

УДК: 51-76:574.34

Промысловое воздействие на динамику популяции с возрастной и половой структурой: оптимальный равновесный промысел и эффект гидры

О. Л. Ревуцкая^а, Е. Я. Фрисман^б

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

E-mail: ^а oksana-rev@mail.ru, ^б frisman@mail.ru

Получено 06.06.2022.

Принято к публикации 05.07.2022.

На основе дискретной по времени математической модели изучено влияние избирательного промысла с постоянной долей изъятия на динамику численности популяции с возрастной и половой структурой. При построении модели предполагается, что рождаемость популяции зависит от соотношения численностей полов и количества формируемых пар. Регуляция роста численности осуществляется путем лимитирования выживаемости молоди, когда с увеличением численностей половозрелых классов уменьшается выживаемость неполовозрелых особей. Рассмотрены случаи, когда изъятие осуществляется только из младшего возрастного класса либо из группы половозрелых самок или самцов. Выявлено, что изъятие зрелых самцов или самок на оптимальном уровне оказывается ответственным за изменение соотношения самок и самцов (с учетом среднего размера гарема). Показано, что максимальное число добытых самцов достигается либо при такой доле изъятия, когда изымается их избыточное количество и устанавливается баланс полов, либо при такой оптимальной доле изъятия, при которой соотношение полов смещено в сторону размножающихся самок. Оптимальный промысел самок, при котором добывается их наибольшее количество, либо сохраняет ранее существующий дефицит взрослых самцов, либо ведет к избытку самцов, либо приводит к установлению баланса полов. Обнаружено, что в зависимости от популяционных параметров для всех рассмотренных вариантов промысла может наблюдаться эффект гидры, т. е. увеличение равновесной численности изымаемого половозрелого класса (сразу после размножения) с ростом доли изъятия. Избирательный промысел, вследствие которого возникает эффект гидры, приводит одновременно к увеличению численности оставшейся части популяции после размножения и росту количества добытых особей. При этом численность эксплуатируемой группы после воспроизводства может быть даже выше, чем без эксплуатации. Равновесный промысел с оптимальной долей изъятия хотя и обеспечивает добычу максимально возможного количества особей, однако приводит к снижению численности популяции. Эффект гидры отмечается при меньших величинах доли изъятия, чем оптимальная доля. Вместе с тем следствием эффекта гидры может оказаться более высокая численность половозрелой группы при оптимальной эксплуатации по сравнению с тем уровнем, который отмечался в отсутствии промысла.

Ключевые слова: дискретная во времени модель, возрастная и половая структура, плотностно-зависимая регуляция, промысел, устойчивость, эффект гидры

Работа выполнена в рамках государственного задания Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН.

UDC: 51-76:574.34

Harvesting impact on population dynamics with age and sex structure: optimal harvesting and the hydra effect

O. L. Revutskaya^a, E. Ya. Frisman^b

Institute for Complex Analysis of Regional Problems, Far Eastern Branch of RAS,
4 Sholom-Aleikhem st., Birobidzhan, 679016, Russia

E-mail: ^a oksana-rev@mail.ru, ^b frisman@mail.ru

Received 06.06.2022.

Accepted for publication 05.07.2022.

Based on the time-discrete model, we study the effect of selective proportional harvesting on the population dynamics with age and sex structure. When constructing the model, we assume that the population birth rate depends on the ratio of the sexes and the number of formed pairs. The regulation of population growth is carried out by limiting the juvenile's survival when the survival of immature individuals decreases with an increase in the numbers of sex and age classes. We consider cases where the harvest is carried out only from a younger age class or from a group of mature females or males. We find that the harvesting of males or females at the optimal level is responsible for changing the ratio of females to males (taking into account the average size of the harem). We show that the maximum number of harvested males is achieved either at such a harvest rate when their excess number is withdrawn and the balance of sexes is established or at such an optimal catch quota at which the sex ratio is shifted towards breeding females. Optimal female harvesting, in which the highest number of them are taken, either maintains a preexisting shortage of adult males or leads to an excess of males or the fixing of a sex balance. We find that, depending on the population parameters for all considered harvesting strategies, the hydra effect can observe, i. e., the equilibrium size of the exploited sex and age-specific group (after reproduction) can increase with the growth of harvesting intensity. The selective harvesting, due to which the hydra effect occurs, simultaneously leads to an increase remaining population size and the number of harvested individuals. At the same time, the size of the exploited group after reproduction can become even more than without exploitation. Equilibrium harvesting with the optimal harvest rate that maximizes yield leads to a population size decrease. The effect of hydra is at lower values of the catch quota than the optimal harvest rate. At the same time, the consequence of the hydra effect may be a higher abundance of the age-sex group under optimal exploitation compared to the level observed in the absence of harvesting.

Keywords: discrete-time model, age and sex structure, density-dependent regulation, harvest, stability, hydra effect

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2022, vol. 14, no. 5, pp. 1107–1130 (Russian).

The work was performed within the scope of the state task of the Institute for Complex Analysis of Regional Problems FEB RAS.

1. Введение

Для многих популяций промысловых видов животных антропогенное изъятие оказывается такой же неотъемлемой частью биологического цикла, как процессы размножения и естественной смертности. В силу соизмеримого, а порой и более значительного воздействия на экосистемы (по сравнению с другими антропогенными факторами) промысел является ключевым элементом в управлении популяциями.

В структурированных популяциях промысловому изъятию зачастую оказываются подвержены только особи определенного возрастного класса (стадии развития) и пола. Для одних видов животных экономически или экологически (с позиций рационального природопользования) целесообразно добывать только взрослых особей, для других — молодых особей. Так, осетровые, сиговые и лососевые рыбы в зависимости от возраста имеют разную промысловую ценность [Фрисман, Ласт, 2005]. Заметим, что последствия дифференцированного промысла по возрасту (стадиям развития) достаточно хорошо изучены [Скалецкая, Фрисман, Шапиро, 1979; Абакумов, 1993; Freckleton et al., 2003; Cameron, Benton, 2004; Фрисман, Ласт, 2005; Hunter, Caswell, 2005; Wallace, Leslie, Coulson, 2013; Абакумов, Израильский, 2016; Неверова, Абакумов, Фрисман, 2016, 2017; Ревуцкая, Фрисман, 2017; Neverova et al., 2018]. В то время как влияние изъятия особей разного пола на популяционную динамику изучено меньше [Snyder, Freidenfelds, Miller, 2014; Ревуцкая, Кулаков, Фрисман, 2018; Stubberud et al., 2019]. Вместе с тем рассмотрение селективного промысла по полу особенно актуально для видов, где самки и самцы различаются по поведению, морфологии или экономической ценности. Например, изъятие взрослых самцов достаточно часто встречается при коммерческом промысле или трофейной охоте [Ginsberg, Milner-Gulland, 1994; Whitman et al., 2004; Nilsen, Solberg, 2006; Milner, Nilsen, Andreassen, 2007; Данилкин, 2010; Zhdanova et al., 2017]. Изъятие зрелых самок зачастую сопровождается или осуществляется одновременно с другими половозрастными группами. При этом повышенная промысловая смертность самок может объясняться, например, более крупными размерами по сравнению с самцами, в частности у некоторых видов рыб [Рыбы. . . , 2015]. Следует отметить, что в некоторых случаях выборочное изъятие особей по признаку пола может привести к нарушению соотношения полов, что впоследствии негативно отражается на популяционной динамике [Milner-Gulland et al., 2003; Miller, Inouye, 2011, 2013; Zhdanova et al., 2017]. Несмотря на то что многие виды хорошо размножаются при сильно смещенном соотношении полов, даже у высокополигинных видов есть минимальная доля самцов, необходимая для поддержания воспроизводства. Так, для популяций сайгака [Milner-Gulland et al., 2003] и окуня [Langangen et al., 2011] есть свидетельства сокращения их численности, вероятнее всего вызванные добычей самцов.

Одним из ожидаемых результатов при добыче особей из популяции является снижение ее численности. Это свойство учитывается при управлении вредными и инвазивными видами, когда требуется искоренить популяцию или уменьшить число особей до безопасного уровня [Zipkin et al., 2009]. При этом в случае эксплуатации ценных видов снижение размера популяции в результате промысла не должно приводить к их вырождению. В последние годы все чаще появляются исследования, в которых показывается, что промысел может демонстрировать довольно неожиданный результат — так называемый эффект гидры [Zipkin et al., 2009; Abrams, 2009; Liz, Ruiz-Herrera, 2012; Hilker, Liz, 2013]. Он описывает увеличение численности популяции с ростом величины изъятия (отсюда и название эффекта: у мифической гидры на месте отсеченных голов отрастали новые). Феномен увеличения численности популяции в ответ на повышенную смертность (в том числе и в результате промысла) также называют терминами «парадоксальное увеличение» [Seno, 2008] и «сверхкомпенсация» [Zipkin et al., 2009]. Одним из основных механизмов, приводящих к эффекту гидры в дискретных по времени популяционных моделях, является сверхкомпенсирующая плотностно-зависимая регуляция роста численности [Abrams,

2009; Фрисман и др., 2019]. В результате изъятия уменьшается текущий размер популяции, что освобождает ее от конкурентного давления и принципиально замедляет дальнейшее падение численности. Это может привести к увеличению количества особей, воспроизводимых в популяции в сбалансированном режиме [Hilker, Liz, 2013]. Данный эффект отмечается как для однородных, так и структурированных популяций [Abrams, 2009; Hilker, Liz, 2013; Zipkin et al., 2009; Liz, Pilarczyk, 2012]. Ряд теоретических и эмпирических исследований показал, что эффект гидры может наблюдаться у некоторых видов растений, насекомых и рыб [Abrams, 2009; Zipkin et al., 2009].

Зачастую эффект гидры обнаруживается в дискретных по времени моделях динамики популяций с учетом промысла до размножения [Abrams, 2009]. Вместе с тем при промысле после размножения, преобладающем в обычной практике природопользования [Kokko, 2001], эффект гидры может существовать в скрытой форме [Hilker, Liz, 2013]. Основное различие между моделями с промыслом до и после размножения состоит во времени, когда регистрируется численность (плотность) популяции. Действительно, если измерять численность популяции сразу после размножения, то эти два варианта промысла идентичны [Liz, Ruiz-Herrera, 2012; Hilker, Liz, 2013]. С биологической точки зрения динамика популяции является результатом сочетания отдельных процессов (воспроизводства и промысла) и любая разница в размере популяции зависит только от того, когда популяция отобрана [Åström et al., 1996; Cid, Hilker, Liz, 2014]. Последовательность процессов воспроизводства и промысла в двух этих моделях остается неизменной, то есть каждый процесс изъятия следует за процессом воспроизводства, а также предшествует ему. Следовательно, условия устойчивости двух этих вариантов промысла одинаковы, как и размеры популяции после каждого конкретного процесса [Åström et al., 1996]. Количественные различия обусловлены только временем учета размера популяции, причем если численность фиксируется после воспроизводства, то получается более высокая оценка численности (плотности) популяции, чем при учете после промысла [Hilker, Liz, 2013]. Отметим, что сохранение условий устойчивости нетривиальных равновесий при изъятии до и после размножения в дискретных по времени моделях динамики численности структурированных популяций отмечалось ранее [Неверова, Абакумов, Фрисман, 2017, Ревуцкая, Кулаков, Фрисман, 2021].

В предшествующих работах нами была предложена и исследована дискретная по времени модель динамики численности структурированной по возрасту и полу популяции, как в случае отсутствия промысла [Ревуцкая и др., 2017а, 2017б], так и при его наличии [Ревуцкая, Кулаков, Фрисман, 2018]. В настоящей работе продолжен анализ предложенной ранее математической модели и на его основе исследуется влияние избирательного промысла на динамику численности и условия появления эффекта гидры в структурированной популяции. Рассматриваются ситуации, когда изъятие особей осуществляется либо из младшего возрастного класса, либо из групп половозрелых самцов или самок. Отдельно выделяется оптимальный стационарный промысел, который обеспечивает максимальный равновесный уровень промыслового изъятия при условии невырождения популяции. Сопоставляются величина оптимального промысла и границы существования эффекта гидры. Заметим, что эффект гидры исследуется только в области устойчивости нетривиального равновесия предложенной модели.

2. Описание модели популяции с возрастной и половой структурой и избирательным промыслом

Рассмотрим динамику численности популяции с сезонным характером размножения, которая может быть представлена совокупностью трех групп: младшей, включающей неполовозрелых особей, и двух старших, представленных самками и самцами, участвующими в размножении. Обозначим численности выделенных групп через P , F и M соответственно и будем рассматривать их в качестве переменных модели. За временной шаг моделирования будем принимать

промежуток между сезонами размножения. Численность популяции изменяется вследствие воспроизводства младших возрастов (с учетом процессов, описываемых функцией образования пар C), перехода особей младшего возраста в старшие в процессе их выживаемости, выживания особей старших возрастов и дифференцированного промысла.

На рис. 1 представлены схемы годового цикла изменения численности популяции с учетом дифференцированного промысла, осуществляющегося после периода размножения. Предполагается, что в результате промысла изымается некоторая постоянная доля особей только из одной половозрастной группы: либо из младшего возрастного класса (т. е. группы, состоящей из неполовозрелых особей, независимо от их пола) (рис. 1, а), либо из группы половозрелых самцов (рис. 1, б), либо из группы половозрелых самок (рис. 1, в).

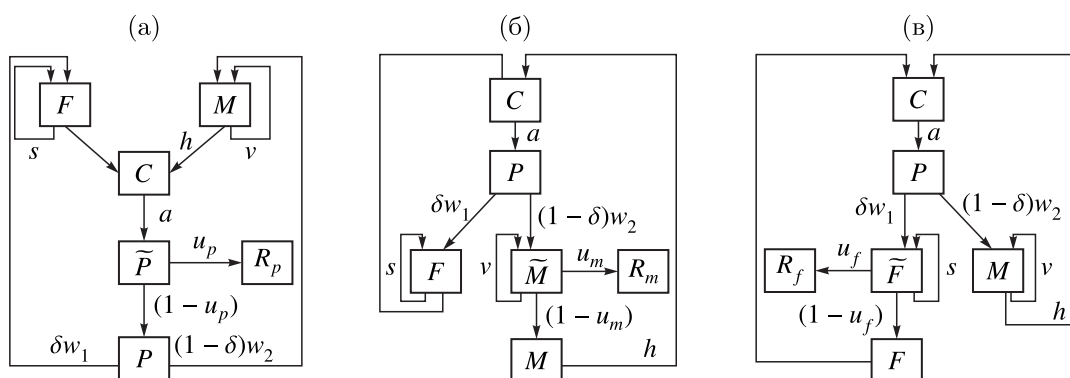


Рис. 1. Граф жизненного цикла популяции, состоящей из неполовозрелых особей P , половозрелых самок F и самцов M , с учетом промысла (а) неполовозрелых особей, (б) самцов и (в) самок

Полный цикл процессов внутри одного временного шага, соответствующего длине поколения, начинается с размножения и заканчивается промыслом. Будем различать численность особей эксплуатируемой части популяции сразу после размножения, но до момента промысла (обозначим через \tilde{P} , \tilde{F} , \tilde{M}), и количество особей, оставшихся после промысла (P , F , M).

Процессы изменения численности характеризуются следующими величинами: a — коэффициент рождаемости, δ — доля самок среди новорожденных, w_1 и w_2 — выживаемость неполовозрелых, а s и v — выживаемость половозрелых самок и самцов соответственно. Численности эксплуатируемых классов до промысла и после него связаны соотношениями $P = \tilde{P}(1 - u_p)$, $M = \tilde{M}(1 - u_m)$, $F = \tilde{F}(1 - u_f)$, где u_p , u_f и u_m — постоянные доли изъятия неполовозрелых особей, половозрелых самок и самцов соответственно. Следовательно, величины $(1 - u_p)$, $(1 - u_m)$ и $(1 - u_f)$ описывают выживаемость после промысла соответствующего половозрастного класса. При этом численности неэксплуатируемых половозрастных групп до и после промысла не отличаются. Величины R_p , R_m и R_f соответствуют количеству изъятых особей из младшего возрастного класса, половозрелых самок и самцов соответственно.

Динамику численности выделенных половозрастных групп в отсутствие промысла можно записать в виде системы трех рекуррентных уравнений, которая была подробно исследована ранее [Ревуцкая и др., 2017а, 2017б] и имеет вид

$$\begin{cases} P_{n+1} = a \min \left(F_n, \frac{2F_n M_n}{F_n + M_n} \right), \\ F_{n+1} = \delta(1 - \alpha P_n - \beta(F_n + M_n))P_n + sF_n, \\ M_{n+1} = (1 - \delta)(1 - \alpha P_n - \beta(F_n + M_n))P_n + vM_n, \end{cases} \quad (1)$$

где n — номер сезона размножения.

Используемая в первом уравнении системы (1) функция образования пар $C_n = \min\left(F_n, \frac{2F_n M_n}{\frac{F_n}{h} + M_n}\right)$, определяющая число оплодотворенных самок, задана в виде, позволяющем избежать «завышения» рождаемости для популяций, в которых самки способны давать потомство один раз за сезон размножения [Bessa-Gomes, Legendre, Clobert, 2010]. Параметр h соответствует среднему размеру гарема и характеризует тип брачных отношений в популяции (при моногамии $h = 1$, при полигинии $h > 1$, при полиандрии $h < 1$).

Условие переключения данной функции соответствует балансу полов в популяции и имеет вид $F_n = hM_n$, где hM_n — это число самок, которое может быть потенциально оплодотворено самцами численностью M со средним размером гарема h . Другими словами, пока самцов достаточно ($M_n \geq \frac{F_n}{h}$), число образуемых пар (и число потенциально оплодотворенных самок) соответствует количеству половозрелых самок: $\min\left(F_n, \frac{2F_n M_n}{\frac{F_n}{h} + M_n}\right) = F_n$. В случае недостатка самцов, участвующих в размножении ($M_n < \frac{F_n}{h}$), количество сформированных пар (и число потенциально оплодотворенных самок) рассчитывается как среднее гармоническое число самок и самцов (с учетом половых потенциалов самцов h) в популяции, т. е. $\min\left(F_n, \frac{2F_n M_n}{\frac{F_n}{h} + M_n}\right) = \frac{2F_n M_n}{\frac{F_n}{h} + M_n}$.

Плотностная регуляция роста численности популяции осуществляется путем лимитирования выживаемости молоди, которая задается кусочно-линейной функцией численностей всех возрастных групп: $w_1 = w_2 = 1 - \alpha P - \beta(F + M)$. Коэффициенты α и β характеризуют интенсивность снижения выживаемости молоди. При отрицательных значениях, возникающих при больших значениях численностей, функция выживаемости молоди обнуляется. С биологической точки зрения это можно интерпретировать как полную гибель приплода соответствующего года в силу высокой внутривидовой конкуренции за ресурсы.

Переходя к новым безразмерным переменным $p = \alpha P$, $f = \alpha F$, $m = \alpha M$ — «относительным» численностям, — модель (1) можно записать в виде

$$\begin{cases} p_{n+1} = a \min\left(f_n, \frac{2f_n m_n}{\frac{f_n}{h} + m_n}\right), \\ f_{n+1} = \delta(1 - p_n - \rho(f_n + m_n))p_n + sf_n, \\ m_{n+1} = (1 - \delta)(1 - p_n - \rho(f_n + m_n))p_n + vm_n, \end{cases} \quad (2)$$

где коэффициент $\rho = \frac{\beta}{\alpha}$ характеризует относительный вклад половозрелых особей в плотностно-зависимое лимитирование выживаемости молоди.

Границы области устойчивости неподвижных точек системы (2) находятся на основе характеристического многочлена $\lambda^3 + S\lambda^2 + H\lambda + J = 0$ и задаются гиперповерхностями, соответствующими разным типам бифуркаций коразмерности 1: 1) транскритической (TC) $H = -J - 1 - S$ при $\lambda = 1$; 2) удвоения периода (PD) $H = J - 1 + S$ при $\lambda = -1$; 3) Неймарка – Сакера (NS) $H = SJ - J^2 + 1$ при $\lambda = e^{\pm i\varphi}$ и $|\lambda| = 1$ [Ревуцкая и др., 2017].

Далее в модели (2) учитывается влияние промысла. При промысле молоди система (2) должна быть преобразована к виду

$$\begin{cases} p_{n+1} = a \min\left(f_n, \frac{2f_n m_n}{\frac{f_n}{h} + m_n}\right)(1 - u_p), \\ f_{n+1} = \delta(1 - p_n - \rho(f_n + m_n))p_n + sf_n, \\ m_{n+1} = (1 - \delta)(1 - p_n - \rho(f_n + m_n))p_n + vm_n. \end{cases} \quad (3)$$

Стационарные численности, соответствующие координатам неподвижной точки системы (3) при $p_{n+1} = p_n = \bar{p}$, $f_{n+1} = f_n = \bar{f}$, $m_{n+1} = m_n = \bar{m}$, зависят от соотношения полов. В случае когда самцов в равновесном состоянии популяции достаточно (т. е. $\bar{m} \geq \frac{\bar{f}}{h}$), число образуемых пар соответствует количеству половозрелых самок, т. е. $\min\left(f, \frac{2fm}{\bar{f}+m}\right) = f$, и координаты ненулевой неподвижной точки определяются по следующим формулам:

– после промысла:

$$\bar{p}^{(1)} = \frac{(1-v)(s + a\delta(1-u_p) - 1)}{\rho((s-v)\delta + 1 - s) + a\delta(1-v)(1-u_p)}, \quad \bar{f}^{(1)} = \frac{1}{a(1-u_p)}\bar{p}^{(1)}, \quad \bar{m}^{(1)} = \frac{(1-\delta)(1-s)}{a\delta(1-v)(1-u_p)}\bar{p}^{(1)}; \quad (4)$$

– после размножения, но до промысла:

$$\bar{\bar{p}}^{(1)} = \frac{\bar{p}^{(1)}}{1-u_p}, \quad \bar{\bar{f}}^{(1)} = \bar{f}^{(1)}, \quad \bar{\bar{m}}^{(1)} = \bar{m}^{(1)}. \quad (4^*)$$

В случае недостатка самцов, участвующих в размножении ($\bar{m} < \frac{\bar{f}}{h}$), количество сформированных пар рассчитывается как среднее гармоническое число самок и самцов (с учетом половых потенциалов самцов h) в популяции, т. е. $\min\left(f, \frac{2fm}{\bar{f}+m}\right) = \frac{2fm}{\bar{f}+m}$, и координаты ненулевой неподвижной точки определяются по следующим формулам:

– после промысла:

$$\bar{p}^{(2)} = \frac{(1-s)(1-v)((1-\delta)h(s + 2a\delta(1-u_p) - 1) - \delta(1-v))}{((s-v)\delta + 1 - s)((1-s)(1-\delta)h + (1-v)\delta)\rho + 2ah\delta(1-\delta)(1-s)(1-v)(1-u_p)}, \quad (5)$$

$$\bar{f}^{(2)} = \frac{(1-s)(1-\delta)h + (1-v)\delta}{(1-s)2ah(1-\delta)(1-u_p)}\bar{p}^{(2)}, \quad \bar{m}^{(2)} = \frac{(1-s)(1-\delta)h + (1-v)\delta}{(1-v)2ah\delta(1-u_p)}\bar{p}^{(2)};$$

– после размножения, но до промысла:

$$\bar{\bar{p}}^{(2)} = \frac{\bar{p}^{(2)}}{1-u_p}, \quad \bar{\bar{f}}^{(2)} = \bar{f}^{(2)}, \quad \bar{\bar{m}}^{(2)} = \bar{m}^{(2)}. \quad (5^*)$$

Ненулевые положительные значения равновесных численностей системы (3) возможны только при выполнении условия $0 \leq u_p < u_c$, где $u_c = 1 - \frac{1-s}{a\delta}$ – критическое значение для решений (4) и (4*) и $u_c = 1 - \frac{1-s}{2a\delta} - \frac{1-v}{2ah(1-\delta)}$ – для (5) и (5*). Увеличение доли изъятия u_p сверх значения u_c приводит к вырождению всей популяции.

Равенство $\bar{f} = h\bar{m}$ соответствует балансу полов в равновесном состоянии популяции. Подставляя в это равенство выражения для равновесных численностей модели (3), можно получить пороговое значение параметра h_{sw} , которое обеспечивает этот баланс полов:

$$h_{sw} = \frac{\delta(1-v)}{(1-s)(1-\delta)}, \quad (6)$$

что совпадает с условием переключения функции образования пар в модели (2) в отсутствие промысла. Следовательно, если модельные параметры удовлетворяют неравенству $h \geq h_{sw}$, то число самцов, участвующих в размножении, достаточно или превышает их необходимое количество (т. е. $\bar{m} \geq \frac{\bar{f}}{h}$) и величина приплода определяется исключительно численностью половозрелых самок, а равновесные значения численности определяются выражениями $(\bar{p}^{(1)}, \bar{f}^{(1)}, \bar{m}^{(1)})$. Однако при $h < h_{sw}$ в популяции наблюдается явная нехватка самцов ($\bar{m} < \frac{\bar{f}}{h}$), часть самок окажется вне брачных пар и равновесные численности будут соответствовать значениям $(\bar{p}^{(2)}, \bar{f}^{(2)}, \bar{m}^{(2)})$.

При промысле половозрелых самцов система (2) будет преобразована к виду

$$\begin{cases} p_{n+1} = a \min \left(f_n, \frac{2f_n m_n}{\frac{f_n}{h} + m_n} \right), \\ f_{n+1} = \delta(1 - p_n - \rho(f_n + m_n))p_n + s f_n, \\ m_{n+1} = ((1 - \delta)(1 - p_n - \rho(f_n + m_n))p_n + v m_n)(1 - u_m). \end{cases} \quad (7)$$

Если $\bar{m} \geq \frac{\bar{f}}{h}$, то $\min \left(f, \frac{2fm}{\frac{f}{h} + m} \right) = f$ и равновесные численности определяются по следующим формулам:

– после промысла:

$$\begin{aligned} \bar{p}^{(1)} &= \frac{(1 - v(1 - u_m))(s + a\delta - 1)}{((1 - s + v)u_m + s - v)\delta + (1 - s)(1 - u_m)\rho + a\delta(1 - v(1 - u_m))}, & \bar{f}^{(1)} &= \frac{\bar{p}^{(1)}}{a}, \\ \bar{m}^{(1)} &= \frac{(1 - \delta)(1 - s)(1 - u_m)\bar{p}^{(1)}}{a\delta(1 - v(1 - u_m))}, \end{aligned} \quad (8)$$

– до промысла, но после размножения:

$$\bar{\bar{p}}^{(1)} = \bar{p}^{(1)}, \quad \bar{\bar{f}}^{(1)} = \bar{f}^{(1)}, \quad \bar{\bar{m}}^{(1)} = \frac{\bar{m}^{(1)}}{1 - u_m}, \quad (8^*)$$

где $a > \frac{1-s}{\delta}$.

Если $\bar{m} < \frac{\bar{f}}{h}$, то $\min \left(f, \frac{2fm}{\frac{f}{h} + m} \right) = \frac{2fm}{\frac{f}{h} + m}$ и

– после промысла:

$$\begin{aligned} \bar{p}^{(2)} &= \frac{(1 - s)(1 - v(1 - u_m))(1 - \delta)(1 - u_m)h(s + 2a\delta - 1) - \delta(1 - v(1 - u_m))}{h(1 - \delta)(1 - s)(1 - u_m)(G\rho + 2a\delta(1 - v(1 - u_m))) + \rho\delta G(1 - v(1 - u_m))}, \\ \bar{f}^{(2)} &= \frac{(1 - s)(1 - \delta)(1 - u_m)h + (1 - v(1 - u_m))\delta}{2ah(1 - s)(1 - \delta)(1 - u_m)} \bar{p}^{(2)}, \\ \bar{m}^{(2)} &= \frac{(1 - s)(1 - \delta)(1 - u_m)h + (1 - v(1 - u_m))\delta}{2ah\delta(1 - v(1 - u_m))} \bar{p}^{(2)}, \end{aligned} \quad (9)$$

– до промысла, но после размножения:

$$\bar{\bar{p}}^{(2)} = \bar{p}^{(2)}, \quad \bar{\bar{f}}^{(2)} = \bar{f}^{(2)}, \quad \bar{\bar{m}}^{(2)} = \frac{\bar{m}^{(2)}}{1 - u_m}. \quad (9^*)$$

Ненулевые стационарные состояния системы (7) возможны при условии $a > \frac{1-s}{\delta}$ для равновесных решений (8) и (8*) и $0 \leq u_m < u_c$, где $u_c = 1 - \frac{\delta}{\delta v - h(\delta - 1)(s + 2a\delta - 1)}$ – критическое значение изъятия для равновесных решений (9) и (9*).

Условие переключения функции образования пар для модели (7) несложно выразить через долю изъятия самцов:

$$u_{sw} = 1 - \frac{\delta}{(1 - \delta)(1 - s)h + \delta v}. \quad (10)$$

Если $u_m < u_{sw}$, то в популяции устанавливается такое соотношение размножающихся самок и самцов (с учетом среднего размера гарема h), при котором самцов достаточно (т. е. $\bar{m} \geq \frac{\bar{f}}{h}$), и величина приплода зависит только от количества половозрелых самок, а равновесное состояние популяции определяется по формулам (8). Если же $u_m \geq u_{sw}$, то число половозрелых самок в популяции больше, чем число образующихся пар ($\bar{f} > h\bar{m}$), и равновесные численности удовлетворяют выражениям (9). Таким образом, изъятие самцов может изменить как баланс полов, так и долю размножающихся самок среди всех половозрелых: часть самок будут оставаться яловыми из-за банальной нехватки самцов.

При промысле половозрелых самок систему (2) следует переписать в виде

$$\begin{cases} p_{n+1} = a \min \left(f_n, \frac{2f_n m_n}{\frac{f_n}{h} + m_n} \right), \\ f_{n+1} = (\delta(1 - p_n - \rho(f_n + m_n))p_n + s f_n)(1 - u_f), \\ m_{n+1} = ((1 - \delta)(1 - p_n - \rho(f_n + m_n))p_n + v m_n). \end{cases} \quad (11)$$

Если $\bar{m} \geq \frac{\bar{f}}{h}$, то $\min \left(f, \frac{2fm}{\frac{f}{h} + m} \right) = f$ и равновесные численности половозрастных классов определяются по следующим формулам:

– после промысла:

$$\begin{aligned} \bar{p}^{(1)} &= \frac{(1 - v)((s + a\delta)(1 - u_f) - 1)}{\rho((1 - u_f)((s - v)\delta - s) + 1 - \delta u_f) + a\delta(1 - v)(1 - u_f)}, \\ \bar{f}^{(1)} &= \frac{1}{a} \bar{p}^{(1)}, \quad \bar{m}^{(1)} = \frac{(1 - \delta)(1 - s(1 - u_f))}{a\delta(1 - v)(1 - u_f)} \bar{p}^{(1)}, \end{aligned} \quad (12)$$

– после размножения, но до промысла:

$$\bar{p}^{(1)} = \bar{p}^{(1)}, \quad \bar{f}^{(1)} = \frac{\bar{f}^{(1)}}{1 - u_f}, \quad \bar{m}^{(1)} = \bar{m}^{(1)}. \quad (12^*)$$

Если $\bar{m} < \frac{\bar{f}}{h}$, то $\min \left(f, \frac{2fm}{\frac{f}{h} + m} \right) = \frac{2fm}{\frac{f}{h} + m}$ и

– после промысла:

$$\begin{aligned} \bar{p}^{(2)} &= \frac{M(1 - v)((1 - \delta)h((s + 2a\delta)(1 - u_f) - 1) - V)}{(((s - v)(1 - u_f) - u_f)\delta + M)(M(1 - \delta)h + V)\rho + 2ahMV(1 - \delta)}, \\ \bar{f}^{(2)} &= \frac{M(1 - \delta)h + V}{M2ah(1 - \delta)} \bar{p}^{(2)}, \quad \bar{m}^{(2)} = \frac{M(1 - \delta)h + V}{2ahV} \bar{p}^{(2)}, \end{aligned} \quad (13)$$

где $M = 1 - s(1 - u_f)$, $V = \delta(1 - u_f)(1 - v)$;

– после размножения, но до промысла:

$$\bar{p}^{(2)} = \bar{p}^{(2)}, \quad \bar{f}^{(2)} = \frac{\bar{f}^{(2)}}{1 - u_f}, \quad \bar{m}^{(2)} = \bar{m}^{(2)}. \quad (13^*)$$

Ненулевые положительные значения равновесных численностей системы (11) возможны при выполнении условия $0 \leq u_f < u_c$, где $u_c = 1 - \frac{1}{a\delta + s}$ – критическое значение для равновесий (12) и (12*) и $u_c = 1 - \frac{h(1 - \delta)}{(1 - \delta)(s + 2a\delta)h - \delta(1 - v)}$ – для точек (13) и (13*).

Условие переключения от одной функции размножения к другой выразим через долю изъятия зрелых самок:

$$u_{sw} = 1 - \frac{h(1 - \delta)}{hs + (1 - hs - v)\delta}. \quad (14)$$

Если $u_f < u_{sw}$, то самцов в популяции явно недостаточно ($\bar{m} < \frac{\bar{f}}{h}$), и равновесные численности находятся из выражений (13). Условие $u_f \geq u_{sw}$ сдвигает соотношение полов в сторону самцов ($\bar{m} \geq \frac{\bar{f}}{h}$), самцов оказывается достаточно, величина приплода зависит только от численности половозрелых самок, оставшихся после промысла, и равновесное состояние определяется по формулам (12).

Исследование устойчивости равновесных решений моделей (3), (7), (11) было проведено нами ранее и представлено в работе [Ревуцкая, Кулаков, Фрисман, 2018].

Задача оптимизации равновесного промысла для моделей (3), (7), (11) состоит в определении оптимальных долей изъятия $\bar{u}_p^{(k)}$, $\bar{u}_m^{(k)}$ или $\bar{u}_f^{(k)}$ ($k = 1$ при $\bar{m} \geq \frac{\bar{f}}{h}$ и $k = 2$ при $\bar{m} < \frac{\bar{f}}{h}$) и соответствующих равновесных численностей $(\bar{p}_M^{(k)}, \bar{f}_M^{(k)}, \bar{m}_M^{(k)})$, обеспечивающих добычу максимального равновесного количества особей $(\bar{R}_p^{(k)}, \bar{R}_m^{(k)}$ или $\bar{R}_f^{(k)})$ при условии невырождения популяции.

Под эффектом гидры понимается увеличение равновесной численности эксплуатируемой группы популяции с ростом доли ее изъятия, т. е. смертности в результате промысла. Поскольку в данной работе рассматривается промысел после размножения и вычисляемая равновесная численность популяции есть количество особей после промысла, то эффект гидры является скрытый. Для его выявления и исследования анализируются изменения численностей как после промысла, так и сразу после размножения (но до промысла).

Границей области существования эффекта гидры будет служить поверхность $H^{(k)}$, на которой лежат максимальные значения равновесной численности эксплуатируемой части популяции (после размножения). Функциональная зависимость границы $H^{(k)}$ определяется из уравнений $\frac{\partial(\bar{p}^{(k)})}{\partial u_p} = 0$, $\frac{\partial(\bar{m}^{(k)})}{\partial u_m} = 0$ и $\frac{\partial(\bar{f}^{(k)})}{\partial u_f} = 0$ для систем (3), (7) и (11) соответственно. Область существования эффекта гидры лежит в области устойчивости равновесных решений соответствующих систем.

3. Результаты и обсуждение

3.1. Изъятие части особей младшего возрастного класса популяции

Анализ зависимости равновесных численностей от доли изъятия молодежи u_p показывает, что с ростом доли изъятия до ее оптимального значения $\bar{u}_p^{(k)}$ возрастает количество изъятых особей R_p (рис. 2).

Оптимальная доля изъятия молодежи $\bar{u}_p^{(k)}$ системы (3) вычисляется по формуле $\frac{\partial R_p^{(k)}}{\partial u_p} = 0$, где $R_p^{(1)} = u_p (a\bar{f}^{(1)})$, если в популяции достаточно самцов (т. е. $\bar{m} \geq \frac{\bar{f}}{h}$), и $R_p^{(2)} = u_p \left(\frac{2a\bar{f}^{(2)}\bar{m}^{(2)}}{\bar{f}^{(2)} + \bar{m}^{(2)}} \right)$, когда есть дефицит самцов ($\bar{m} < \frac{\bar{f}}{h}$). Подставляя полученные значения оптимальных долей $\bar{u}_p^{(k)}$ в соответствующие выражения равновесных численностей $(\bar{p}^{(k)}, \bar{f}^{(k)}, \bar{m}^{(k)})$, несложно получить равновесные численности популяции $(\bar{p}_M^{(k)}, \bar{f}_M^{(k)}, \bar{m}_M^{(k)})$, обеспечивающие максимум уровня изъятия $\bar{R}_p^{(k)}$. При этом численность молодежи после воспроизводства, но до оптимального промысла, составляет $\bar{p}_M^{(k)} = \frac{\bar{p}^{(k)}}{1 - \bar{u}_p^{(k)}}$. Очевидно, что максимальное количество добытых особей $\bar{R}_p^{(k)}$ при равновесном промысле есть разница равновесной численности молодежи после размножения (но до промысла) и после промысла: $\bar{R}_p^{(k)} = \bar{p}_M^{(k)} - \bar{p}_M^{(k)}$. Превышение интенсивности промысла сверх уровня $\bar{u}_p^{(k)}$ приводит к резкому падению численности всех групп особей, а после достижения критического уровня u_c ведет к их вырождению (рис. 2).

Заметим, что рост доли изъятия молодежи u_p может приводить как к снижению численности половозрастных групп популяции (рис. 2, а, б), так и к их увеличению до определенного уровня (кроме послепромысловой численности молодежи) (рис. 2, в, г). На рис. 2, в, г видно, что

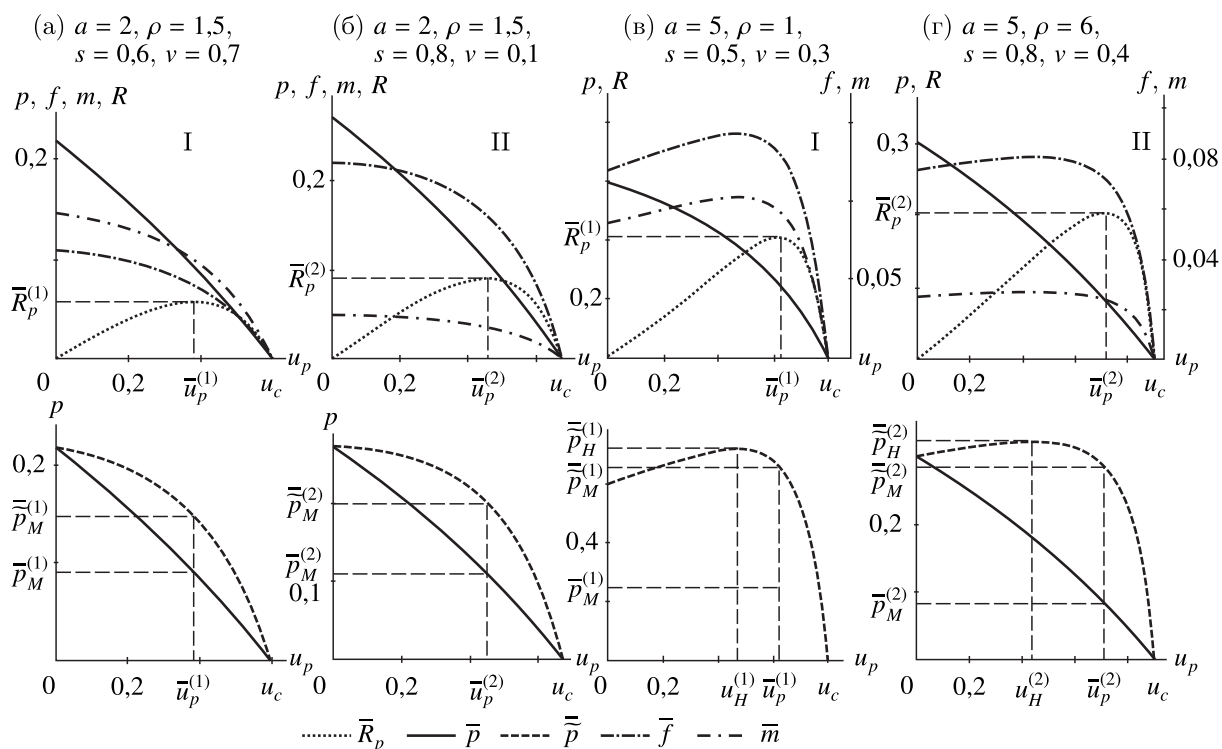


Рис. 2. Зависимость равновесных численностей неполовозрелых особей до промысла \bar{p} и после \bar{p} , зрелых самок \bar{f} и самцов \bar{m} и количества изъятых особей \bar{R}_p системы (3) от доли изъятия молоди u_p при $h = 2$, $\delta = 0,5$. Области I и II соответствуют соотношениям $\bar{m} \geq \frac{\bar{f}}{h}$ (а, в) и $\bar{m} < \frac{\bar{f}}{h}$ (б, г)

с ростом интенсивности изъятия до значения $u_H^{(k)}$ допромысловая численность \bar{p} увеличивается до некоторого уровня $\bar{p}_H^{(k)}$, в то время как послепромысловая численность \bar{p} снижается при всех значениях u_p . Следовательно, здесь имеет место эффект гидры, при котором с ростом доли изъятия u_p равновесная численность эксплуатируемого класса после размножения \bar{p} возрастет.

Значение доли изъятия, при которой наблюдается максимум допромысловой равновесной численности молоди и до уровня которой происходит увеличение количества особей, определяется из уравнения $\frac{\partial(\bar{p}^{(k)})}{\partial u_p} = 0$ и составляет

при $\bar{m} \geq \frac{\bar{f}}{h}$

$$u_H^{(1)} = \frac{(1 - v)(s + a\delta - 1) - L}{a(1 - v)\delta};$$

при $\bar{m} < \frac{\bar{f}}{h}$

$$u_H^{(2)} = \frac{(1 - s)(1 - v)((1 - \delta)(s + 2a\delta - 1)h - \delta(1 - v)) - ((1 - \delta)(1 - s)h + \delta(1 - v))L}{2a(1 - v)(1 - s)(1 - \delta)h\delta},$$

где $L = \sqrt{(1 - s)(1 - v)(\rho(s - v)\delta + (1 - s)(\rho - v + 1))}$.

Отметим, что максимумы равновесных численностей зрелых самок и самцов, которые вычисляются по формулам $\frac{\partial(\bar{f}^{(k)})}{\partial u_p} = 0$ и $\frac{\partial(\bar{m}^{(k)})}{\partial u_p} = 0$ соответственно, достигаются при таком же

значении доли изъятия $u_H^{(k)}$, что и максимальная допромысловая численность молодежи $\bar{p}_H^{(k)}$. Следовательно, рост численностей самок и самцов указывает на наличие эффекта гидры для допромысловой численности молодежи.

На рис. 3, а, в изображены области существования эффекта гидры при разном соотношении полов для параметров, использованных при построении равновесных решений системы (3) на рис. 2, в, г соответственно, на рис. 3, б, г показана трансформация этих областей при увеличении коэффициента рождаемости a .

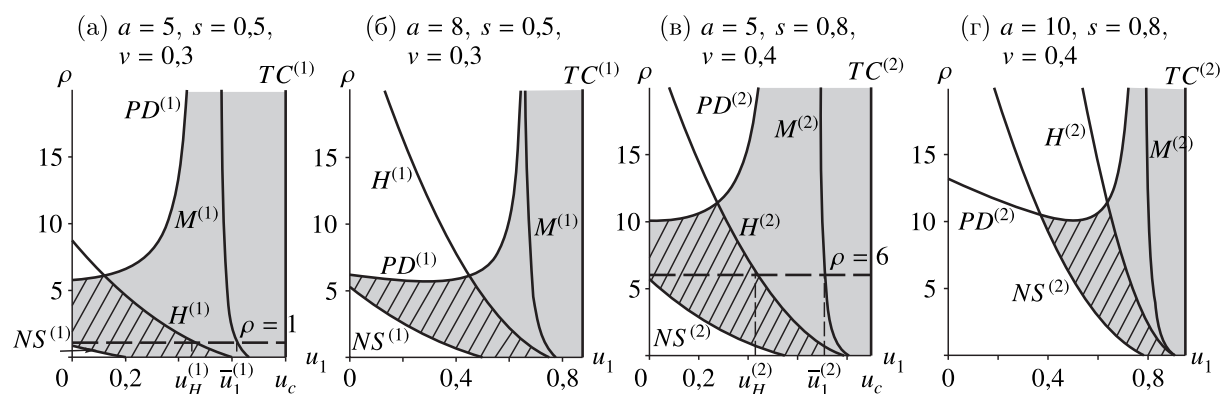


Рис. 3. Области устойчивости (выделена заливкой) и существования эффекта гидры (отмечена штриховкой) равновесных решений системы (3) при $h = 2$, $\delta = 0,5$ на плоскости параметров (u_p, ρ) . TC , NS , PD — линии бифуркаций транскритической, Неймарка–Сакера и удвоения периода соответственно. H — линия максимальных значений допромысловой численности, M — линия оптимальных значений изъятия

Область эффекта гидры ограничена линией максимальных равновесных значений допромысловой численности ($H^{(k)}$), бифуркационными границами Неймарка–Сакера ($NS^{(k)}$) и удвоения периода ($PD^{(k)}$) и осями абсцисс и ординат. Оптимальные значения промысла $\bar{u}_p^{(k)}$, соответствующие максимальному уровню добычи $\bar{R}_p^{(k)}$, лежат на соответствующих кривых $M^{(k)}$. Критические уровни изъятия u_c лежат на соответствующих линиях транскритической бифуркации $TC^{(k)}$.

Дополнительно рассмотрим поведение траекторий системы (3) при разной доле изъятия u_p (рис. 4). Если оценка популяционных параметров располагается в области существования эффекта гидры, то введение изъятия или рост его интенсивности до $u_H^{(k)}$ (рис. 3, а, в) приводит к увеличению численности молодежи после размножения \bar{p} , взрослых самок f и самцов m (рис. 2, в, г, 4). Причем данные численности оказываются выше тех значений, которые наблюдались в популяции без эксплуатации (т. е. при $u_p = 0$).

После пересечения линии максимальных значений допромысловой численности $H^{(k)}$ численности всех половозрастных групп снижаются. Дальнейшее увеличение изъятия u_p смещает оценку параметров к линии оптимальных значений изъятия $M^{(k)}$ (рис. 3, а, в). Промысел с оптимальной долей изъятия $u_p = \bar{u}_p^{(k)}$ обеспечивает стабильную добычу максимального количества особей, однако при таком промысле численности популяции уменьшаются (рис. 4). Последующий рост доли изъятия ведет к снижению численностей. Заметим, что вследствие эффекта гидры, существующего при меньших значениях доли изъятия, численности при оптимальной эксплуатации (после размножения) могут оказаться выше наблюдаемых размеров в отсутствие промысла (рис. 2, в, 4, б). Это можно объяснить близостью границ эффекта гидры и оптимальных значений промысла и соответствующих им значений доли изъятия.

Как видно на рис. 3, рост рождаемости при любом соотношении полов приводит к тому, что область устойчивой динамики равновесных численностей, а вместе с ней и область суще-

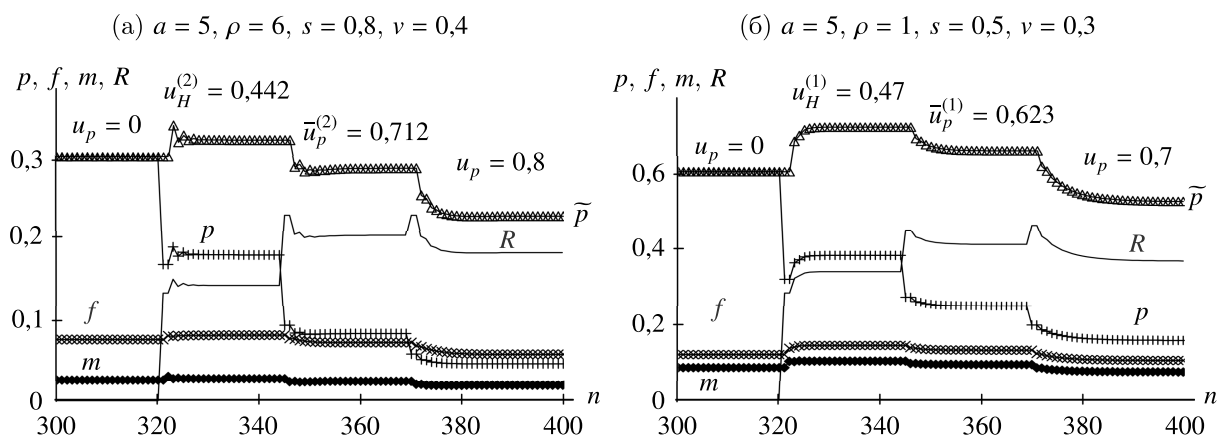


Рис. 4. Траектории системы (3) и количество изъятых особей при $h = 2, \delta = 0,5$ и разных значениях доли изъятия u_p

ствования эффекта гидры смещаются в сторону высоких значений доли изъятия u_p (рис. 3). Линия максимальных значений допромысловой численности $H^{(k)}$ не достигает линии оптимальных значений $M^{(k)}$. Следовательно, значение оптимальной доли больше тех значений изъятия, при которых наблюдается эффект гидры (при любом соотношении полов), т. е. $\bar{u}_p^{(k)} > u_H^{(k)}$.

3.2. Равновесный промысел половозрелых самцов

Рассмотрим изменение стационарных численностей половозрастных групп популяции и количества добытых особей зрелых самцов при возрастающей интенсивности промысла u_m (рис. 5). Если в отсутствие изъятия самцов в популяции наблюдается дефицит самцов ($\bar{m} < \frac{\bar{f}}{h}$) и соотношение полов смещено в сторону размножающихся самок, тогда увеличение доли изъятия самцов u_m не меняет соотношение полов (рис. 5, а). Оптимальная доля изъятия самцов $\bar{u}_m^{(2)}$ вычисляется по формуле $\frac{\partial R_m^{(2)}}{\partial u_m} = 0$, где $R_m^{(2)} = u_m((1 - \delta)(1 - \bar{p}^{(2)} - \rho(\bar{f}^{(2)} + \bar{m}^{(2)}))\bar{p}^{(2)} + v\bar{m}^{(2)})$.

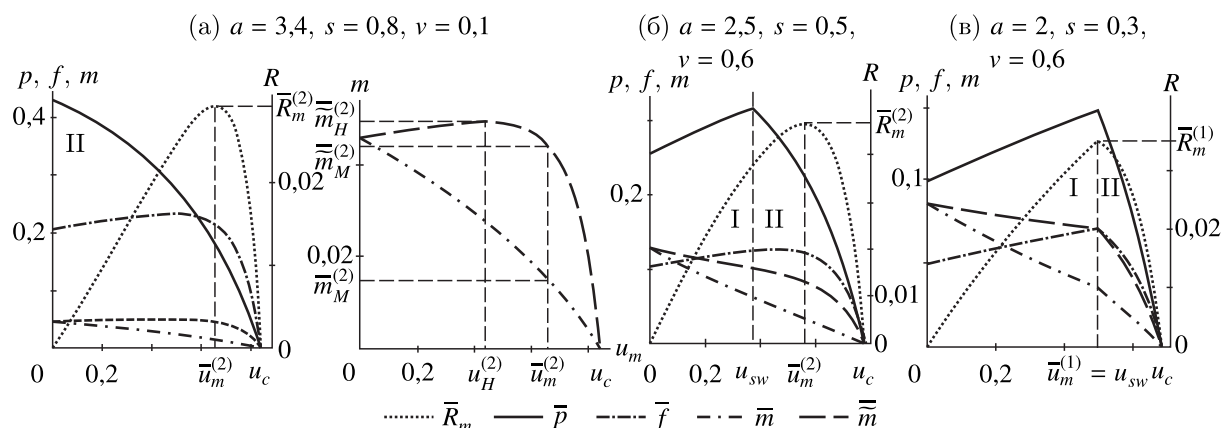


Рис. 5. Зависимость стационарных численностей не половозрелых особей \bar{p} , зрелых самок \bar{f} , самцов до промысла \bar{m} и после \bar{m} и величины промысла \bar{R}_m системы (7) от доли изъятия самцов u_m при $\rho = 1,5, h = 2, \delta = 0,5$. Значения u_{sw} разделяют области I ($\bar{m} \geq \frac{\bar{f}}{h}$) и II ($\bar{m} < \frac{\bar{f}}{h}$)

Когда самцов достаточно в неэксплуатируемой популяции (т. е. $\bar{m} \geq \frac{\bar{f}}{h}$) и соотношение полов смещено в сторону самцов, тогда введение промысла самцов и увеличение доли изъятия u_m сверх порогового уровня u_{sw} приводят к изменению соотношения полов (рис. 5, б, в).

В случае когда $\bar{m} > \frac{\bar{f}}{h}$, локального максимума функции промысла $R_m^{(1)} = u_m((1 - \delta)(1 - \bar{p}^{(1)} - \rho(\bar{f}^{(1)} + \bar{m}^{(1)}))\bar{p}^{(1)} + v\bar{m}^{(1)})$ не существует. Функция $R_m^{(1)}$ возрастает с ростом доли изъятия самцов u_m до порогового значения u_{sw} . Поэтому максимальное количество добытых особей может достигаться при пороговой величине $u_m = u_{sw}$ или при оптимальной доле изъятия $u_m = \bar{u}_m^{(2)}$ в зависимости от соотношения $\bar{u}_m^{(2)}$ и u_{sw} . Если $\bar{u}_m^{(2)} > u_{sw}$, тогда максимум функции промысла достигается при $u_m = \bar{u}_m^{(2)}$ и составляет $\bar{R}_m^{(2)}$ (рис. 5, б). В данном случае результатом равновесного оптимального промысла самцов будет изменение соотношения полов в сторону самок. Если $\bar{u}_m^{(2)} < u_{sw}$, тогда равновесное максимальное значение добытых особей $\bar{R}_m^{(1)}$ достигается при $\bar{u}_m^{(1)} = u_{sw}$ (рис. 5, в). При такой стратегии в популяции изымается избыток самцов и устанавливается баланс полов ($f = h\bar{m}$).

Численность неполовозрелых особей p увеличивается с ростом изъятия самцов u_m , когда в популяции достаточно количество самцов (т. е. $\bar{m} \geq \frac{\bar{f}}{h}$), в противном случае их количество снижается. Рост численности самок при увеличении доли u_m может наблюдаться при как при $\bar{m} \geq \frac{\bar{f}}{h}$, так и при $\bar{m} < \frac{\bar{f}}{h}$. Равновесная численность самцов после промысла \bar{m} всегда демонстрирует снижение. Одновременно с этим равновесная численность самцов после размножения (но до промысла) \bar{m} может демонстрировать эффект гидры (рис. 5, а). При $f > hm$ с ростом доли u_m до $u_H^{(2)}$ допромысловая численность \bar{m} возрастает до значения $\bar{m}_H^{(2)}$. Дальнейшее увеличение u_m приводит к достижению оптимальной доли изъятия $\bar{u}_m^{(2)}$, при которой значения численности до и после промысла составляют $\bar{m}_M^{(2)}$ и $\bar{m}_M^{(2)}$ соответственно. Следовательно, когда существует дефицит самцов, оптимальная доля изъятия больше величины изъятия, при которой наблюдается максимум равновесной допромысловой численности самцов, т. е. $\bar{u}_m^{(2)} > u_H^{(2)}$.

Трансформация области существования эффекта гидры при изменении популяционных параметров изображена на рис. 6. На рис. 6, а показана область существования эффекта гидры при $\bar{m} < \frac{\bar{f}}{h}$ для параметров, использованных при построении равновесных решений системы (7) на рис. 5, а.

Увеличение выживаемости взрослых самцов v при высоких значениях s приводит к сужению области существования эффекта гидры (рис. 6, б, в) и появлению области, где $\bar{m} \geq \frac{\bar{f}}{h}$ (рис. 6, в). Снижение выживаемостей самок s и самцов v ведет к увеличению области существования гидры при $\bar{m} < \frac{\bar{f}}{h}$ (рис. 6, г, д). Уменьшение доли новорожденных самок δ приводит к появлению области эффекта гидры при $\bar{m} \geq \frac{\bar{f}}{h}$ (рис. 6, е), которая расширяется с ростом параметра внутривидовой конкуренции ρ (рис. 6, ж, з).

Если в популяции достаточно самцов (т. е. $\bar{m} \geq \frac{\bar{f}}{h}$), то область существования эффекта гидры заключена между линиями: $a_{1H}^{(1)} = \frac{1-s}{\delta}$ и $a_{2H}^{(1)} = \frac{\rho((s-v-1)\delta+1-s)}{v\delta}$, причем $a_{2H}^{(1)} > a_{1H}^{(1)}$. Заметим, что граница $a_{1H}^{(1)} = \frac{1-s}{\delta}$ есть условие существования нетривиального решения $(\bar{p}^{(1)}, \bar{f}^{(1)}, \bar{m}^{(1)})$ системы (7). На рис. 6, е-з график $a = a_{1H}^{(1)}$ соответствует линии $TC^{(1)}$, а график $a = a_{2H}^{(1)}$ — линии $H^{(1)}$.

Рассмотрим подробно изменение равновесной численности самцов до промысла \bar{m} и после \bar{m} при значениях, отмеченных на рис. 6, з и демонстрирующих эффект гидры как при $\bar{m} \geq \frac{\bar{f}}{h}$, так и при $\bar{m} < \frac{\bar{f}}{h}$.

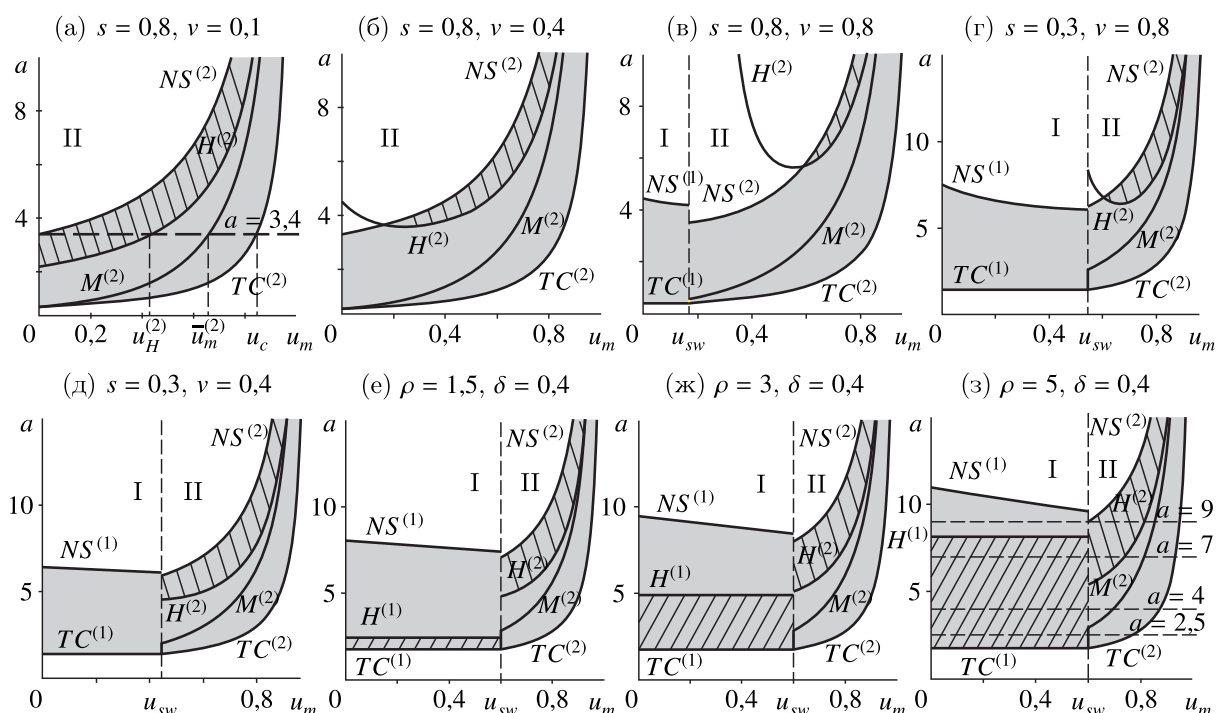


Рис. 6. Области устойчивости и существования эффекта гидры неподвижной точки системы (7), выделенные заливкой и штриховкой соответственно, на плоскости (u_m, a) при $\rho = 1,5, \delta = 0,5$ (а-д), $s = 0,3, v = 0,4$ (е-з) и $h = 2$

При достаточно низком значении рождаемости a (при $\bar{m} \geq \frac{\bar{f}}{h}$) с ростом доли изъятия u_m до порогового уровня u_{sw} допромысловая численность самцов \bar{m} растет до уровня $\bar{m}_H^{(1)}$, после достижения которого снижается (при $\bar{m} < \frac{\bar{f}}{h}$) (рис. 7, а). В данном случае пороговая величина u_{sw} совпадает с долей изъятия $\bar{u}_m^{(1)}$, при которой достигается максимальное равновесное изъятие $\bar{R}_m^{(1)}$, и величиной изъятия $u_H^{(1)}$, при котором существует максимальная равновесная численность до промысла.

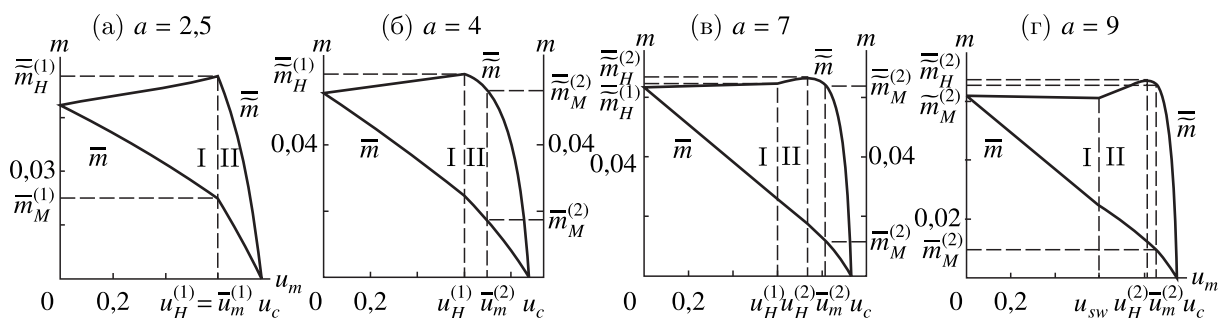


Рис. 7. Зависимость равновесной численности самцов до промысла \bar{m} и после \bar{m} системы (7) от доли изъятия взрослых самцов u_m при $\rho = 5, s = 0,3, v = 0,4, h = 2, \delta = 0,4$

Увеличение рождаемости a приводит к ситуации, когда максимум изъятия достигается не на границе $u_m = u_{sw}$, как в предыдущем случае, а при промысле с оптимальной долей изъятия $\bar{u}_m^{(2)}$, когда $\bar{m} < \frac{\bar{f}}{h}$ (рис. 7, б). Аналогично предыдущему случаю эффект гидры наблюдается

при значениях параметров, когда $\bar{m} \geq \frac{\bar{f}}{h}$, а максимальная допромысловая численность самцов \bar{m} отмечается при доле изъятия $u_m = u_{sw}$. Дальнейший рост a ведет к возникновению эффекта гидры в двух случаях, когда самцов, участвующих в размножении, достаточно или, напротив, не хватает (рис. 7, в). Следовательно, увеличение допромысловой численности самцов \bar{m} наблюдается как при $\bar{m} \geq \frac{\bar{f}}{h}$ до уровня $\bar{m}_H^{(1)}$ (при $u_{sw} = u_H^{(1)}$), так и при $\bar{m} < \frac{\bar{f}}{h}$ до величины $\bar{m}_H^{(2)}$ (при $u_m = u_H^{(2)}$). Рис. 7, г демонстрирует ситуацию, когда эффект гидры существует только при $\bar{m} < \frac{\bar{f}}{h}$, при этом увеличение допромысловой численности \bar{m} при $\bar{m} \geq \frac{\bar{f}}{h}$ уже не наблюдается. Более того, значение численности самцов после воспроизводства при оптимальной доле изъятия превышает соответствующую численность в отсутствие эксплуатации.

На рис. 8, а изображены траектории системы (7), когда эффект гидры отмечается при разном соотношении полов (модельные параметры выбраны в соответствии с рис. 6, з, 7, в). В случае когда оценка модельных параметров выбрана из области существования гидры и соотношение полов смещено в сторону самцов ($\bar{m} \geq \frac{\bar{f}}{h}$), тогда увеличение доли изъятия самцов u_m до пороговой величины u_{sw} приводит к росту численности самцов после размножения \bar{m} (рис. 8, а). После превышения пороговой величины u_{sw} соотношение полов смещается в сторону самок ($\bar{m} < \frac{\bar{f}}{h}$). Оценка параметров остается в области существования гидры, поэтому допромысловая численность \bar{m} продолжает увеличиваться с ростом интенсивности промысла u_m . По мере увеличения доли u_m значение этого параметра переходит через величину $u_m = u_H^{(2)}$, и тогда равновесная численность самцов после размножения начинает снижаться.

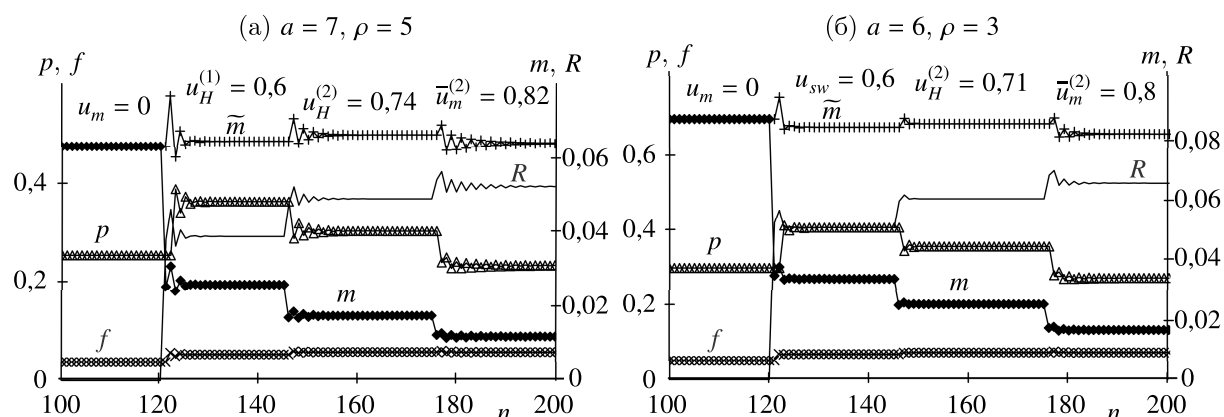


Рис. 8. Траектории системы (7) и количество изъятых особей при $s = 0,3, v = 0,4, h = 2, \delta = 0,4$ и разных значениях доли изъятия u_m

На рис. 8, б показаны траектории системы (7), когда эффект гидры отмечается только при $\bar{m} < \frac{\bar{f}}{h}$. Заметим, что допромысловая численность самцов при наличии эффекта гидры может быть либо выше (рис. 8, а), либо ниже (рис. 8, б) того значения, которое наблюдалось в популяции без промысла.

3.3. Равновесный промысел половозрелых самок

Рассмотрим некоторые типичные примеры поведения равновесных численностей системы (11) при увеличении доли изъятия самок u_f (рис. 9). Для этого сначала построим область устойчивости неподвижной точки системы (11) (рис. 9, а), а далее для конкретных значений коэффициента рождаемости a построим графики изменения стационарных решений (рис. 9, б–д).

В зависимости от соотношения размножающихся самок и самцов (с учетом среднего размера гарема) оптимальная доля изъятия самок $\bar{u}_f^{(k)}$ вычисляется по формуле $\frac{\partial R_f^{(k)}}{\partial u_f} = 0$, где $R_f^{(k)} = u_f(\delta(1 - \bar{p}^{(k)} - \rho(\bar{f}^{(k)} + \bar{m}^{(k)})\bar{p}^{(k)} + s\bar{f}^{(k)})$.

Выберем модельные параметры так, что в неэксплуатируемой популяции недостаточно самцов ($\bar{m} < \frac{\bar{f}}{h}$) и соотношение полов смещено в сторону самок (рис. 9, а-д). Естественно было бы предполагать, что в популяции с недостатком самцов ($\bar{m} < \frac{\bar{f}}{h}$) при увеличении интенсивности изъятия самок соотношение полов должно сбалансироваться, после чего количество самцов оказывается достаточным и даже избыточным. Однако при низких значениях рождаемости a оптимальное значение ($\bar{u}_f^{(2)}$) и критическое значение (u_c) доли изъятия самок достигаются при величинах, меньших порогового уровня u_{sw} , при котором устанавливается баланс полов, т. е. $\bar{u}_f^{(2)} < u_c < u_{sw}$ (рис. 9, а, б). Критические значения u_c в данном случае лежат на линии транскритической бифуркации $TC^{(2)}$. Следовательно, соотношение полов, смещенное в сторону размножающихся самок, не меняется при промысле самок при низких значениях рождаемости.

В случае когда $u_c > u_{sw}$ и критические значения изъятия лежат на линии $TC^{(1)}$, соотношение самок и самцов, участвующих в размножении, меняется с ростом доли изъятия u_f . При этом оптимальная доля изъятия самок $\bar{u}_f^{(k)}$ может достигаться при недостатке самцов (рис. 9, в), балансе полов (рис. 9, з) и достаточном количестве самцов (рис. 9, д). Заметим, что чем больше репродуктивный потенциал a , тем при больших значениях доли изъятия самок достигается максимальный равновесный промысел $\bar{R}_f^{(k)}$.

При определении оптимальной доли изъятия самок в модели (11) оказывается важным соотношение между значениями оптимальной доли изъятия $\bar{u}_f^{(k)}$ и пороговой величины u_{sw} , при которой меняется соотношение полов. Доля изъятия $\bar{u}_f^{(2)}$ является оптимальной и обеспечивает максимум изъятых особей $R_f^{(2)}$, когда $\bar{u}_f^{(2)} < u_{sw}$ (рис. 9, б, в). При $\bar{u}_f^{(1)} > u_{sw}$ оптимальной долей является $\bar{u}_f^{(1)}$, обеспечивающая максимум $R_f^{(1)}$ (рис. 9, д). В случае когда значение оптимальной доли $\bar{u}_f^{(1)}$ меньше пороговой величины u_{sw} , а величина $\bar{u}_f^{(2)}$ больше u_{sw} , т. е. выполняется неравенство $\bar{u}_f^{(1)} < u_{sw} < \bar{u}_f^{(2)}$, тогда максимальный промысел достигается на границе переключения функции образования пар $\bar{u}_f = u_{sw}$ (рис. 9, з). При такой стратегии в популяции устанавливается баланс полов ($\bar{f} = h\bar{m}$) за счет добычи самок.

Изменив параметры модели (11) таким образом, что в отсутствие промысла соотношение полов смещено в сторону самцов ($\bar{m} \geq \frac{\bar{f}}{h}$), т. е. самцов хватает в популяции, получим, что увеличение доли изъятия самок u_f не приведет к изменению соотношения полов (рис. 9, е, ж).

Численность приплода в равновесном режиме при изъятии самок u_f , когда половое соотношение смещено в сторону самок, может демонстрировать небольшой рост при низкой интенсивности промысла, а затем снижение числа молоди еще до границы переключения u_{sw} (рис. 9, з, д). Численность самцов при промысле самок может увеличиваться при численном превосходстве как размножающихся самок (рис. 9, з, д), так и самцов (рис. 9, ж). Равновесное послепромысловое количество зрелых самок снижается с ростом доли изъятия u_f .

Исследование показало, что для системы (11) с промыслом самок существуют такие значения популяционных параметров, при которых существует эффект гидры (рис. 9, ж, з). На рис. 9, е изображена область существования эффекта гидры для значений параметров, использованных при построении стационарных решений на рис. 9, ж, з. Равновесная допромысловая численность самок \bar{f} увеличивается до уровня $\bar{f}_H^{(1)}$ при росте доли изъятия u_f до значения $u_H^{(1)}$.

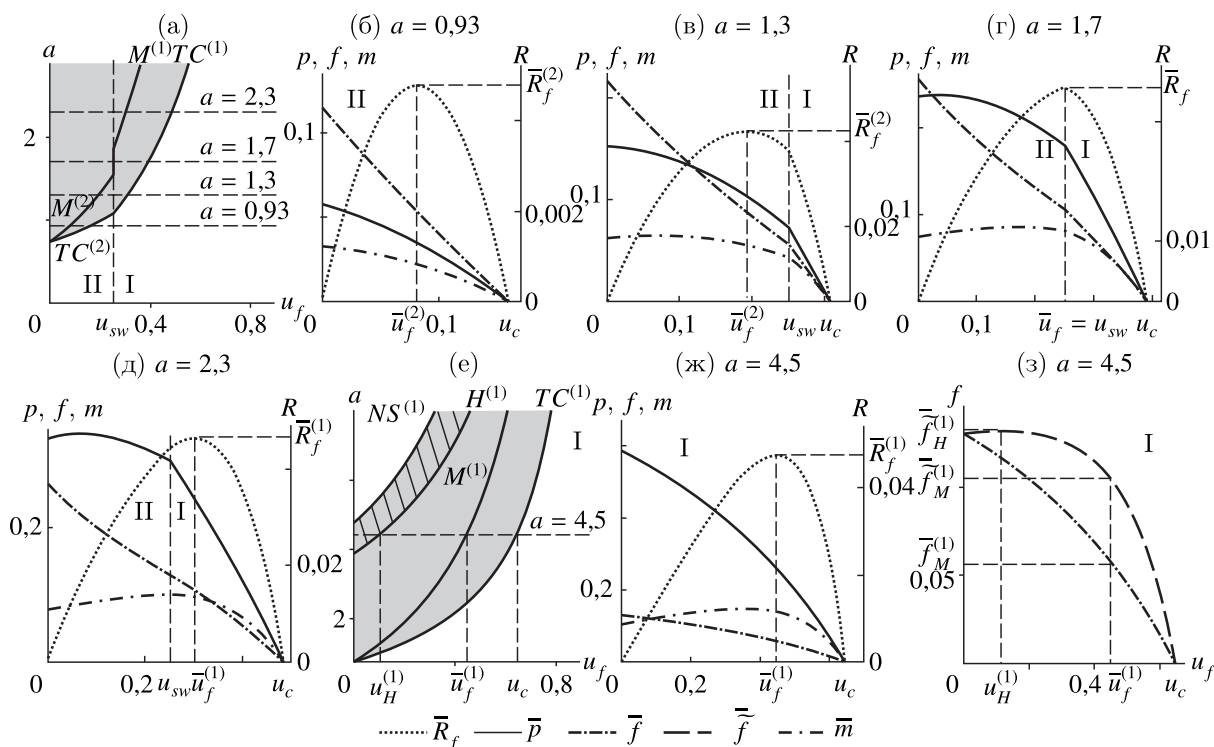


Рис. 9. Области устойчивости (выделена заливкой) и эффекта гидры (отмечена штриховкой) неподвижных точек системы (11) на плоскости параметров (u_f, a) (а, е). Зависимость стационарных численностей неполовозрелых особей \bar{p} , зрелых самок до промысла \bar{f} и после \bar{f} , самцов \bar{m} и промысла \bar{R}_f системы (11) от доли изъятия самок u_f (б-д, ж, з). Значения параметров: $s = 0,8, v = 0,3$ (а-д), $s = 0,6, v = 0,5$ (е-з) и $\rho = 1, h = 1,3, \delta = 0,5$. Величина u_{sw} разделяет области I ($\bar{m} \geq \bar{f}/h$) и II ($\bar{m} < \bar{f}/h$)

Дальнейший рост интенсивности промысла приводит к достижению оптимальной доли изъятия $\bar{u}_f^{(1)}$ (рис. 9, з).

Рассмотрим ситуацию, когда эффект гидры отмечается как при дефиците количества самцов в популяции и соотношение полов смещено в сторону размножающихся самок ($\bar{m} < \bar{f}/h$), так и при их достаточном числе ($\bar{m} \geq \bar{f}/h$) (рис. 10).

На рис. 10, а, б изображен случай, когда эффект гидры при достаточном уровне самцов в популяции ($\bar{m} \geq \bar{f}/h$) возникает при меньших значениях коэффициента рождаемости a , чем при недостатке самцов ($\bar{m} < \bar{f}/h$). На рис. 10, б показано изменение допромысловой (\bar{f}) и послепромысловой (\bar{f}) численности самок, когда эффект гидры существует при $\bar{m} \geq \bar{f}/h$. Сначала с увеличением доли изъятия до уровня u_{sw} равновесная численность самок (после воспроизводства) снижается, а затем растет до $\bar{f}_H^{(1)}$, пока доля изъятия u_f не достигнет уровня $u_H^{(1)}$, после которого допромысловая численность самок снижается.

Далее рассмотрим случай, когда эффект гидры при соотношении полов $\bar{m} < \bar{f}/h$ наблюдается при меньших значениях коэффициента рождаемости a , чем при $\bar{m} \geq \bar{f}/h$ (рис. 10, в-е). На рис. 10, в-е представлены три различные ситуации, демонстрирующие, как при увеличении коэффициента рождаемости a меняется поведение равновесных численностей от доли изъятия

самок u_f . Во-первых, при сравнительно невысоких значениях a эффект гидры может существовать только в области $\bar{m} < \frac{\bar{f}}{h}$ (рис. 10, *з*). Допромысловая равновесная численность самок \bar{f} растет до $\bar{f}_H^{(2)}$ при увеличении доли изъятия до уровня $u_H^{(2)}$, после достижения которого численность начинает уменьшаться. Второй случай демонстрирует ситуацию, когда значение доли изъятия u_{sw} , при котором наблюдается баланс полов, является тем значением интенсивности промысла, при котором наблюдается максимальная численность самок после размножения $\bar{f}_H^{(2)}$ (рис. 10, *д*). Следовательно, допромысловая численность самок растет при увеличении доли u_f до установления баланса полов в популяции. Третий случай показывает рост допромысловой численности самок как при $\bar{m} < \frac{\bar{f}}{h}$, так и при $\bar{m} \geq \frac{\bar{f}}{h}$ (рис. 10, *е*). Сначала численность возрастает до уровня $\bar{f}_H^{(2)}$ (когда $\bar{m} < \frac{\bar{f}}{h}$), затем при дальнейшем росте доли изъятия u_f , после достижения u_{sw} численность повышается до $\bar{f}_H^{(1)}$ уже при соотношении полов, когда $\bar{m} \geq \frac{\bar{f}}{h}$.

При промысле и наличии эффекта гидры равновесная численность самок после размножения \bar{f} может увеличиваться при росте доли изъятия u_f , при этом может как не превышать (рис. 10, *а*), так и быть выше (рис. 10, *в-е*) того уровня численности, который наблюдался изначально без эксплуатации. Более того, численность самок после размножения при оптимальной эксплуатации тоже может оказаться выше, чем была в отсутствие промысла (рис. 10, *е*).

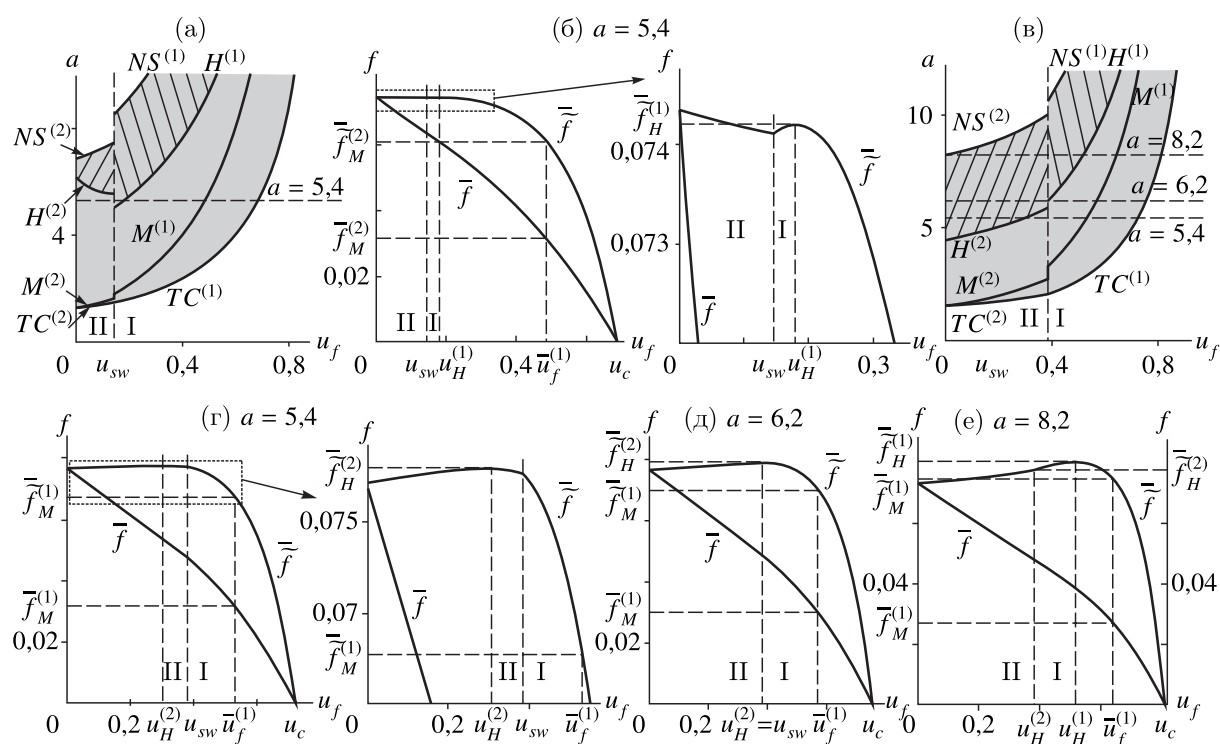


Рис. 10. Области устойчивости (выделена заливкой) и существования эффекта гидры (отмечена штриховкой) равновесных точек системы (11) на плоскости параметров (u_f, a) при $\rho = 3,5, h = 1,3, \delta = 0,52, s = 0,42, v = 0,1$ (а, б), $\rho = 4, h = 1,1, \delta = 0,6, s = 0,4, v = 0,1$ (в-е). Зависимость стационарных численностей зрелых самок до промысла \bar{f} и после \bar{f} от доли изъятия самок u_f

Заметим, что эффект гидры, при котором равновесная численность самок после размножения растет, достигается при меньших значениях доли изъятия u_f , чем оптимальный промысел.

4. Заключение

Проведенное исследование показало сложные связи между интенсивностью дифференцированного промысла и соотношением численностей размножающихся самок и самцов (с учетом размеров их гаремов) в популяции.

Равновесный промысел молодежи (т. е. общего числа неполовозрелых особей без учета их пола), в том числе оптимальный, не ведет к кардинальным сдвигам соотношения половозрелых самок и самцов, участвующих в размножении. Если в отсутствие промысла в популяции существует дефицит самцов или, наоборот, самцы представлены в популяции в достаточном количестве и количество приплода определяется только числом самок, то промысел молодежи не меняет данную ситуацию. Однако изъятие части младшего возрастного класса может изменить количественный состав половозрастных групп. В частности, выявлено, что равновесные численности самок и самцов с ростом интенсивности изъятия молодежи могут либо уменьшаться, либо увеличиваться (до определенного уровня). Очевидно, что численность неполовозрелых особей снижается после промысла с увеличением доли их изъятия. При этом оказалось, что при определенных популяционных параметрах количество оставшейся после промысла молодежи после процесса воспроизводства может увеличиваться до некоторого уровня с ростом доли изъятия. Причем данный подъем численности молодежи после размножения происходит синхронно с ростом количества половозрелых самок и самцов, так, что их наибольшие значения отмечаются при одной и той же доле изъятия. Следовательно, избирательный равновесный промысел из младшей возрастной группы популяции может демонстрировать эффект гидры для равновесной численности неполовозрелых особей после размножения.

При низких значениях репродуктивного потенциала эффект гидры возникает при невысоких значениях коэффициента внутривидовой конкуренции и доли изъятия молодежи. С ростом репродуктивного потенциала популяции область существования эффекта гидры (в области устойчивости равновесных решений) расширяется относительно параметров внутривидовой конкуренции и доли изъятия неполовозрелых особей. Одновременно с этим увеличение рождаемости приводит к запуску внутривидовых механизмов и возникновению колебательных режимов. Вследствие этого область существования гидры для устойчивых равновесных численностей (с каждым увеличением коэффициента рождаемости) сужается и смещается в сторону сравнительно высоких интенсивностей изъятия.

В отличие от промысла сеголетков изъятие части самцов или самок меняет соотношение полов у размножающихся особей. Показано, что если в отсутствие промысла число самцов, участвующих в размножении, достаточно или превышает их необходимое количество (довольно распространенная ситуация в природе), то введение изъятия самцов и рост его интенсивности приводят сначала к балансу полов, а затем к недостатку самцов в популяции. Здесь возможны две стратегии оптимального равновесного промысла самцов. В первом случае наибольшее количество изъятых особей устанавливается при таком уровне добычи, когда в популяции наблюдается баланс полов. Следовательно, стратегия промысла состоит в изъятии избыточного количества самцов и поддержании популяции на уровне, когда число половозрелых самок соответствует числу образующихся пар. Во втором случае максимальное число добытых особей достигается при такой оптимальной доле изъятия, которая больше порогового значения, при котором отмечается баланс полов. Результатом такого равновесного промысла самцов являются сдвиг соотношения полов в сторону размножающихся самок и, соответственно, возникновение дефицита самцов. Заметим, что первый вариант промысла возможен при сравнительно низких значениях коэффициента рождаемости популяции, а второй — при более высоких.

Вместе с тем, если в неэксплуатируемой популяции наблюдается недостаток самцов и часть самок окажется вне брачных пар, равновесный промысел самцов при росте его интенсивности, в том числе оптимальный, приведет к еще большему дефициту самцов. В результате

чрезмерного, выше оптимального уровня, промысла численности всех половозрастных групп популяции значительно уменьшаются. В природе известны случаи драматического снижения воспроизводства и коллапса популяции у различных видов вследствие интенсивной добычи самцов [Milner-Gulland et al., 2003; Langangen et al., 2011].

Если в ранее неэксплуатируемую популяцию с дефицитом зрелых самцов добавить промысел самок, то рост его интенсивности и, соответственно, сокращение послепромысловой численности самок, участвующих в размножении, приведут сначала к балансу количества самок и самцов (с учетом их гаремов), а затем к избыточному числу самцов. Заметим, что при весьма низких значениях репродуктивного потенциала рост уровня добычи самок приводит к вырождению популяции прежде, чем численность популяция достигнет баланса полов. В зависимости от коэффициента рождаемости и сочетания других параметров оптимальный промысел самок либо сохраняет ранее существующий дефицит взрослых самцов, либо ведет к их избытку (за счет снижения размножающихся самок) или балансу полов. Оптимальный промысел самок, при котором сохраняется недостаток самцов и часть самок оказывается вне пары и не дает потомства, возможен при низких значениях репродуктивного потенциала популяции. Некоторое повышение коэффициента рождаемости приводит к такому варианту равновесного промысла самок, при котором устанавливается баланс полов. При более высоких величинах коэффициента рождаемости оптимальный равновесный промысел ведет к установлению такого соотношения полов, при котором самцы не ограничивают размножение самок.

Добавление промысла самок (в том числе с оптимальной долей изъятия) в популяцию с избыточным количеством самцов для воспроизводства не меняет соотношение полов.

Следует отметить, что реализация избирательного оптимального промысла неполовозрелых особей, самок или самцов (при их дефиците в популяции), при низких коэффициентах рождаемости опасна тем, что значение оптимальной доли изъятия близко к критическому уровню, достижение которого ведет к коллапсу популяции. Следовательно, для животных с низким репродуктивным потенциалом промысел целесообразно проводить при низких долях изъятия.

Аналогично изъятию молоди равновесный промысел с постоянной долей изъятия самцов или самок демонстрирует эффект гидры для численности эксплуатируемой группы после размножения. Равновесное количество особей эксплуатируемой группы популяции после воспроизводства увеличивается по мере роста интенсивности изъятия вследствие сверхкомпенсирующей зависимости выживаемости молоди от численности. Изъятая часть особей является своеобразным излишком для популяции, устранение которого освобождает ее от конкурентного давления и увеличивает ее численность. Причем данный эффект отмечается как в случае достаточного количества самцов в популяции, так и в случае их дефицита, когда часть самок остается яловыми. Эффект гидры при промысле самок или самцов наблюдается при повышенных значениях рождаемости (даже при довольно низких значениях выживаемости самок и самцов). Причем чем больше величина изъятия, тем при больших величинах рождаемости наблюдается рост количества особей. Вместе с тем в случае достаточного и даже избыточного количества самцов в популяции увеличение промысловой смертности самцов может приводить к росту их численности после размножения при низких значениях рождаемости.

Отметим, что существование излишка количества особей, вследствие эффекта гидры, и его промысел активно обсуждались для популяций рыб [Abrams, 2009].

В случае наличия эффекта гидры при некоторых значениях популяционных параметров уровень равновесной численности эксплуатируемой группы популяции (после размножения) может быть выше тех значений, которые наблюдались в популяции без эксплуатации. Более того, следствием эффекта гидры, существующего при меньших величинах доли изъятия, чем оптимальная доля, может оказаться более высокая численность половозрастной группы при оптимальной эксплуатации по сравнению с тем уровнем, который отмечался в отсутствие промысла.

Равновесный промысел, приводящий к эффекту гидры, обладает некоторым преимуществом по сравнению с оптимальным промысловым изъятием в контексте рационального природопользования. В частности, реализация дифференцированного промысла, вследствие которого возникает эффект гидры, приводит одновременно к увеличению численности оставшейся части популяции (с учетом прироста после размножения) и росту количеству добытых особей. При этом равновесный промысел с оптимальной долей изъятия, хотя и обеспечивает добычу максимально возможного количества особей, приводит к снижению численности популяции. За исключением случая, когда максимальное равновесное количество добытых самцов достигается при той же доле изъятия самцов, что и максимальная допромысловая численность и баланс полов в популяции. Вместе с тем при высоких значениях репродуктивного потенциала доля изъятия, при которой достигаются максимальные значения равновесной численности эксплуатируемой группы после размножения, приближается к оптимальной доле изъятия и, соответственно, к критической интенсивности промысла, которая ведет к вырождению популяции. Следовательно, организация промысла требует взвешенного подхода, когда популяционные параметры не достаточно известны.

Список литературы (References)

- Абакумов А. И.* Управление и оптимизация в моделях эксплуатируемых популяций. — Владивосток: Дальнаука, 1993.
Abakumov A. I. Upravlenie i optimizatsiya v modelyakh ekspluatiruemykh populyatsii [Management and Optimization in Models of Harvested Populations] // Vladivostok: Dal'nauka, 1993 (in Russian).
- 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
Abakumov A. I., Izrail'skiy Yu. G. Effekty promyslovogo vozdeystviya na rybnuyu populyatsiyu [The harvesting effect on a fish population] // Mathematical Biology and Bioinformatics. — 2016. — Vol. 11, No. 2. — P. 191–204 (in Russian).
- Данилкин А. А.* Биологические основы охотничьего трофейного дела. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010.
Danilkin A. A. Biologicheskiye osnovy okhotnich'yego trofeynogo dela [Biological basis of hunting trophy business]. — Moscow: Association of Scientific Publications KMK, 2010 (in Russian).
- 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
Neverova G. P., Abakumov A. I., Frisman E. Ya. Vliyaniye promyslovogo iz'yatiya na rezhimy dinamiki limitirovannoy populyatsii: rezul'taty modelirovaniya i chislennogo issledovaniya [Dynamic modes of exploited limited population: results of modeling and numerical study] // Mathematical Biology and Bioinformatics. — 2016. — Vol. 11, No. 1. — P. 1–13 (in Russian).
- Неверова Г. П., Абакумов А. И., Фрисман Е. Я.* Режимы динамики лимитированной структурированной популяции при избирательном промысле // Математическая биология и биоинформатика. — 2017. — Т. 12, № 2. — С. 327–342. — DOI: 10.17537/2017.12.327
Neverova G. P., Abakumov A. I., Frisman E. Ya. Rezhimy dinamiki limitirovannoy strukturirovannoy populyatsii pri izbiratel'nom promysle [Dynamic Modes of Limited Structured Population under Age Specific Harvest] // Mathematical Biology and Bioinformatics. — 2017. — Vol. 12, No. 2. — P. 327–342 (in Russian).
- Ревуцкая О. Л., Кулаков М. П., Неверова Г. П., Фрисман Е. Я.* Влияние соотношения полов на динамику численности двухвозрастной популяции // Математическая биология и биоинформатика. — 2017а. — Т. 12, № 2. — С. 237–255.
Revutskaya O. L., Kulakov M. P., Neverova G. P., Frisman E. Ya. Vliyaniye sootnosheniya polov na dinamiku chislennoyi dvukhvozrastnoy populyatsii [The sex ratio influence on the dynamics of structured population] // Mathematical Biology and Bioinformatics. — 2017а. — Vol. 12, No. 2. — P. 237–255 (in Russian).
- Ревуцкая О. Л., Кулаков М. П., Неверова Г. П., Фрисман Е. Я.* Смена режимов в динамике численности популяции с возрастной и половой структурой // Доклады Российской академии наук. — 2017б. — Т. 477, № 5. — С. 622–627.
Revutskaya O. L., Kulakov M. P., Neverova G. P., Frisman E. Ya. Changing of the dynamics modes in populations with age and sex structure // Doklady Biological Sciences. — 2017. — Vol. 477. — P. 239–243. (Original Russian paper:)

- Revutskaya O. L., Kulakov M. P., Neverova G. P., Frisman E. Ya.* Smena rezhimov v dinamike chislennosti populyatsii s vozrastnoy i polovoy strukturoy // *Doklady Akademii Nauk.* — 2017b. — Vol. 477, No. 5. — P. 622–627.)
- Ревуцкая О. Л., Кулаков М. П., Фрисман Е. Я.* Влияние изъятия на динамику численности сообщества «хищник–жертва» с учетом возрастной структуры жертвы // *Компьютерные исследования и моделирование.* — 2021. — Т. 13, № 4. — С. 823–844.
- Revutskaya O. L., Kulakov M. P., Frisman E. Ya.* Vliyaniye iz'yatiya na dinamiku chislennosti soobshchestva «khishchnik–zhertva» s uchetom vozrastnoy struktury zhertvy [Influence of harvesting on the dynamics of predator-prey community with age-structure for prey] // *Computer Research and Modeling.* — 2021. — Vol. 13, No. 4. — P. 823–844 (in Russian).
- Ревуцкая О. Л., Неверова Г. П., Фрисман Е. Я.* Влияние промыслового изъятия на динамику популяций с возрастной и половой структурой // *Математическая биология и биоинформатика.* — 2018. — Т. 13, № 1. — С. 270–289.
- Revutskaya O. L., Neverova G. P., Frisman E. Ya.* Vliyaniye promyslovogo iz'yatiya na dinamiku populyatsiy s vozrastnoy i polovoy strukturoy [Influence of Harvest on the Dynamics of Populations with Age and Sex Structures] // *Mathematical Biology and Bioinformatics.* — 2018. — Vol. 13, No. 1. — P. 270–289 (in Russian).
- Ревуцкая О. Л., Фрисман Е. Я.* Влияние равновесного промысла на сценарии развития двухвозрастной популяции // *Информатика и системы управления.* — 2017. — № 3. — С. 36–48.
- Revutskaya O. L., Frisman E. Ya.* Vliyaniye ravnovesnogo promysla na stsenarii razvitiya dvukhvozrastnoy populyatsii [Influence of equilibrium fishing on the scenario of development of a two-aged population] // *Information Science and Control Systems.* — 2017. — No. 3. — P. 36–48 (in Russian).
- Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология** // ред. Ю. В. Герасимов. — Ярославль: Филигрань, 2015.
- Ryby Rybinskogo vodokhranilishcha: populyatsionnaya dinamika i ekologiya* [Fishes of the Rybinsk reservoir: population dynamics and ecology] / ed. Yu. V. Gerasimov. — Yaroslavl: Filigran, 2015 (in Russian).
- Скалецкая Е. И., Фрисман Е. Я., Шапиро А. П.* Дискретные модели динамики численности и оптимизация промысла. — М.: Наука, 1979.
- Skaletskaya E. I., Frisman E. Ya., Shapiro A. P.* Diskretnyye modeli dinamiki chislennosti i optimizatsiya promysla [Discrete models of population dynamics and harvest optimization]. — Moscow: Nauka, 1979 (in Russian).
- Фрисман Е. Я., Кулаков М. П., Ревуцкая О. Л., Жданова О. Л., Неверова Г. П.* Основные направления и обзор современного состояния исследований динамики структурированных и взаимодействующих популяций // *Компьютерные исследования и моделирование.* — 2019. — Т. 11, № 1. — С. 119–151.
- Frisman E. Ya., Kulakov M. P., Revutskaya O. L., Zhdanova O. L., Neverova G. P.* Osnovnyye napravleniya i obzor sovremennogo sostoyaniya issledovaniy dinamiki strukturirovannykh i vzaimodeystvuyushchikh populyatsiy [The key approaches and review of current researches on dynamics of structured and interacting populations] // *Computer Research and Modeling.* — 2019. — Vol. 11, No. 1. — P. 119–151 (in Russian).
- Фрисман Е. Я., Ласт Е. В.* Нелинейные эффекты в популяционной динамике, связанные с возрастной структурой и влиянием промысла // *Известия РАН. Сер. биологическая.* — 2005. — № 5. — С. 517–530.
- Frisman E. Ya., Last E. V.* Nonlinear effects on population dynamics related to age structure and fishery impact // *Biology Bulletin.* — 2005. — Vol. 32, No. 5. — P. 425–437. (Original Russian paper: *Frisman E. Ya., Last E. V.* Nelineynyye efekty v populyatsionnoy dinamike, svyazannyye s vozrastnoy strukturoy i vliyaniyem promysla // *Izvestiya Akademii Nauk, Seriya Biologicheskaya.* — 2005. — No. 5. — P. 517–530.)
- Abrams P. A.* When does greater mortality increase population size? The long history and diverse mechanisms underlying the hydra effect // *Ecol. Lett.* — 2009. — Vol. 12. — P. 462–474.
- Åström M., Lundberg P., Lundberg S.* Population dynamics with sequential density-dependencies // *Oikos.* — 1996. — Vol. 75. — P. 174–181.
- Bessa-Gomes C., Legendre S., Clobert J.* Discrete two-sex models of population dynamics: On modeling the mating function // *Acta Oecologica.* — 2010. — Vol. 36. — P. 439–445.
- Cameron T. C., Benton T. G.* Stage-structured harvesting and its effects: an empirical investigation using soil mites // *Journal of Animal Ecology.* — 2004. — Vol. 73, No. 5. — P. 996–1006.
- Cid B., Hilker F. M., Liz E.* Harvest timing and its population dynamic consequences in a discrete single-species model // *Mathematical Biosciences.* — 2014. — Vol. 248. — P. 78–87.
- Freckleton R. P., Silva Matos D. M., Bovi M. L. A., Watkinson A. R.* Predicting the impacts of harvesting using structured population models: the importance of density-dependence and timing of harvest for a tropical palm tree // *Journal of Applied Ecology.* — 2003. — Vol. 40, No. 5. — P. 846–858.

- Ginsberg J. R., Milner-Gulland E. J.* Sex-biased harvesting and population dynamics in ungulates: implications for conservation and sustainable use // *Conserv. Biol.* — 1994. — Vol. 8, No. 1. — P. 157–166.
- Hilker F. M., Liz E.* Harvesting, census timing and «hidden» hydra effects // *Ecological Complexity.* — 2013. — Vol. 14. — P. 95–107.
- Hunter C. M., Caswell H.* Selective harvest of sooty shearwater chicks: effects on population dynamics and sustainability // *J. Anim. Ecol.* — 2005. — Vol. 74. — P. 589–600.
- Kokko H.* Optimal and suboptimal use of compensatory responses to harvesting: timing of hunting as an example // *Wildlife Biol.* — 2001. — Vol. 7. — P. 141–150.
- Langangen Ø., Edeline E., Ohlberger J., Winfield I. J., Fletcher J. M., James J. B., Stenseth N. Chr., Vøllestad L. A.* Six decades of pike and perch population dynamics in Windermere // *Fisheries Research.* — 2011. — Vol. 109, No. 1. — P. 131–139.
- Liz E., Pilarczyk P.* Global dynamics in a stage-structured discrete-time population model with harvesting // *Journal of Theoretical Biology.* — 2012. — Vol. 297. — P. 148–165.
- Liz E., Ruiz-Herrera A.* The hydra effect, bubbles, and chaos in a simple discrete population model with constant effort harvesting // *Journal of mathematical biology.* — 2012. — Vol. 65, No. 5. — P. 997–1016.
- Miller T. E. X., Inouye B. D.* Confronting two-sex demographic models with data // *Ecology.* — 2011. — Vol. 92. — P. 2141–2151.
- Miller T. E. X., Inouye B. D.* Sex and stochasticity affect range expansion of experimental invasions // *Ecol. Lett.* — 2013. — Vol. 16. — P. 354–361.
- Milner J. M., Nilsen E. B., Andreassen H. P.* Demographic side effects of selective hunting in ungulates and carnivores // *Conserv. Biol.* — 2007. — Vol. 21. — P. 36–47.
- Milner-Gulland E. J., Bukreeva O. M., Coulson T., Lushchekina A. A., Kholodova M. V., Bekenov A. B., Grachev I. A.* Reproductive collapse in saiga antelope harems // *Nature.* — 2003. — Vol. 422. — P. 135.
- Neverova G. P., Abakumov A. I., Yarovenko I. P., Frisman E. Ya.* Mode change in the dynamics of exploited limited population with age structure // *Nonlinear Dynamics.* — 2018. — Vol. 94. — P. 827–844.
- Nilsen E. B., Solberg E. J.* Patterns of hunting mortality in Norwegian moose (*Alces alces*) populations // *European Journal of Wildlife Research.* — 2006. — Vol. 52, No. 3. — P. 153–163.
- Seno H.* A paradox in discrete single species population dynamics with harvesting / thinning // *Math. Biosci.* — 2008. — Vol. 214. — P. 63–69.
- Snyder K. T., Freidenfelds N. A., Miller T. E.* Consequences of sex-selective harvesting and harvest refuges in experimental metapopulations // *Oikos.* — 2014. — Vol. 123, No. 3. — P. 309–314.
- Stubberud M. W., Vindenes Y., Vøllestad L. A., Winfield I. J., Stenseth N. C., Langangen Ø.* Effects of size- and sex-selective harvesting: An integral projection model approach // *Ecology and Evolution.* — 2019. — Vol. 9, No. 22. — P. 12556–12570.
- Wallace K., Leslie A., Coulson T.* Re-evaluating the effect of harvesting regimes on Nile crocodiles using an integral projection model // *J. Anim. Ecol.* — 2013. — Vol. 82, No. 1. — P. 155–165.
- Whitman K., Starfield A. M., Quadling H. S., Packer C.* Sustainable trophy hunting of African lions // *Nature.* — 2004. — Vol. 428. — P. 175–178.
- Zhdanova O. L., Kuzin A. E., Skaletskaya E. I., Frisman E. Ya.* Why the population of the northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) of Tyuleniy Island does not recover following the harvest ban: Analysis of 56 years of observation data // *Ecological Modelling.* — 2017. — Vol. 363. — P. 57–67.
- Zipkin E. F., Kraft C. E., Cooch E. G., Sullivan P. J.* When can efforts to control nuisance and invasive species backfire? // *Ecological Applications.* — 2009. — Vol. 19, No. 6. — P. 1585–1595.