
МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ В БИОРЕСУРСНЫХ ЗАДАЧАХ

УДК 591.526:51

DOI: 10.31433/978-5-904121-43-3-2025-75-80

МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИИ С ПОЛОВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРОЙ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ СРОКАХ ВСТУПЛЕНИЯ В РАЗМНОЖЕНИЕ САМЦОВ И САМОК

О.В. Бондрова¹, О.Л. Жданова^{2,3}

¹Дальневосточный федеральный университет,
о. Русский, пос. Аякс, 10, г. Владивосток, 690922;

²Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН,
ул. Радио 5, г. Владивосток, 690041;

³Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
ул. Шолом-Алейхема 4, г. Биробиджан, 679016,

e-mail: bondrova.ov@dvfu.ru, <https://orcid.org/0009-0006-9155-7884>;

e-mail: axanka@iacp.dvo.ru, <http://orcid.org/0000-0002-3090-986X>

Проведено исследование четырёхкомпонентной модели динамики численности популяции с сезонным характером размножения, в которой рождаемость зависит от соотношения полов. Рассмотрены сценарии перехода от устойчивого состояния к флуктуациям численности. Проанализировано влияние внутрипопуляционных параметров в определении среднего размера гарема и его продукции.

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

MODELING THE POPULATION DYNAMICS INCORPORATING AGE AND SEX STRUCTURE WITH VARIED REPRODUCTIVE INITIATION PERIODS

O.V. Bondrova, O.L. Zhdanova

We investigated a four-component population model with seasonal breeding and sex ratio-dependent fertility. The study focused on stability-to-fluctuation transitions and analyzed how intrinsic parameters affect harem size dynamics and reproductive output.

Keywords: mathematical modeling, discrete time, sex and age structure, density-dependent regulation, bifurcation, dynamic modes.

Понимание механизмов, регулирующих динамику численности и популяционную структуру, необходимо для прогнозирования выживаемости биологических видов и сообществ в условиях изменяющейся среды, а также для разработки адекватных стратегий их использования. Вопрос сохранения и рациональной эксплуатации промысловых популяций остается актуальным. Несмотря на то, что концепция оптимального промысла, обеспечивающего максимальный устойчивый улов при сохранении популяционного потенциала, была сформулирована ещё в 30-е годы прошлого века и значительно развита в последующих работах [1, 2, 6, 11, 14], даже при соблюдении принципов оптимального изъятия наблюдалось существенное сокращение численности многих промысловых популяций, а полное прекращение промысла редко приводит к восстановлению их допромыслового состояния.

Скрытые последствия промысла являются предметом активных исследований. В частности, установлено, что искусственный отбор, изменяя половозрастной состав популяций, вызывает уменьшение размеров отдельных особей [10] и ухудшение характеристик потомства [15]. В качестве примера можно привести отдельные популяции копытных, подвергающиеся избирательному отстрелу по половому признаку и размеру, где отмечается уменьшение массы новорожденных. У лося (*Alces alces*) и северного оленя (*Rangifer tarandus*) снижение веса потомства может происходить, когда самки вынуждены вступать в контакт с молодыми самцами, поскольку изъятие сокращает численность более зрелых особей [13, 16].

Для описания динамики популяций с возрастной структурой и стадийностью развития традиционно используют классические матричные модели Лесли-Лефковича. Эти модели 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 [7, 8].

Простейшая модель для описания популяции с половозрастной структурой является трёхкомпонентной; три 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. 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 [5, 8].

В данной работе рассматривается динамика численности популяции с сезонным характером размножения, которая может быть представлена совокупностью четырех 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), h – числен-

ность самцов, участвующих в размножении (репродуктивная группа). За временной шаг моделирования принимается промежуток между сезонами размножения, в течение которого численность популяции изменяется вследствие воспроизводства младших возрастов, перехода особей младшего возраста в старшие и выживания особей старших возрастов. Процессы изменения численности характеризуются следующими величинами: h – коэффициент, характеризующий тип брачных отношений в популяции, a – максимально возможный коэффициент рождаемости, δ – доля самок среди новорожденных, $1 - \beta_1 P$ и $1 - \beta_2 P_n$ – выживаемости неполовозрелых, а v_2 , $(v_3 - \omega)$, v_4 – выживаемость самок, дорепродуктивной и репродуктивной группы самцов, соответственно; ω – доля самцов дорепродуктивной группы, пополняющих репродуктивную группу при переходе к следующему сезону размножения.

Динамику численности выделенных половозрастных групп можно описать системой четырех рекуррентных уравнений:

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

где n – номер сезона размножения.

Данная модель представляет собой обобщение модели, предложенной в [9] для описания динамики популяции северного морского котика; она также может описывать и другие популяции с похожей половозрастной структурой и полигинией, например, многие виды ластоногих и копытных.

Найдены стационарные точки модели (1), аналитически доказана единственность нетривиального равновесия в случае отсутствия различий по плотностному лимитированию у самцов и самок; проанализированы сценарии перехода от стационарной динамики к колебаниям численности. Рассмотрено влияние вариации внутрипопуляционных параметров, определяющих соотношение выживаемостей различных половозрастных групп и характеристики процесса размножения, на бифуркации стационарных точек системы. Показано, 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 происходит только при достаточно высоких значениях коэффициента рождаемости ($a > 1$), 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 стабилизиро-

ваться, естественно, при достаточном соотношении уровней воспроизводства и выживаемости. Наблюдаемые флуктуации численности, 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.

Проиллюстрировать эти выводы можно на примере стада северного морского котика о. Тюлений, где активный промысел привел к резкому сокращению внутривидовой конкуренции. В результате выживаемости самцов на разных стадиях жизненного цикла по оценкам [9], оказались крайне высокими, и им соответствует равновесное соотношение полов порядка пяти самок на одного самца. Такой уровень полигинии нетипично низок для данного вида [12]. Данные многолетних наблюдений за популяцией, полученные на фоне сокращения интенсивности промысла, позволили уточнить оценки коэффициентов выживаемости [3, 4]. 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 h), 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 № FWW 2021-0004) и Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН (тема FWUG 2024-0005).

ЛИТЕРАТУРА:

1. 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.
2. 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.
3. 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 // Зоологический журнал. 2017. Т. 96, № 6. С. 720–739.
4. 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. 348–358.
5. 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.
 6. 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.
 7. 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.
 8. 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.
 9. 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.
 10. Birkeland C., Dayton P. The importance in fishery management of leaving the big ones // Trends in Ecology & Evolution. 2005. Vol. 20. P. 356–358.
 11. Horan R., Bulte E. Optimal and open access harvesting and multi-use species in a second best world // Environ. Resour. Econ. 2004. Vol. 28, N 3. P. 251–272.
 12. Gentry R. Behavior and ecology of the northern fur seal. Princeton: Princeton University Press, 1997. 392 p.
 13. Loveridge A., Searle A., Murindagomo F., Macdonald D. The impact of sport-hunting on the population dynamics of an African lion population in a protected area // Biol. Conserv. 2007. Vol. 134. P. 548–558.
 14. Tahvonen O. Harvesting an age-structured population as biomass: does it work? // Nat. Resour. Model. 2008. Vol. 21, N 4. P. 525–550.
 15. Walsh M., Munch S., Chiba S., Conover D. Maladaptive changes in multiple traits caused by fishing: impediments to population recovery // Ecology Letters. 2006. Vol. 9, N 2. P. 142–148.
 16. Whitman K., Starfield A., Quadling H., Packer C. Sustainable trophy hunting of African lions // Nature. 2004. Vol. 428. P. 175–178.

REFERENCES:

1. Abakumov A.I., Bocharov L.N., Reshetnyak T.M. Optimal distribution of quotas for multi-species fisheries using the example of the Karaginsky fishing area. *Voprosy rybolovstva*, 2009, vol. 10, no. 2, pp. 352–363. (In Russ.).
2. Zhadanova O.L., Kolbina E.A., Frisman E.Y. Impact of harvesting on genetic diversity and dynamic behavior of Mendelian-limited population. *Doklady Biological Sciences*, 2007, vol. 412, no. 4, pp. 564–567.

3. Zhdanova O.L., Kuzin A.E., Frisman E.Y. The Survival Dynamics of Male Northern Fur Seals (*Callorhinus Ursinus*) on Tyulenii Island, Sea of Okhotsk, Based on Long-Term Observations. *Biology Bulletin*, 2017, vol. 44, no. 9, pp. 1174–1191.
4. Zhdanova O. L., Kuzin A. E., Frisman E. Y. Mathematical modeling of the variation in the survival of female northern fur seals, *Callorhinus ursinus* (Linnaeus, 1758), on Tyuleniy Island. *Russian Journal of Marine Biology*, 2017, vol. 43, pp. 348–358.
5. Revutskaya O.L., Kulakov M.P., Neverova G.P., Frisman E.Ya. The influence of sex ratio on the population dynamics of a two-age population. *Mathematical Biology and Bioinformatics*, 2017, vol. 12, no. 2, pp. 237–255. (In Russ.). DOI: 10.17537/2017.12.237.
6. Revutskaya O.L., Frisman E.Ya. Harvesting impact on the dynamics of a population with age and sex structure: optimal sustainable yield and the hydra effect. *Computer Research and Modeling*, 2022, vol. 14, no. 5, pp. 1107–1130. (In Russ.). DOI: 10.17537/2022.14.1107.
7. Frisman E.Y., Zhdanova O.L., Kulakov M.P., Neverova G.P., Revutskaya O.L. Mathematical Modeling of Population Dynamics Based on Recurrent Equations: Results and Prospects. Part I. *Biology Bulletin*, 2021, vol. 48, no. 1, pp. 1–14. DOI: 10.1134/S1062359021010069.
8. Frisman E. YA., Revutskaya O. L., Neverova G. P. Modeling the dynamics of a limited population with age and sex structure. *Matematicheskoe modelirovanie*, 2010, vol. 22, no. 11, pp. 65–78.
9. Frisman E.Ya., Skaletskaya E.I., Kuzin A.E. Mathematical modeling of the abundance dynamics of the northern fur seal, *Callorhinus ursinus*. The simplest model of the local population. *Zhurnal obshchei biologii*, 1980, vol. 41, no. 2, pp. 270–277. (In Russ.).
10. Birkeland C., Dayton P.K. The importance in fishery management of leaving the big ones. *Trends in Ecology & Evolution*, 2005, vol. 20, pp. 356–358.
11. Horan R.D., Bulte E.H. Optimal and open access harvesting and multi-use species in a second best world. *Environ. Resour. Econ*, 2004, vol. 28, no 3, pp. 251–272.
12. Gentry R. L. Behavior and ecology of the northern fur seal. – Princeton, N. J: Princeton University Press, 1997. 392 p.
13. 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, vol. 134, pp. 548–558.
14. Tahvonen O. Harvesting an age-structured population as biomass: does it work? *Nat. Resour. Model*, 2008, vol. 21, no. 4, pp. 525–50.
15. 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, vol. 9, no. 2, pp. 142–148.
16. Whitman K., Starfield A.M., Quadling H.S., Packer C. Sustainable trophy hunting of African lions. *Nature*, 2004, vol. 428, pp. 175–178.