 4kDv_2\delta(X - kDv_2\delta) = X^2$$

можно представить его корни в следующем виде:

$$p_{1,2} = -\frac{B \pm X}{2A} \quad \text{или} \quad p_1 = 1 - \frac{\rho\delta(1-v_4)(1-v_3 + \omega) + \omega(1-\delta)(1-v_2)}{k\omega(1-\delta)v_2\delta}, \quad p_2 = 1.$$

Учитывая, биологический смысл параметров модели (2): все они положительные и не превосходят единицу (кроме коэффициента рождаемости, который может превосходить единицу, $k > 0$), очевидно, что $p_1 < 1$:

$$\frac{\rho\delta(1-v_4)(1-v_3 + \omega) + \omega(1-\delta)(1-v_2)}{k\omega(1-\delta)v_2\delta} > 0 \Rightarrow 1 - \frac{\rho\delta(1-v_4)(1-v_3 + \omega) + \omega(1-\delta)(1-v_2)}{k\omega(1-\delta)v_2\delta} < 1,$$

для выполнения второго условия $p_1 > 0$ необходимо, чтобы коэффициент рождаемости был больше некоторого минимального значения, определяемого соотношением других характеристик жизненного цикла популяции (выживаемостей поло-возрастных групп, размера гаремов и т.п.):

$$k > \rho(1-v_4)(1-v_3+\omega)/\omega(1-\delta)v_2 + (1-v_2)/v_2\delta \quad (6)$$

Примеры решений уравнения (5) p_1 и p_2 для различных фиксированных наборов параметров модели и изменяющемся коэффициенте рождаемости (k) представлены на рисунке 1. Как видно, одно из решений (голубая линия, рис.1) $p_2 = 1$ постоянно, второе оказывается в области корректных значений $(0, 1)$ с ростом k при выполнении условия (6).

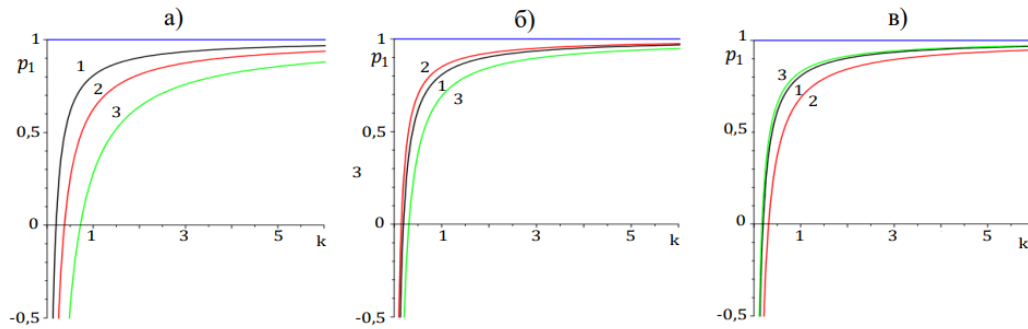


Рис. 1. Изменение решения уравнения (5) p_1 при вариации значений внутрипопуляционных параметров (каждому набору параметров соответствует линия черного (1), красного (2) и зелёного (3) цвета). Синяя линия $(p_2 = 1)$. а) зафиксированы значения параметров: $\omega = 0.04, \delta = 0.5, \rho = 0.011$: 1 – $v_2 = 0.91, v_3 = 0.87, v_4 = 0.86$; 2 – $v_2 = 0.85, v_3 = 0.7, v_4 = 0.6$; 3 – $v_2 = 0.7, v_3 = 0.6, v_4 = 0.5$; б) зафиксированы значения параметров: $v_2 = 0.91, v_3 = 0.87, v_4 = 0.86, \delta = 0.5, \rho = 0.011$: 1 – $\omega = 0.04$; 2 – $\omega = 0.02$; 3 – $\omega = 0.2$; в) зафиксированы значения параметров: $v_2 = 0.91, v_3 = 0.87, v_4 = 0.86, \omega = 0.04, \rho = 0.011$: 1 – $\delta = 0.5$; 2 – $\delta = 0.3$; 3 – $\delta = 0.65$

В случае равномерного плотностного лимитирования у самцов и самок ювенильной группы ($b=1$) нетривиальное стационарное решение системы (2) более компактно можно представить в следующем виде:

$$\begin{cases} p = 1 - c \\ f = \delta c(1 - c)/(1 - v_2) \\ s = (1 - \delta)c(1 - c)/(1 - v_3 + \omega) \\ m = \omega \cdot (1 - \delta)c(1 - c)/(1 - v_4)(1 - v_3 + \omega) \end{cases}, \quad (7)$$

где $c = (\rho \cdot \delta \cdot (1 - v_3 + \omega) \cdot (1 - v_4) + \omega \cdot (1 - \delta) \cdot (1 - v_2)) / (k \cdot v_2 \cdot \omega \cdot \delta \cdot (1 - v_2))$.

Для исследования решений модели (2) на устойчивость запишем ее Якобиан:

$$J_m = \begin{bmatrix} J_{11} & J_{12} & J_{13} & J_{14} \\ J_{21} & J_{22} & J_{23} & J_{24} \\ J_{31} & J_{32} & J_{33} & J_{34} \\ J_{41} & J_{42} & J_{43} & J_{44} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} (F_1)'_p & (F_1)'_f & (F_1)'_s & (F_1)'_m \\ (F_2)'_p & (F_2)'_f & (F_2)'_s & (F_2)'_m \\ (F_3)'_p & (F_3)'_f & (F_3)'_s & (F_3)'_m \\ (F_4)'_p & (F_4)'_f & (F_4)'_s & (F_4)'_m \end{bmatrix},$$

где $F_1 = k \cdot v_2 \cdot f \cdot m / (\rho \cdot f + m)$, $F_2 = \delta(1-p)p + v_2 \cdot f$, $F_3 = (1-\delta)(1-p)p + (v_3 - \omega) \cdot s$, $F_4 = \omega \cdot s + v_4 \cdot m$.

В точке (7) Якобиан модели (2) преобразуется к виду:

$$J = \begin{bmatrix} 0 & k \cdot v_2 \cdot m^2 / (\rho \cdot f + m)^2 & 0 & \rho \cdot k \cdot v_2 \cdot f^2 / (\rho \cdot f + m)^2 \\ (-2p+1)\delta & v_2 & 0 & 0 \\ (2p-1)\delta - 2p + 1 & 0 & v_3 - \omega & 0 \\ 0 & 0 & \omega & v_4 \end{bmatrix}$$

Характеристическое уравнение можно представить в следующем виде:

$$\lambda^4 - S \cdot \lambda^3 + H \cdot \lambda^2 - L \cdot \lambda + J = 0 \quad (8)$$

В работах [39, 40] показано, что для системы из четырех уравнений границы области устойчивости неподвижной точки задаются следующими линиями бифуркаций первого порядка:

- *транскритическая бифуркация (TC)*, $\lambda = 1$:

$$S + L - J - H = 1 \quad (9)$$

- *удвоения периода (FI)*, $\lambda = -1$:

$$-S - L - J - H = 1 \quad (10)$$

- *Неймарка-Сакера (NS)*. Условием этой бифуркации является обращение в единицу модулей двух комплексно-сопряженных значений $\lambda_{1,2} = e^{\pm i\phi}$, то есть $|\lambda| = 1$:

$$(S - L)(L - SJ) = (1 - J)^2(H - 1 - J). \quad (11)$$

Несложно показать, что условием транскритической бифуркации [39, 40] для нетривиальной неподвижной точки (7) является кривая $k = \rho(1-v_4)(1-v_3 + \omega) / (\omega(1-\delta)v_2) + (1-v_2)/v_2\delta$, при переходе через которую происходит обмен устойчивостью между тривиальным и нетривиальным равновесиями, в результате чего тривиальное решение теряет устойчивость, а нетривиальное приобретает.

Область устойчивости нетривиального равновесия помимо границы $k = \rho(1-v_4)(1-v_3 + \omega) / (\omega(1-\delta)v_2) + (1-v_2)/v_2\delta$ формируется линией бифуркации Неймарка – Сакера (11), которая находится на основе характеристического многочлена, и представляет собой громоздкое выражение, которое мы не будем здесь приводить, а визуально представим эту кривую на картах динамических режимов в следующих разделах статьи.

Стационарные соотношения численностей поло-возрастных групп

Далее остановимся на рассмотрении несколько упрощённой ситуации, которая, тем не менее, не редко встречается в природе: вторичное половое соотношение равное (т.е. самок и самцов рождается поровну, $\delta = 0.5$), а сила плотностного лимитирования у самцов и самок ювенильной группы не отличается $b = 1$.

Используя выражения для численностей поло-возрастных групп в нетривиальной неподвижной точке (7), можно получить следующие соотношения количества самок (f/m) и новорожденных (p/m) на одного самца в репродуктивной группе, соответственно:

$$f/m = (1-v_3 + \omega) \cdot (1-v_4) / \omega \cdot (1-v_2). \quad (12)$$

$$p/m = (1-v_3 + \omega) \cdot (1-v_4) / \omega \cdot c \text{ или } p/m = k \cdot v_2 / (\rho + m/f) \quad (13)$$

Первое из этих соотношений (f/m) характеризует средний размер гарема, а второе (p/m) – его среднюю продукцию.

Можно заметить, что стационарное соотношение полов в значительной степени определяется соотношением выживаемости самцов и самок, а также зависит от доли самцов, пополняющих репродуктивную группу. При этом с ростом выживаемости самцов (v_3 и v_4) количество самок на одного самца в репродуктивной группе снижается, т.е. происходит уменьшение среднего размера гарема. Параметры ρ и k , в свою очередь, влияют на количество новорожденных, приходящихся на одного самца из репродуктивной группы, но не влияют на стационарное соотношение полов (рис. 2).

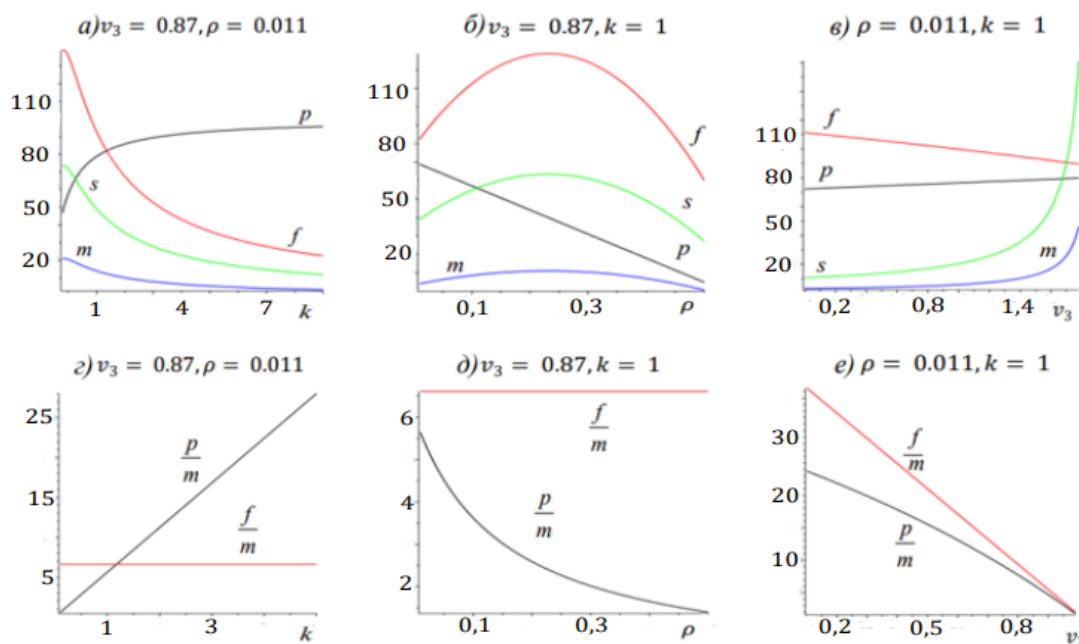


Рис. 2. Стационарные численности половозрастных групп модели (2) (а, б, в) и их соотношения (г, д, е) при вариации значений внутрипопуляционных параметров. Зафиксированы значения параметров: $b = 1$, $\delta = 0.5$, $\omega = 0.04$, $v_2 = 0.91$, $v_4 = 0.86$

БИФУРКАЦИИ НЕПОДВИЖНЫХ ТОЧЕК И ЭВОЛЮЦИЯ ДИНАМИКИ

Используя карты динамических режимов, можно подробно изучить особенности изменения области устойчивости неподвижных точек системы (2), а также сценарии перехода от стационарной динамики к колебаниям численностей поло-возрастных групп с ростом значений внутрипопуляционных параметров, определяющих динамику рассматриваемой популяции. Карты получены следующим образом: в каждой точке (соответствующей одному пикселю) плоскости параметров выполнялось от 5000 до 15000 итераций отображения (2), по результатам последних 100 шагов определялся период колебаний траектории и эта точка окрашивалась в заданный цвет в соответствии с полученным периодом. Если же при фиксированном начальном условии на некотором шаге итерирования значение относительной численности m или f оказывалось меньше нуля, тогда эта точка окрашивалась в цвет, соответствующий недопустимым значениям (IV).

Рассмотрим эволюцию динамических режимов системы (2) в плоскости параметров (k, v_i) при фиксированных значениях остальных коэффициентов и начальном условии $p(0) = f(0) = s(0) = m(0) = 0.1$ (рис. 3). Как видно, потеря устойчивости нетривиального равновесия реализуется только по сценарию Неймарка – Сакера. Также по картам можно видеть, что область устойчивости нетривиального равновесия (закрашена синим, рис. 3) ограничивают линии транскритической бифуркации (ТС) и бифуркации

Неймарка – Сакера (*NS*). Бифуркация удвоения периода (*FI*) на картах не представлена, т.к. она лежит за пределами области биологически содержательных значений параметров. Слева от линии транскритической бифуркации (*TC*) тривиальное равновесие глобально устойчиво и популяция вымирает (область оранжевого цвета, рис. 3), что обусловлено недостаточным уровнем рождаемости и выживаемости половозрастных групп. В этой параметрической области стационарные численности (p, f, s, m) в равновесии (7) оказываются отрицательными.

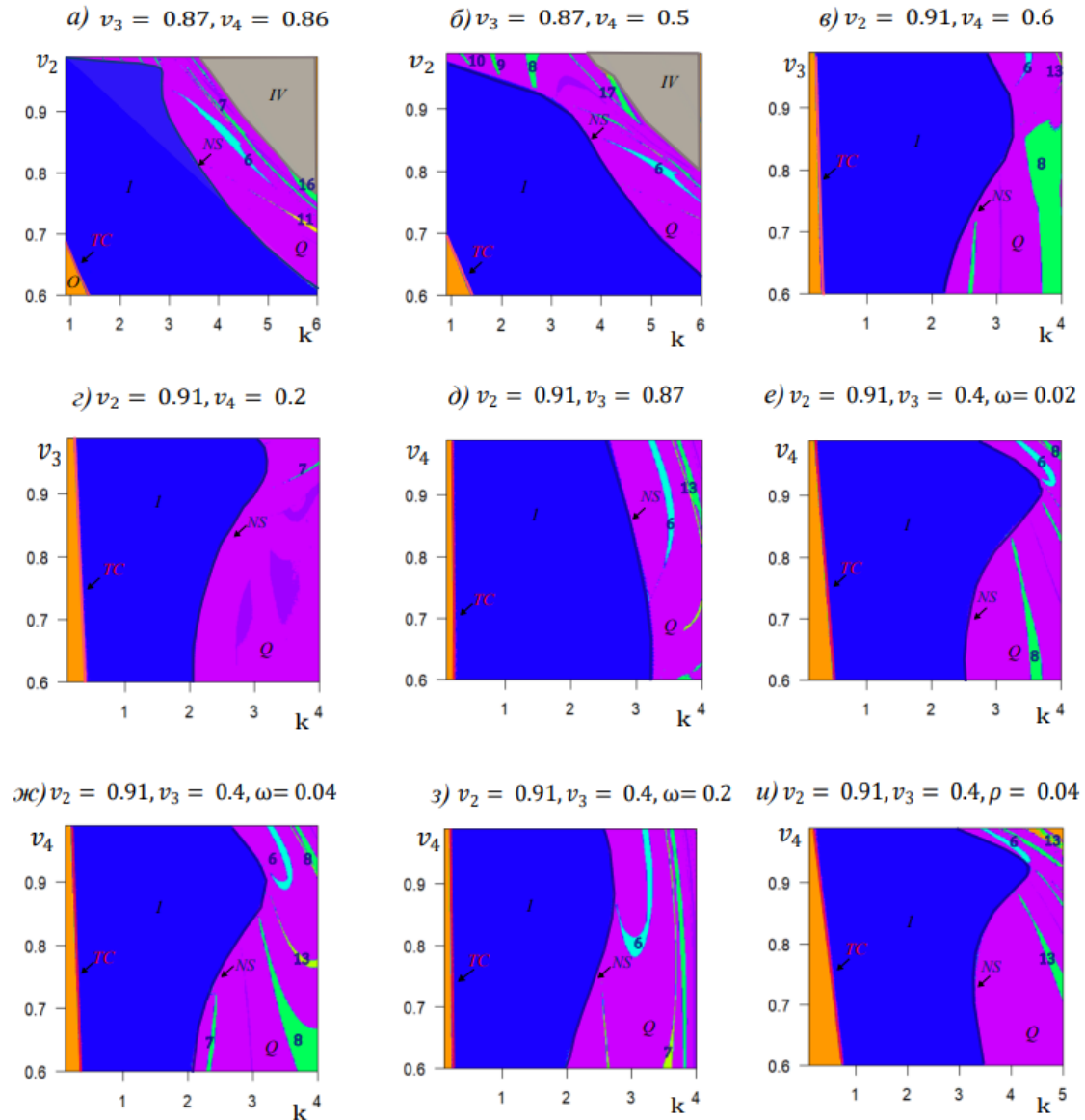


Рис. 3. Карты динамических режимов модели (2) в плоскости параметров (k, v_i) . Числа соответствуют длине наблюдаемого цикла, Q – квазипериодическая динамика. Область устойчивости тривиального равновесия закрашена оранжевым цветом. Нанесены линии бифуркаций: *TC* – транскритическая, *NS* – бифуркация Неймарка – Сакера. Зафиксированы значения параметров: а–з) $\rho = 0.011$; а–е, и) $\omega = 0.04$

С ростом коэффициентов выживаемости половозрастных групп (v_i) и рождаемости (k), в результате транскритической бифуркации (*TC*) от тривиальной отщепляется нетривиальная устойчивая стационарная точка (рис. 3). В этой области (между линиями *TC* и *NS*) численности поло-возрастных групп популяции стабилизируются на равновесном уровне, определяемом соотношениями (7). Дальнейший рост коэффициентов рождаемости и выживаемости приводит к потере устойчивости

нетривиального равновесия через бифуркацию Неймарка – Сакера (NS) с рождением предельного цикла или квазипериодических колебаний (рис. 3). Уменьшение выживаемости самок или самцов сопровождается расширением области устойчивости нетривиального равновесия, и реализацией сценария Неймарка – Сакера при больших значениях коэффициента рождаемости k (рис. 3).

Другое влияние на сценарий эволюции динамики рассматриваемой популяции демонстрируют параметры ω и ρ . С увеличением параметра, характеризующего долю самцов, пополняющих репродуктивную группу (ω), область устойчивости нетривиального равновесия уменьшается, а реализация сценария Неймарка – Сакера происходит при меньших значениях коэффициента рождаемости k (рис. 3е–з). Увеличение параметра ρ , что соответствует снижению репродуктивной способности самцов, приводит к расширению области устойчивости тривиального равновесия (рис. 2е, 2и). Отметим, что для большинства приведённых наборов параметров потеря динамической устойчивости нетривиального равновесия происходит только при достаточно высоких значениях коэффициента рождаемости ($k > 1$), т.е. бифуркация Неймарка – Сакера в среднем происходит при больших значениях коэффициента рождаемости k . Исключением являются очень высокие значения выживаемости самок репродуктивной группы ($v_2 \approx 0.98$), в этом случае бифуркация Неймарка – Сакера реализуется даже при $k < 1$ (рис. 4а, 6е ($k \approx 0.9$)). Примеры типичных бифуркационных диаграмм динамики численности для одной из поло-возрастных групп популяции (p) приведён на рисунках 4б и 4в; а также приведены примеры фазовых портретов из области квазипериодической динамики (Q) и точного 8-цикла в пространстве переменных модели (p, f, m).

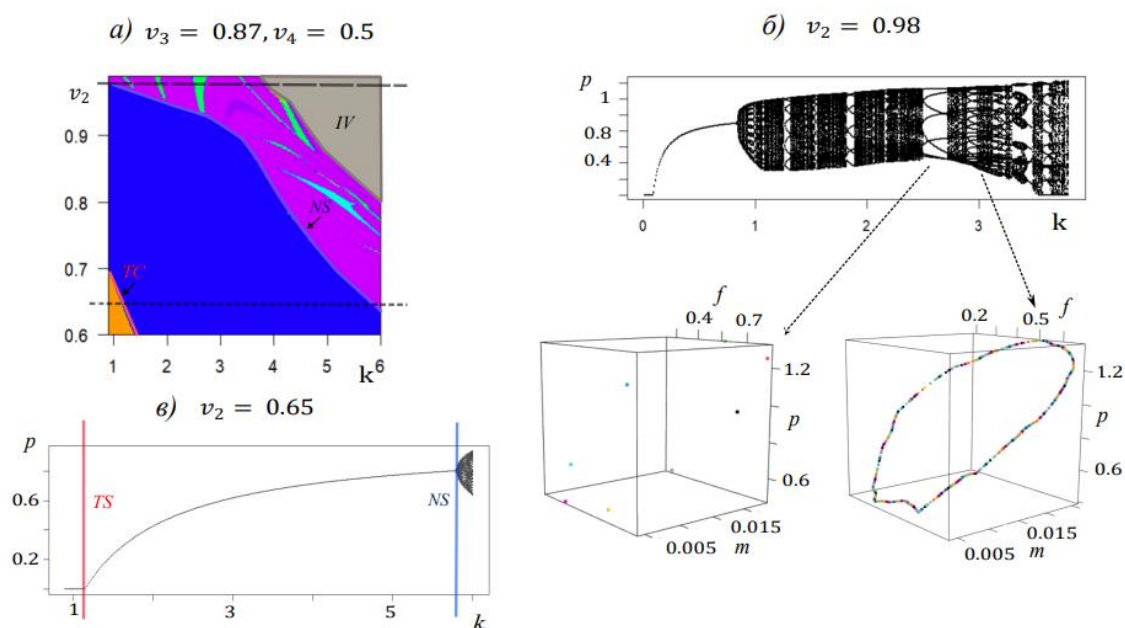


Рис. 4. Карта динамических режимов модели (2) в плоскости параметров (k, v_2) , дополненная бифуркационными диаграммами (б, в) и фазовыми 3d портретами (г). Числа соответствуют длине наблюдаемого цикла, Q – квазипериодическая динамика. Область устойчивости тривиального равновесия закрашена оранжевым цветом; область недопустимых значений параметров – серым (IV). Нанесены линии бифуркаций: TC – транскритическая, NS – бифуркация Неймарка-Сакера. Зафиксированы значения параметров: $\rho = 0.011$; $\omega = 0.04$

Более детально изучить влияние параметров, характеризующих скорость созревания самцов репродуктивной группы (ω) и средний размер гарема (ρ), можно с помощью карт динамических режимов в плоскости параметров (k, ρ) (рис. 5) и (k, ω) (рис. 6). Как и в предыдущих случаях, потеря устойчивости нетривиального равновесия

осуществляется по сценарию Неймарка – Сакера, т.е. при комплексных собственных числах и переходе $|\lambda|$ через 1. Однако рост параметра ρ соответствует уменьшению среднего размера гарема (или снижению репродуктивной способности самцов) сопровождается не только расширением области устойчивости тривиального равновесия, но и реализацией обратной бифуркации Неймарка – Сакера, в результате которой динамика численности стабилизируется на равновесном уровне (рис. 5д). Пример динамики модели (2) в области квазипериодических колебаний приведён на рисунке 5.

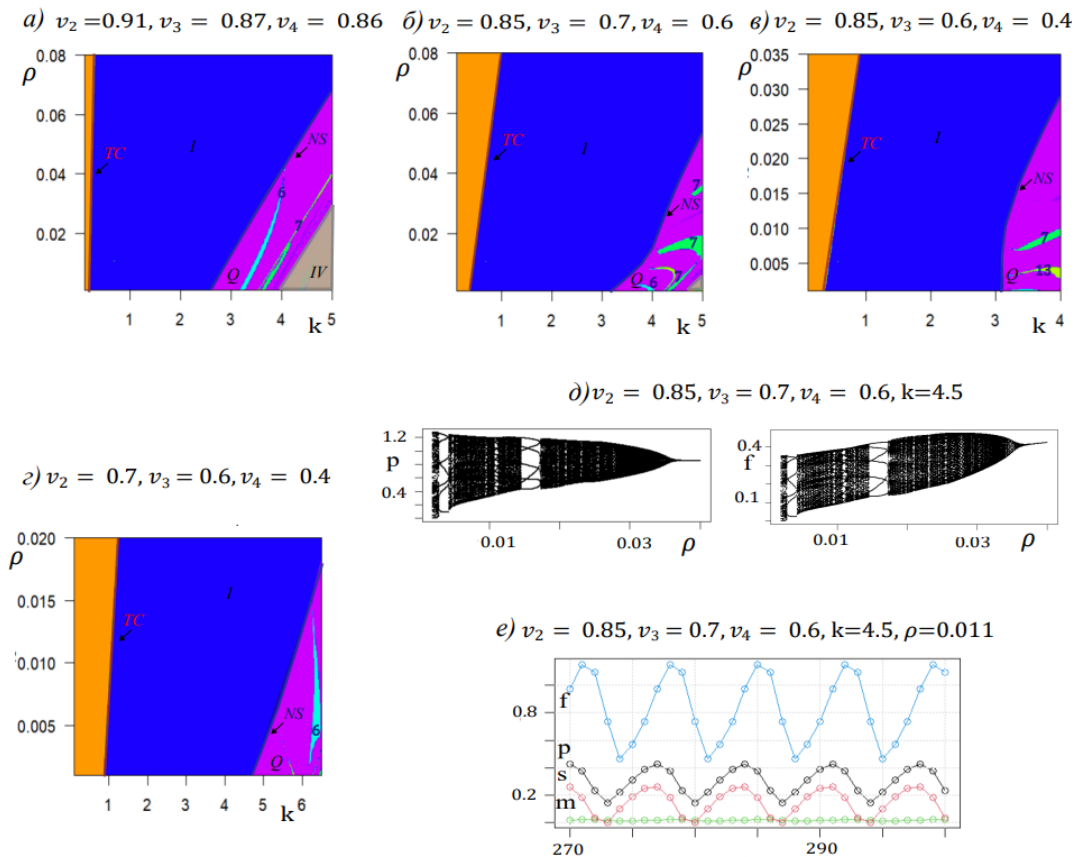


Рис. 5. Карты динамических режимов модели (2) в плоскости параметров (k, ρ) , дополненные бифуркационными диаграммами и модельными траекториями системы (2). Числа соответствуют длине наблюдаемого цикла, Q – квазипериодическая динамика. Область устойчивости тривиального равновесия закрашена оранжевым цветом; область недопустимых значений параметров – серым (IV). Нанесены линии бифуркаций: TC – транскритическая, NS – бифуркация Неймарка-Сакера. Зафиксированы значения параметров: $\omega = 0.04$

Рост параметра ω практически не оказывает влияния на область устойчивости тривиального равновесия, за исключением области небольших значений (ω_1, ω_2) , когда именно скорость пополнения репродуктивной группы самцов оказывается лимитирующим фактором, определяющим развитие популяции. Так, из условия (6) можно найти минимально необходимую скорость «взроствления» самцов ω_1 , $\omega = \rho(1-v_4)(1-v_3)/((kv_2-(1-v_2)\delta)(1-\delta)-\rho(1-v_4))$ необходимую для существования нетривиального равновесия. При $\omega < \omega_1$ скорость пополнения репродуктивной группы самцов оказывается недостаточной для оплодотворения самок и выживания популяции. Увеличение параметра ω (с переходом через границу $\omega = \omega_1$) приводит к появлению устойчивого нетривиального равновесия; дальнейший рост может приводить к реализации сценария Неймарка – Сакера (с переходом через границу $\omega = \omega_2$) при

условии достаточной рождаемости (k) при текущем уровне выживаемостей половозрастных групп (v_i) (рис. 6).

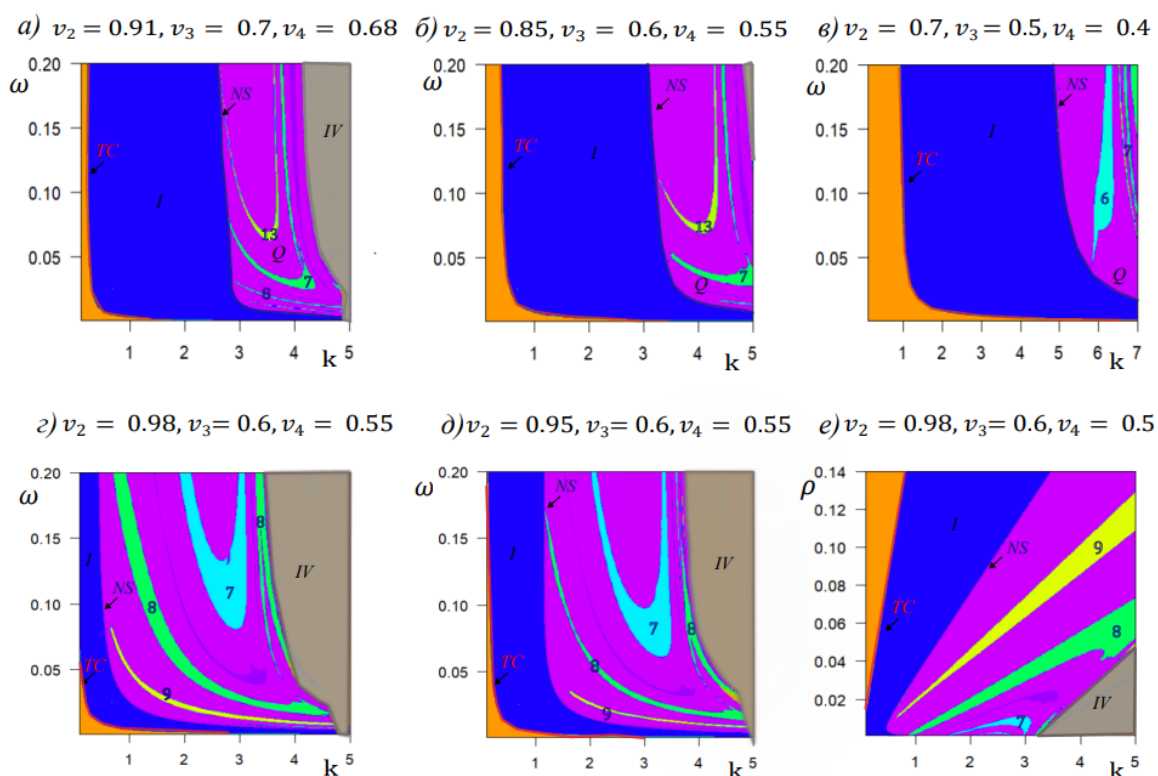


Рис. 6. Карты динамических режимов модели (2). Числа соответствуют длине наблюдаемого цикла, Q – квазипериодическая динамика. Область устойчивости тривиального равновесия закрашена оранжевым цветом; область недопустимых значений параметров – серым (IV). Нанесены линии бифуркаций: TC – транскритическая, NS – бифуркация Неймарка-Сакера. Зафиксированы значения параметров: а)-д) $\rho = 0.011$; е) $\omega = 0.04$

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проанализированы сценарии перехода от стационарной динамики к колебаниям численности в модели популяции с половозрастной структурой, учитывающей различные сроки вступления в размножение самцов и самок. Рассмотрено влияние вариации внутрипопуляционных параметров, определяющих соотношение выживаемостей различных поло-возрастных групп и характеристики процесса размножения, на бифуркации неподвижных точек системы.

Проведённое исследование показало, что потеря динамической устойчивости нетривиального равновесия в области биологически содержательных значений параметров происходит только через бифуркацию Неймарка – Сакера; то есть дестабилизация численности такой популяции происходит с образованием квазипериодических колебаний. Отметим, что потеря динамической устойчивости нетривиального равновесия, как правило, происходит при достаточно высоких значениях коэффициента рождаемости ($k > 1$), что характерно для видов с многоплодной беременностью, например, для кабанов. При этом у видов с одноплодной беременностью и одним сезоном размножения в течение года, таких как северный морской котик и большинство ластоногих, коэффициент рождаемости не превосходит единицы, т.е. нетривиальное равновесие динамически устойчиво и численность популяции должна стабилизироваться, естественно, при достаточном соотношении уровней воспроизводства и выживаемости. Наблюдаемые флуктуации численности таких видов, могут быть связаны с внешним воздействием: вариацией

условий окружающей среды, доступностью пищи и промысловым изъятием. Эти факторы напрямую или косвенно влияют на динамику численности популяции, изменяя выживаемости различных половых и возрастных групп, а также рождаемость в популяции, с последующим изменением соотношения полов и продукции гаремов.

Проведённое исследование показало, что стационарное соотношение полов в значительной степени определяется соотношением выживаемости самцов и самок, а также зависит от доли самцов, пополняющих репродуктивную группу. При этом увеличение выживаемости самцов приводит к уменьшению среднего размера гарема. Параметр, характеризующий репродуктивные способности самцов (ρ), в свою очередь, влияет на количество новорожденных, приходящихся на одного самца из репродуктивной группы, но не влияет на стационарное соотношение полов.

Отметим, что в ходе исследования выбирая значения параметров, которые будут зафиксированы, мы в значительной степени ориентировались на оценки, полученные для северного морского котика в работе [24]: $\delta = 0.5$, $\rho = 0.011$, $v_2 = 0.91$, $v_3 = 0.87$, $\omega = 0.04$, $v_4 = 0.86$. Отметим, что данные оценки были сделаны в период интенсивного промысла самцов из этой популяции. При расчёте выживаемости самцов, была исключена промысловая смертность, поэтому естественная выживаемость самцов оказалась завышенной за счёт сокращения внутривидовой конкуренции. Более поздние оценки коэффициентов, сделанные для данной популяции на длинных рядах наблюдений, в процессе которых значительно менялась стратегия промысла [41, 26], демонстрируют менее высокие выживаемости как самцов, так и самок: $v_2 = 0.85$, $v_3 = 0.6$, $v_4 = 0.43$. Вариация параметров эксперимента включает широкий спектр значений, наряду со значительной вариацией коэффициента рождаемости (k), позволяя описывать как виды с одноплодной беременностью, так и с многоплодной.

В заключение хотелось бы проиллюстрировать основные результаты проведённого исследования на примере стада северного морского котика о. Тюлений, где активный промысел значительно сократил внутривидовую конкуренцию. В результате выживаемости самцов на разных стадиях жизненного цикла по оценкам [24], оказались крайне высокими, и им соответствует равновесное соотношение полов порядка пяти самок на одного самца. Такой уровень полигинии нетипично низок для данного вида [42–44]. Данные многолетних наблюдений за популяцией, полученные на фоне сокращения интенсивности промысла, позволили уточнить оценки коэффициентов выживаемости [41, 26]. Эти коэффициенты оказались ниже предыдущих, им соответствует стационарное соотношение полов уже более пятидесяти самок на одного самца, что лучше согласуется с представлениями об уровне полигинии в популяциях северного морского котика. При этом снижение репродуктивной способности самцов (при увеличении параметра ρ), может привести к снижению количества новорожденных в популяции даже при большом количестве самок в расчёте на одного самца из репродуктивной группы. Такая перестройка в репродуктивной группе соответствует более низкому стационарному уровню численности популяции; а последние годы наблюдений показывают, что численность этой популяции практически стабилизировалась, не достигнув уровня воспроизводства, который был в ней до промысла.

Работа выполнена в рамках государственных заданий Института автоматизации и процессов управления ДВО РАН (тема № FFW-2026-0008) и Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН (тема FWUG 2024-0005).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Russell E.S. Some theoretical considerations on the overfishing problem. *ICES J. Mar. Sci.* 1931. V. 6. P. 3–20.
2. Graham M. Modern theory of exploiting a fishery, and application to North Sea trawling. *J. Conseil.* 1935. V. 10. No. 3. P. 264–274.
3. Horan R.D., Bulte E.H. Optimal and open access harvesting and multi-use species in a second best world. *Environ. Resour. Econ.* 2004. V. 28. No. 3. P. 251–272.
4. Abakumov A.I., Kucher A.I. Optimal exploitation of a fish population. *Hydrobiological Journal.* 1996. V. 32. No. 7. P. 38–46.
5. 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.
6. Tahvonen O. Harvesting an age-structured population as biomass: does it work? *Nat. Resour. Model.* 2008. V. 21. No. 4. P. 525–50.
7. Абакумов А.И., Бочаров Л.Н., Решетняк Т.М. Оптимальное распределение квот для многовидовых промыслов на примере Карагинского промыслового района. *Вопросы рыболовства.* 2009. Т. 10. № 2. С. 352–363.
8. Skonhoft A., Vestergaard N., Quaas M. Optimal harvest in an age structured model with different fishing selectivity. *Environ. Resour. Econ.* 2012. V. 51. P. 525–544.
9. Ревуцкая О.Л., Фрисман Е.Я. Промысловое воздействие на динамику популяции с возрастной и половой структурой: оптимальный равновесный промысел и эффект гидры. *Компьютерные исследования и моделирование.* 2022. Т. 14. № 5. С. 1107–1130. doi: [10.20537/2076-7633-2022-14-5-1107-1130](https://doi.org/10.20537/2076-7633-2022-14-5-1107-1130)
10. Myers R.A., Hutchings J.A., Barrowman N.J. Why do fish stocks collapse? The example of cod in Atlantic Canada. *Ecol. Appl.* 1997. V. 7. P. 91–106.
11. Walsh M.R., Munch S.B., Chiba S., Conover D.O. Maladaptive changes in multiple traits caused by fishing: impediments to population recovery. *Ecology Letters.* 2006. V. 9. No. 2. P. 142–148.
12. Allendorf F.W., England P.R., Luikart G., Ritchie P.A., Ryman N. Genetic effects of harvest on wild animal populations. *Trends in Ecology & Evolution.* 2008. V. 23. No. 6. P. 327–337.
13. Fenberg P.B., Roy K. Ecological and evolutionary consequences of size-selective harvesting: how much do we know? *Molecular Ecology.* 2008. V. 17. P. 209–220. doi: [10.1111/j.1365-294x.2007.03522](https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2007.03522)
14. Leclerc M., Zedrosser A., Pelletier F. Harvesting as a potential selective pressure on behavioural traits. *J. Appl. Ecol.* 2017. V. 54. P. 1941–1945.
15. Whitman K., Starfield A.M., Quadling H.S., Packer C. Sustainable trophy hunting of African lions. *Nature.* 2004. V. 428. P. 175–178.
16. Duffy T.A., Picha M.E., Borski R.J., Conover D.O. Circulating levels of plasma IGF-I during recovery from size-selective harvesting in *Menidia menidia*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A.* 2013. V. 166. P. 222–227.
17. Loveridge A.J., Searle A.W., Murindagomo F., Macdonald D.W. The impact of sport-hunting on the population dynamics of an African lion population in a protected area. *Biol. Conserv.* 2007. V. 134. P. 548–558.
18. Kokko H., Lindstrom J., Ranta E. Life histories and sustainable harvesting. In: *Conservation of Exploited Species*. Eds. Reynolds J.D., Mace G.M., Redford K.H., Robinson J.G. London: Cambridge University Press, 2001. P. 301–322.

19. Caswell H. *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. MA: Sinauer, Sunderland, 2000. 722 p.
20. Логофет Д.О., Уланова Н.Г. *Матричные модели в популяционной биологии*. М.: МАКС Пресс, 2017. 128 с.
21. Фрисман Е.Я., Ревуцкая О.Л., Неверова Г.П. Моделирование динамики лимитированной популяции с возрастной и половой структурой. *Математическое моделирование*. 2010. Т. 22. № 11. С. 65–78.
22. Фрисман Е.Я., Жданова О.Л., Кулаков М.П., Неверова Г.П., Ревуцкая О.Л. Математическое моделирование популяционной динамики на основе рекуррентных уравнений: результаты и перспективы. Ч. I. *Известия Российской академии наук. Серия биологическая*. 2021. № 1. С. 3–18. doi: [10.31857/S0002332921010069](https://doi.org/10.31857/S0002332921010069)
23. 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)
24. Фрисман Е.Я., Скалецкая Е.И., Кузин А.Е. Математическое моделирование динамики численности северного морского котика. Простейшая модель локальной популяции. *Журнал общей биологии*. 1980. Т. 41. № 2. С. 270–277.
25. Жданова О.Л., Кузин А.Е., Фрисман Е.Я. Динамика выживаемости самцов северного морского котика (*Callorhinus ursinus*) острова Тюлений (Охотское море) по данным многолетних наблюдений. *Зоол. журн.* 2017. Т. 96. № 6. С. 720–739.
26. Жданова О.Л., Кузин А.Е., Фрисман Е.Я. Математическое моделирование динамики выживаемости самок северного морского котика *Callorhinus ursinus* (Linnaeus, 1758) стада острова Тюлений. *Биология моря*. 2017. Т. 43. № 5. С. 310–320.
27. York A.E. Northern fur seal, *Callorhinus ursinus*, Eastern Pacific population (Pribilof Islands, Alaska, and San Miguel Island, California): Status, Biology, and Ecology of Fur Seals. In: *NOAA Tech. Rep. NMFS*. Cambridge, England: British Antarctic Survey, 1987. P. 133–140.
28. Болтнев А.И. *Северный морской котик Командорских островов*. М.: Изд-во ВНИРО, 2011. 264 с.
29. Kojola I. Sex ratio and maternal investment in ungulates. *Oikos*. 1998. P. 567–573.
30. Saltz D. Progeny sex ratio variation in ungulates: maternal age meets environmental perturbation of demography. *Oikos*. 2001. V. 94. No. 2. P. 377–384.
31. Fonseca C., Da Silva A.A., Alves J., Vingada J., Soares A.M. Reproductive performance of wild boar females in Portugal. *European Journal of Wildlife Research*. 2011. V. 57. No. 2. 363–371.
32. Main M.B., Du Toit J. Sex differences in reproductive strategies affect habitat choice in ungulates. In: *Sexual segregation in vertebrates: ecology of the two sexes*. Cambridge: Cambridge University Press, 2005. P. 148–161.
33. Drimaj J., Kamler J., Hošek M., Plhal R., Mikulka O., Zeman J., Drápela K. Reproductive potential of free-living wild boar in Central Europe. *Eur. J. Wildl. Res.* 2020. V. 66. No. 75. doi: [10.1007/s10344-020-01416-8](https://doi.org/10.1007/s10344-020-01416-8)
34. Gethöffer F., Sodeikat G., Pohlmeyer K. Reproductive parameters of wild boar (*Sus scrofa*) in three different parts of Germany. *Eur. J. Wildl. Res.* 2007. V. 53. P. 287–297. doi: [10.1007/s10344-007-0097-z](https://doi.org/10.1007/s10344-007-0097-z)

35. Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. *Устойчивость биологических сообществ*. М.: Наука, 1978.
36. Шапиро А.П., Луппов С.П. *Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии*. М.: Наука, 1983.
37. Недорезов Л.В., Утюпин Ю. Непрерывно-дискретные модели динамики численности популяций. *Экология. Серия аналитических обзоров мировой литературы*. 2011. № 95. 234 с.
38. Verhulst P.F. *Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. Correspondance Mathématique et Physique*, 1838. V. 10. P. 113–121.
39. Кузнецов А.П., Савин А.В., Седова Ю.В., Тюрюкина Л.В. *Бифуркации отображений*. Саратов: ООО Издательский центр «Наука», 2017.
40. 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.
41. Жданова О.Л., Кузин А.Е., Фрисман Е.Я. Оценка ювенильной выживаемости самцов северного морского котика (*Callorhinus ursinus*): математическое моделирование и анализ данных. *Математическая биология и биоинформатика*. 2018. Т. 13. № 2. С. 360–375. doi: [10.17537/2018.13.360](https://doi.org/10.17537/2018.13.360)
42. Osgood W.H., Edward A.P., Parker G.H. *The fur seals and other life of the Pribilof Islands, Alaska, in 1914*. N. 820. US Government Printing Office, 1915.
43. Bartholomew G.A., Hoell P.G. Reproductive behavior of the Alaska fur seal, *Callorhinus ursinus*. *J. Mammal.* 1953. V. 36. P. 417–436.
44. Gentry R.L. *Behavior and ecology of the northern fur seal*. Princeton, N. J: Princeton University Press, 1997. 392 p.

Рукопись поступила в редакцию 16.06.2026, переработанный вариант поступил 16.09.2026.
Дата опубликования 09.10.2026.

Modeling the dynamics of a structured population under different reproductive scenarios for males and females

Bondrova O.V.^{1,2}, Zhdanova O.L.², Frisman E.Ya.³

¹*Far Eastern Federal University, Vladivostok, Russia*

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

³*Institute for Complex Analysis of Regional Problems, FEB RAS, Birobidzhan, Russia*

Abstract. Understanding the mechanisms that determine population dynamics and structure is essential for assessing the long-term persistence of species and communities under changing environmental conditions, as well as for developing optimal strategies for natural resource management. This paper proposes a population model consisting of four age–sex groups. An additional equation describes a situation typical of harvested species (e.g., pinnipeds and ungulates): males that have reached sexual maturity do not breed for several seasons because they cannot compete for females with older, larger reproductive males. Introducing this group allows, first, a more detailed description of the life cycle – specifically, accounting for reduced survival upon entering the reproductive stage due to competitive struggle for harems. Second, this model is convenient for studying selective harvesting, where non-breeding individuals are removed – a practice often used to preserve the reproductive potential of a population.

We perform an analytical and numerical study of the proposed four-component model with seasonal breeding and birth rate dependent on the sex ratio. Additionally, we analyze the influence of within-population parameters on the average harem size and its productivity. We show that the loss of stability of the nontrivial equilibrium in the biologically meaningful parameter range occurs only via a Neimark–Sacker bifurcation, leading to quasiperiodic oscillations. Fluctuations in population size arise at high values of the birth rate coefficient, which is typical for species with multiple offspring per pregnancy (e.g., wild boar). In species with single offspring per pregnancy and one breeding season per year (e.g., northern fur seal and most pinnipeds), the birth rate coefficient does not exceed unity; therefore, the nontrivial equilibrium is stable, and observed population fluctuations may be attributed to external factors – changes in environmental conditions, food availability, or harvesting.

Key words: *discrete-time mathematical model, sex and age structure, density-dependent regulation, bifurcation, stability, dynamic modes*