

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ ПРОТАНДРИЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ С УЧЕТОМ ИЗЪЯТИЯ

А.А. Громыко, Г.П. Неверова

Дальневосточный федеральный университет,
о. Русский, п. Аякс 10, г. Владивосток, 690922,

e-mail: gromyko-04@bk.ru;

e-mail: galina.nev@gmail.com , <https://orcid.org/0000-0001-7567-7188>

Предложена математическая модель динамики протандрической популяции с учетом изъятия. Проведено аналитическое и численное исследование модели. Показано, что в модели могут возникать регулярные, квазипериодические и хаотические колебания, а также мультистабильность. Выявлен эффект гидры, т. е. при увеличении доли изъятия возможен рост численности популяции.

Ключевые слова: динамические режимы, устойчивость, бифуркации, мультистабильность, изъятие, эффект гидры.

MATHEMATICAL MODELING OF PROTANDROUS POPULATION DYNAMICS WITH CONSIDERATION OF REMOVAL

A. A. Gromyko, G. P. Neverova

A mathematical model of protandric population dynamics considering removal is proposed. Analytical and numerical investigation of the model is conducted. It is shown that regular, quasiperiodic and chaotic oscillations as well as multistability can occur in the model. The hydra effect, i.e., the population growth with the increase of the removal fraction, is revealed.

Keywords: dynamic regimes, stability, bifurcations, multistability, removal, hydra effect.

В данной работе предлагается дискретная математическая модель, описывающая динамику популяций протандрических видов с учетом изъятия. Протандрия характерна для некоторых рыб, а также моллюсков, например *Strepidula fornicata* [4, 9]. Особи таких популяций рождаются как самцы и со временем становятся самками, при этом смена пола повышает адаптивные возможности популяции, увеличивая ее шансы на выживание [1, 3, 9]. В частности, вид *Strepidula fornicata*, завезенный в Европу и Северную Америку, активно распространяется и вытесняет местные виды моллюсков, что побудило ряд исследований, направленных на поиск эффективных мер борьбы с его экспансией [2, 8]. С другой стороны, многие протандрические виды имеют важное коммерческое значение [например, 5, 7]. В данном контексте математическое моделирование популяционной динамики протандрических видов может стать важным инструментом для оценки сценариев управления и разработки оптимальных стратегий контроля их численности.

При построении модели предполагается, что на начало очередного сезона размножения популяция представлена двумя группами: самцами и самками; при этом уровень рождаемости определяется количеством самок. Регуляция численности популяции осуществляется через плотностно-зависимую регуляцию рождаемости, когда внутривидовая конкуренция за ресурсы ведет к снижению скорости роста популяции. В частности, взрослые особи *C. fornicata* в процессе питания поглощают свои личинки, при этом скорость их потребления определяется наличием альтернативных видов пищи, в частности фитопланктона [6]. Отметим, что данный аспект в условиях высокой численности популяции и нехватки пищевых ресурсов как раз соответствует плотностно-зависимой регуляции рождаемости. Также на структуру популяции и воспроизводство оказывают влияние процессы смены пола, а именно за один шаг во времени часть самцов, повзрослев, меняет пол, пополняя группу самок. Тогда, на начало очередного сезона размножения группа самцов представлена «новорожденными» и выжившими самцами, что еще не поменяли пол. Группа самок включает в себя выживших «старых» самок и тех самцов, что к началу данного сезона размножения поменяли пол. В целом же динамику численности определяют процессы рождаемости и выживаемости, при этом считается, что самцов всегда достаточно и численность «новорожденных» самцов определяется только числом самок [1].

Дополнительно предполагается, что ежегодно реализуется изъятие. В случаях, когда дифференциация особей по какому-либо признаку затруднена, добыча осуществляется из популяции в целом, именно этот случай мы и рассматриваем. Предполагается, что процесс изъятия дискретный по времени, с равными интервалами, соответствующими периоду размножения популяции, при этом количество изъятых особей пропорционально общей численности популяции. Соответственно, динамика численности протандрической популяции с учетом изъятия может быть описана следующими уравнениями:

$$\begin{cases} X_{n+1} = (1 - u) \cdot (a(X_n, Y_n) \cdot Y_n + s \cdot d \cdot X_n) \\ Y_{n+1} = (1 - u) \cdot (s \cdot (1 - d) \cdot X_n + v \cdot Y_n) \end{cases}, \quad (1)$$

где X – численность самцов, Y – численность самок, n – номер периода размножения, функция $a(X, Y)$ характеризует скорость роста популяции, параметр d ($0 \leq d \leq 1$) соответствует доле самцов, которые не поменяли пол, s ($0 < s \leq 1$) – коэффициент выживаемости самок, v ($0 \leq v \leq 1$) – коэффициент выживаемости самцов, u ($0 \leq u \leq 1$) – доля ежегодного изъятия. Функция $a(X, Y)$ выбрана по аналогии с моделью Рикера и имеет вид $a(X, Y) = a \cdot e^{-\alpha X - \beta Y}$, где a – репродуктивный потенциал популяции с учетом выживаемости «новорожденных» самцов, α и β характеризуют интенсивность снижения рождаемости в результате конкуренции за ресурсы между самцами и самками, соответственно.

В ходе работы проведено аналитическое и численное исследование модели (1). Показано, что система (1) имеет две неподвижные точки: нулевое решение, соответствующее гибели всех особей и ненулевое, отражающее развитие попу-

ляции. Найдены условия устойчивости этих решений. Показано, что в модели возникает эффект гидры, то есть возможен рост стационарной численности самцов при увеличении коэффициента изъятия. Найдены условия возникновения эффекта гидры в модели (1) как для численности самцов, так и для популяции в целом. На основе полученных результатов можно заключить, что с ростом значений параметров a , $\rho = \beta/\alpha$ эффект гидры становится более выраженным. Это связано с тем, что изъятие может уменьшать интенсивность процессов внутривидовой конкуренции, что в итоге спровоцирует рост численности популяции. Однако увеличение доли самцов не сменивших пол, а также уменьшение выживаемости самок и самцов подавляют эффект гидры.

Построены параметрические портреты, соответствующие областям устойчивости неподвижных точек, при вариации значений параметров. На основе проведенного параметрического анализа можно заключить, что в модели динамики популяции с изменяющимся половым составом при увеличении потенциальных репродуктивных возможностей особей с учетом регуляции рождаемости возникают колебания численности, имеющие весьма сложную временную организацию. При этом сценарий потери устойчивости определяется значением параметра, характеризующего экологическое лимитирование. Действительно, на рис. 1а, б видно, что, при малых значениях параметра $\rho = \beta/\alpha$, с его обратным ходом неподвижная точка теряет устойчивость по сценарию Фейгенбаума, переживая каскад бифуркаций удвоения периода, а при большем ρ – по сценарию Неймарка-Сакера, образуя инвариантную кривую. По факту видно, что увеличение экологического лимитирования, а именно конкурентоспособности самок может стабилизировать динамику. При этом рост репродуктивного потенциала популяции вне зависимости от значений параметра ρ ведет лишь к росту стационарной численности с последующей потерей устойчивости, которая сопровождается усложнением динамики и возникновением колебаний (рис. 1в, г).

Также приведенные на рис. 1а, б бифуркационные диаграммы демонстрируют, что рост изъятия расширяет область устойчивости нетривиальной неподвижной точки: потеря устойчивости по сценарию Неймарка-Сакера сдвигается в сторону больших значений ρ . Дополнительно были построены карты динамических режимов, анализ которых позволил идентифицировать возникновение мультистабильности в модели (1). В частности, приведенные на рис. 2 бассейны притяжения демонстрируют, что при вариации начального условия притягивающими оказываются разные динамические режимы. В частности, возможно сосуществование устойчивого равновесия и 3-цикла (рис. 2), и режимов динамики, возникших в результате потери их устойчивости.

Таким образом, на основе исследования предложенной модели показано, что в протандрических популяциях, динамика которых может быть описана подобными системами, возникают колебания, как регулярные, так и нерегулярные. Продемонстрировано, что возможна смена наблюдаемого режима динамики в силу вариации текущего состава популяции из-за влияния внешних факторов или

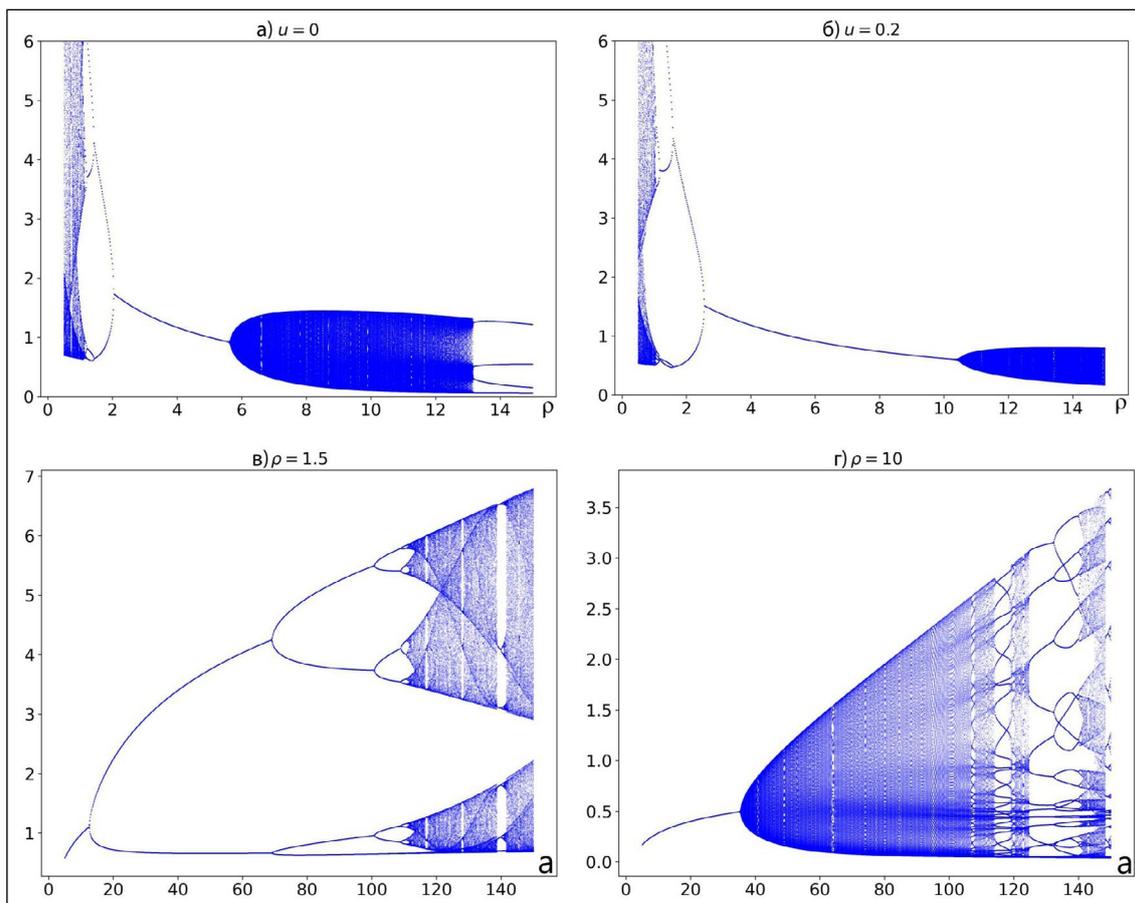


Рис. 1. Бифуркационные диаграммы по фазовой переменной x при следующих значениях параметров: а, б) $a = 60, v = 0.2, d = 0.2, s = 0.5$; в, г) $v = 0.2, d = 0.2, s = 0.5, u = 0$, где $\rho = \beta/\alpha$

Fig. 1. Bifurcation diagrams according to phase variable x for the following parameters: а, б) $a = 60, v = 0.2, d = 0.2, s = 0.5$; в, г) $v = 0.2, d = 0.2, s = 0.5, u = 0$, где $\rho = \beta/\alpha$

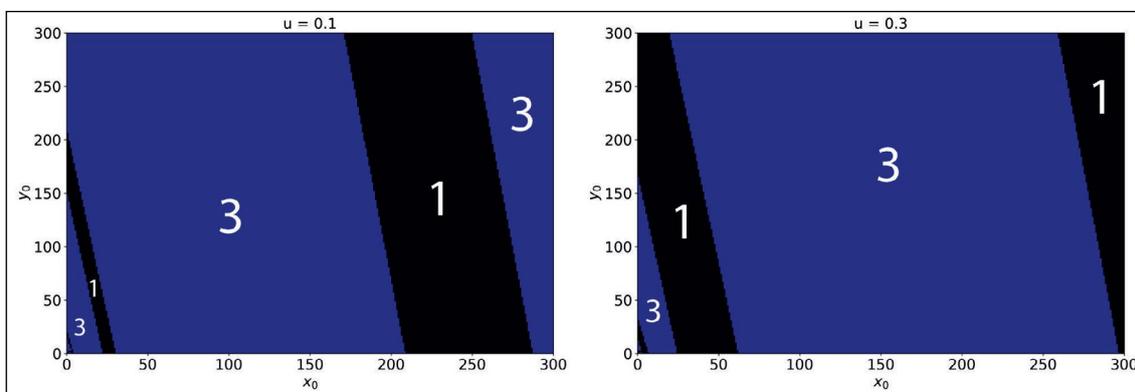


Рис. 2. Бассейны притяжения модели при $a = 120, v = 0.1, d = 0.1, s = 0.5, \rho = 3$

Fig. 2. Basins of attraction of the model at $a = 120, v = 0.1, d = 0.1, s = 0.5, \rho = 3$

же изменяющейся доли изъятия. Выявленный эффект гидры усложняет контроль численности, поскольку усиление изъятия может не снижать, а, напротив, увеличивать численность популяции, что нежелательно в случае борьбы с инвазивными видами. В целом, обнаруженные явления мультистабильности и эффекта гидры подчеркивают необходимость их учета при разработке стратегий регулирования численности.

Работа выполнена при финансовой поддержке Минобрнауки РФ (соглашение № 075-02-2025-1638/1 от 10.03.2025)

ЛИТЕРАТУРА:

1. Громыко А. А., Неверова Г. П., Математическое моделирование динамики популяции с протандрией // Информатика и системы управления. 2025. № 1(83), С. 36–45.
2. Active management is required to turn the tide for depleted *Ostrea edulis* stocks from the effects of overfishing, disease and invasive species / Helmer, L., Farrell, P., Hendy, I., Harding, S., Robertson, M., & Preston, J. // PeerJ. 2019. Vol. 7.
3. Ecological and evolutionary consequences of alternative sex-change pathways in fish / Benvenuto C., Coscia I., Chopelet J., Sala-Bozano M. and others // Scientific Reports. 2017. Vol. 7, № 1. P. 1–12.
4. Eric L. Charnov. The theory of sex allocation. New Jersey: Princeton university press, 1982. 355 p.
5. Moore, B. R., Stapley, J. M., Williams, A. J. & Welch, D. J. Overexploitation causes profound demographic changes to the protandrous hermaphrodite king threadfin (*Polydactylus macrochir*) in Queensland's Gulf of Carpentaria, Australia // Fish. Res. 2017. P. 187, 199–208.
6. Pechenik J. A., Blanchard M., Rotjan R. Susceptibility of larval *Crepidula fornicata* to predation by suspension-feeding adults // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2004. T. 306. № 1, P. 75–94.
7. Roberts, B. H., Morrongiello, J. R., Morgan, D. L., King, A. J., Saunders, T. M., & Crook, D. A. Faster juvenile growth promotes earlier sex change in a protandrous hermaphrodite (barramundi *Lates calcarifer*) // Scientific reports. 2021. Vol. 11(1), P. 2276.
8. Valdizan, A., Beninger, P. G., Cognie, B., & Decottignies, P. External fertilization and excapsular development in *Crepidula fornicata*: evaluating the risk of invasion control by dredging, crushing, and on-site rejection // Aquatic living resources. 2009. Vol. 22(1), P. 21–28.
9. Yamaguchi, S. Time required for sex change in teleost fishes: hormonal dynamics shaped by selection // Journal of theoretical biology. 2016. Vol. 407, P. 339–348.

REFERENCES:

1. Gromyko A. A., Neverova G. P., Mathematical modeling of the dynamics of the population with Protandria. *Informatics and management systems*. 2025, no. 1(83), pp. 36–45.

2. Active management is required to turn the tide for depleted *Ostrea edulis* stocks from the effects of overfishing, disease and invasive species / Helmer, L., Farrell, P., Hendy, I., Harding, S., Robertson, M., & Preston, J. *PeerJ*. 2019, vol. 7. 18 p.
3. Ecological and evolutionary consequences of alternative sex-change pathways in fish / Benvenuto C., Coscia I., Chopelet J., Sala-Bozano M. and others. *Scientific Reports*. 2017, vol. 7, no. 1, pp. 1–12.
4. Eric L. Charnov. The theory of sex allocation. New Jersey: Princeton university press, 1982. 355 p.
5. Moore, B. R., Stapley, J. M., Williams, A. J. & Welch, D. J. Overexploitation causes profound demographic changes to the protandrous hermaphrodite king threadfin (*Polydactylus macrochir*) in Queensland's Gulf of Carpentaria, Australia. *Fish. Res.* 2017, pp. 187, 199–208.
6. Pechenik J. A., Blanchard M., Rotjan R. Susceptibility of larval *Crepidula fornicata* to predation by suspension-feeding adults. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2004, vol. 306, no. 1, pp. 75–94.
7. Roberts, B. H., Morrongiello, J. R., Morgan, D. L., King, A. J., Saunders, T. M., & Crook, D. A. Faster juvenile growth promotes earlier sex change in a protandrous hermaphrodite (*barramundi Lates calcarifer*). *Scientific reports*. 2021, vol. 11(1), pp. 2276.
8. Valdizan, A., Beninger, P. G., Cognie, B., & Decottignies, P. External fertilization and excapsular development in *Crepidula fornicata*: evaluating the risk of invasion control by dredging, crushing, and on-site rejection. *Aquatic living resources*. 2009, vol. 22(1), pp. 21–28.
9. Yamaguchi, S. Time required for sex change in teleost fishes: hormonal dynamics shaped by selection. *Journal of theoretical biology*. 2016, vol. 407, pp. 339–348.