

УДК: 51-76:574.34

Простейшая модель лимитированной популяции с половой структурой: результаты моделирования и апробация

О. Л. Ревуцкая^{1,a}, Г. П. Неверова^{2,b}, Е. Я. Фрисман^{1,c}

¹Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
Россия, 679016, г. Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, д. 4

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

E-mail: ^a oksana-rev@mail.ru, ^b galina.nev@gmail.com, ^c frisman@mail.ru

Получено 11.08.2025, после доработки — 26.09.2025.

Принято к публикации 06.10.2025.

В данной работе предлагается и исследуется дискретная по времени математическая модель динамики численности популяции с сезонным характером размножения, позволяющая учесть влияние плотностно-зависимой регуляции и половой структуры на динамику численности животных. При построении модели предполагается, что рождаемость популяции зависит от численности самок. Регуляция роста численности осуществляется путем лимитирования выживаемости молоди, когда с увеличением численности популяции экспоненциально уменьшается выживаемость неполовозрелых особей. Проведено аналитическое и численное исследование предложенной модели. Показано, что когда в популяции выживает более половины самок и самцов, то популяция характеризуется устойчивой динамикой в большей части параметрического пространства при весьма высоком коэффициенте рождаемости. При этом колебания возникают, когда лимитирование выживаемости самок более выражено, чем лимитирование выживаемости самцов. Примечательно, что увеличение интенсивности лимитирования выживаемости самцов может стабилизировать динамику популяции, что особенно ярко проявляется при малой доле новорожденных самок. В результате исследования выявлено, что в зависимости от значений популяционных параметров модель может демонстрировать стабильную, периодическую и нерегулярную динамику. При этом возможно возникновение мультистабильности, когда вариация текущей численности в результате внешних факторов может привести к смене наблюдаемого режима динамики. С целью апробации предложенной структурированной модели предложен подход, позволяющий оценивать демографические параметры реальных популяций на основе их общей численности. Ключевая идея заключается в сведении дискретной во времени двухкомпонентной модели динамики численности лимитированной популяции с половой структурой к уравнению с запаздыванием, зависящему только от общей численности. В этом случае начальная половая структура определяется через общую численность популяции и зависит от демографических параметров популяции. Полученное одномерное уравнение применялось к описанию и оценке популяционных параметров, характеризующих половую структуру популяции конкретных видов, а именно охотничьих видов копытных Еврейской автономной области. Продemonстрировано, что уравнение с запаздыванием от общей численности довольно хорошо описывает реальную динамику копытных, улавливая тенденции изменения численности, и, как результат, вполне может применяться к описанию и анализу их динамики. Полученные в рамках работы точечные оценки располагаются в области биологически содержательных значений параметров и демонстрируют динамику численности популяций, подобную наблюдаемой в природе. Показано, что динамика численности популяций лося, косули и кабарги соответствует стабильному типу. Возникающие ежегодные колебания численности копытных в основном обусловлены влиянием внешних факторов и представляют собой отклонения от состояния равновесия. В целом полученные точечные оценки позволяют анализировать динамику структурированной популяции с сопутствующим краткосрочным прогнозом.

Ключевые слова: половая структура, плотностно-зависимые факторы, дискретная во времени модель, оценка параметров, популяционная динамика

Работа выполнена при финансовой поддержке государственных заданий Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН (тема FWUG-2024-0005) и Института автоматики и процессов управления ДВО РАН (тема № FWW-2021-0004).

UDC: 51-76:574.34

A minimal model of density-dependent population dynamics incorporating sex structure: simulation and application

O. L. Revutskaya^{1,a}, G. P. Neverova^{2,b}, E. Ya. Frisman^{1,c}

¹Institute for Complex Analysis of Regional Problems, Far Eastern Branch of RAS,
4 Sholom-Aleikhem st., Birobidzhan, 679016, Russia

²Institute of Automation and Control Processes, Far Eastern Branch of RAS,
5 Radio st., Vladivostok, 690041, Russia

E-mail: ^a oksana-rev@mail.ru, ^b galina.nev@gmail.com, ^c frisman@mail.ru

Received 11.08.2025, after completion — 26.09.2025.

Accepted for publication 06.10.2025.

This study proposes and analyzes a discrete-time mathematical model of population dynamics with seasonal reproduction, taking into account the density-dependent regulation and sex structure. In the model, population birth rate depends on the number of females, while density is regulated through juvenile survival, which decreases exponentially with increasing total population size. Analytical and numerical investigations of the model demonstrate that when more than half of both females and males survive, the population exhibits stable dynamics even at relatively high birth rates. Oscillations arise when the limitation of female survival exceeds that of male survival. Increasing the intensity of male survival limitation can stabilize population dynamics, an effect particularly evident when the proportion of female offspring is low. Depending on parameter values, the model exhibits stable, periodic, or irregular dynamics, including multistability, where changes in current population size driven by external factors can shift the system between coexisting dynamic modes. To apply the model to real populations, we propose an approach for estimating demographic parameters based on total abundance data. The key idea is to reduce the two-component discrete model with sex structure to a delay equation dependent only on total population size. In this formulation, the initial sex structure is expressed through total abundance and depends on demographic parameters. The resulting one-dimensional equation was applied to describe and estimate demographic characteristics of ungulate populations in the Jewish Autonomous Region. The delay equation provides a good fit to the observed dynamics of ungulate populations, capturing long-term trends in abundance. Point estimates of parameters fall within biologically meaningful ranges and produce population dynamics consistent with field observations. For moose, roe deer, and musk deer, the model suggests predominantly stable dynamics, while annual fluctuations are primarily driven by external factors and represent deviations from equilibrium. Overall, these estimates enable the analysis of structured population dynamics alongside short-term forecasting based on total abundance data.

Keywords: sex structure, density-dependent factors, discrete-time model, parameter estimation, population dynamics

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2025, vol. 17, no. 5, pp. 941–961 (Russian).

The work was supported by the state assignments of the Institute for Complex Analysis of Regional Problems (FEB RAS) (Theme FWUG-2024–0005) and the Institute of Automation and Control Processes (FEB RAS) (Theme FFW-2021–0004).

1. Введение

Изучение закономерностей динамики численности животных является важной задачей в решении вопросов оценки ресурсного потенциала региона, рационального использования и охраны биологических ресурсов. Изменения численности популяций могут быть вызваны различными причинами. Биологические характеристики видов, такие как плодовитость, устойчивость к неблагоприятным условиям, продолжительность жизни, возрастная структура и соотношение полов, играют ключевую роль в определении их динамики [Барабаш-Никифоров, Формозов, 1963; Наумов, 1963]. Кроме того, условия окружающей среды, включая доступность пищи, погоду, обилие хищников, распространенность паразитов и другие факторы, существенно влияют на воспроизводство и выживаемость особей. По современным представлениям, флуктуирующий характер динамики как мелких [Ashikhmina et al., 1985; Solberg et al., 1999; Turchin, 2003; Barraquand et al., 2017; Myers, 2018; Ердаков и др., 2019; Neverova et al., 2019], так и других млекопитающих [Clutton-Brock et al., 1997; Forchhammer et al., 1998] возникает из-за запаздывающей реакции популяций на внешние факторы и влияния механизмов плотностно-зависимой регуляции.

Для многих видов животных важно учитывать половую структуру. Половозрастная структура популяции существенно влияет на характер колебаний ее численности, поскольку особи разного возраста и пола различаются по уровню выживаемости и вкладу в воспроизводство. Вариация соотношения полов год от года может привести к существенным колебаниям мальтузианского параметра и, соответственно, численности популяции. Игнорирование половой структуры и рассмотрение только самок в субпопуляции или общей численности популяции при построении популяционных моделей оправданы, если жизненные циклы обоих полов идентичны или динамика популяций определяется одним полом независимо от численности другого [Гиммельфарб и др., 1974; Caswell, 2001]. Вместе с тем самцы и самки часто существенно различаются по показателям плодовитости и смертности [Jenouvrier et al., 2010], возрастным группам [Caswell, 2001], поведенческим взаимодействиям [Rankin, Kokko, 2007], типам расселения [Miller et al., 2011] и избирательного давления промысла [Ginsberg, Milner-Gulland, 1994; Shyu, Caswell, 2018]. В рамках прикладных исследований модели динамики популяций, структурированные по полу и возрасту, успешно применяются для анализа и описания динамики численности насекомых, пресмыкающихся, рыб, птиц и млекопитающих [Frisman et al., 1982; Miller, Inouye, 2011; Snyder et al., 2014; Gerber, White, 2014; Stubberud et al., 2019; Zhdanova et al., 2022], в том числе с учетом изъятия [Frisman et al., 1982; Snyder et al., 2014; Stubberud et al., 2019; Zhdanova et al., 2022]. Кроме того, рассмотрение представителей обоих полов в моделях обеспечивает более реалистичное описание популяционной динамики для разных видов, особенно демонстрирующих К-стратегию размножения, по сравнению с моделями, учитывающими только возрастную или однополую структуру (см., например, [Gerber, White, 2014; Eberhart-Phillips et al., 2017]).

Однако построение и апробация моделей динамики численности популяций с разбивкой по полу и возрастным группам затруднены из-за ограниченности полевых данных. Чаще всего данные о популяциях диких животных представляют собой общую численность без учета возрастной и половой структуры, поскольку сбор подробных демографических данных является трудоемким и дорогостоящим процессом. Это существенно ограничивает возможность применения структурированных моделей динамики популяции при анализе естественных популяций. И чтобы получить оценки популяционных параметров, для построения сценариев развития популяции есть несколько способов. Один из подходов состоит в применении простых моделей, основанных на общей численности населения. Вместе с тем прямые попытки применить подобные простые модели для описания и прогнозирования динамики естественных популяций часто оказывались безуспешными. Хотя такие модели улавливают общие тенденции, они редко отражают фактическую динамику популяций [Dennis, Taper, 1994; Myers et al., 1999; Nedorezov,

Sadykova, 2015; Nedorezov, 2019]. Другой способ заключается в непосредственном применении модели популяции с половой структурой к описанию динамики путем искусственного разбиения общей численности по половому составу. Здесь важно понимать, что в дополнение к оценкам параметров мы оцениваем начальную половую структуру, т. е. в поиск оценки включена информация о гипотетической половой структуре. Отметим, что траекторию натуральных данных можно и нужно рассматривать как переходный процесс, поэтому начальная половая структура оказывает сильное влияние на качество описания и получаемые демографические параметры. Следовательно, существует потребность в методах, которые позволяют анализировать динамику популяций с учетом их структуры, используя только данные об общей численности.

В данной работе предлагается и исследуется простая математическая модель, позволяющая учесть влияние плотностно-зависимой регуляции и половой структуры на динамику численности животных. С целью апробации предложенной модели мы предлагаем подход, позволяющий учесть половую структуру популяции, и при этом избежать влияния гипотетической половой структуры в начальный момент времени. Подход заключается в переходе от двухкомпонентной модели полоструктурированной популяции к разностному уравнению с запаздыванием, зависящему только от общей численности. В этом случае начальная половая структура определяется через общую численность популяции и зависит от демографических параметров популяции.

Одномерная модель с запаздыванием позволяет анализировать половую структуру и оценивать демографические параметры, характеризующие динамику популяции, используя данные об общей численности популяции. Помимо описания динамики численности, важно иметь возможность анализировать экологические процессы, происходящие в популяции. Это достигается через сравнение оцененных модельных параметров, таких как рождаемость и выживаемость, с результатами полевых наблюдений. Если модельные оценки существенно отличаются от эмпирических данных, это может свидетельствовать о наличии дополнительных процессов, не учтенных в модели. Например, завышенные модельные значения рождаемости при более низких реальных показателях могут указывать на наличие миграционных процессов. Таким образом, сопоставление полученных оценок с полевыми данными позволяет не только уточнять параметры модели, но и выявлять скрытые экологические механизмы, влияющие на динамику популяции.

В настоящей статье данный подход применяется для описания динамики популяции с сопутствующим анализом демографических процессов на основе данных о численности популяции копытных животных, обитающих на территории Еврейской автономной области (ЕАО) России. Предлагаемая идеология имеет потенциальные приложения в краткосрочном прогнозировании с целью как получения адекватных квот промыслового изъятия, так и оценки успешности программ, направленных на увеличение (регулирование) численности популяции.

2. Двухкомпонентная математическая модель динамики численности популяции с половой структурой: аналитическое и численное исследование

Уравнения динамики. Рассмотрим динамику численности популяции с сезонным характером размножения, которая может быть представлена совокупностью двух групп: самками и самцами. Обозначим численность выделенных групп через 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 рождаемости, выживаемости особей младших и старших возрастов. Предположим, что рождаемость в популяциях животных определяется только численностью самок, т. е. самцов достаточно для размножения. Следовательно, потомки как мужского, так и женского пола рождаются пропорционально числу самок в момент времени n . Также предполагается, что величины выживаемости

неполовозрелых самок и самцов до момента достижения половой зрелости экспоненциально убывают с ростом общей численности популяции N .

С учетом сделанных предположений дискретная во времени математическая модель, с учетом полового состава популяции и плотностного лимитирования выживаемости молоди, имеет вид

$$\begin{cases} F_{n+1} = a\delta F_n \exp(-\alpha N_n) + sF_n, \\ M_{n+1} = a(1-\delta)F_n \exp(-\beta N_n) + vM_n, \end{cases} \quad (1)$$

где n — номер сезона размножения, $N = F + M$ — общая численность популяции, a — репродуктивный потенциал популяции в отсутствие лимитирующих факторов (среднее число потомков, приходящееся на одну самку), δ — доля самок среди новорожденных, s и v — коэффициенты выживаемости половозрелых самок и самцов соответственно. Функции $w_1 = \exp(-\alpha N_n)$ и $w_2 = \exp(-\beta N_n)$ определяют изменение выживаемости неполовозрелых самок и самцов соответственно от общей численности популяции. При этом коэффициенты α и β характеризуют интенсивность снижения выживаемости неполовозрелых самок и самцов соответственно, которое вызвано конкурентным взаимодействием между особями.

Исследование на устойчивость: сценарии потери устойчивости. Переход к безразмерным переменным — относительным численностям $\alpha F \rightarrow f$ и $\alpha M \rightarrow m$ — позволяет свести модель (1) к виду

$$\begin{cases} f_{n+1} = a\delta f_n \exp(-N_n) + s f_n, \\ m_{n+1} = a(1-\delta)f_n \exp(-\rho N_n) + v m_n, \end{cases} \quad (2)$$

где $\rho = \frac{\beta}{\alpha}$ — параметр, отражающий разницу в интенсивности экологического лимитирования выживаемости ювенильных самок и самцов общей численностью популяции. Под экологическим лимитированием понимается ограничение роста численности популяции в силу внутренних и внешних факторов. Параметры α и β связаны с емкостью экологической ниши популяции, включая влияние плотностно-зависимых факторов (доступность пищи, конкуренция за ресурсы), хищников и антропогенных факторов (охота, пожары, вырубка лесов и др.), если они не моделируются явно.

Равновесные значения численности, соответствующие координатам неподвижных точек системы (2), определяются по следующим формулам:

- тривиальная точка, означающая вымирание популяции:

$$\bar{f} = 0, \quad \bar{m} = 0; \quad (3)$$

- нетривиальная точка с положительными численностями:

$$\bar{f} = \frac{(1-v) \ln\left(\frac{a\delta}{1-s}\right)}{1 + a(1-\delta)\left(\frac{1-s}{a\delta}\right)^\rho - v}, \quad \bar{m} = \frac{a(1-\delta)\left(\frac{1-s}{a\delta}\right)^\rho \ln\left(\frac{a\delta}{1-s}\right)}{1 + a(1-\delta)\left(\frac{1-s}{a\delta}\right)^\rho - v}. \quad (4)$$

Границы области устойчивости неподвижных точек системы (2) находятся по хорошо известной методологии [Кузнецов, Седова, 2012] при помощи характеристического многочлена

$$\lambda^2 + \lambda(K\rho(1-\delta) + L(\bar{f}-1) - s - v) - Ks\rho(1-\delta) - Lv(\bar{f}-1) + KL(1-\delta)(1-\rho) + sv = 0, \quad (5)$$

где λ — это собственные числа матрицы Якоби системы (2), $L = a\delta \exp(-\bar{f} - \bar{m})$ и $K = a\bar{f} \exp(-\rho(\bar{f} + \bar{m}))$.

Подставляя $\lambda = 1$, $\lambda = -1$, $\lambda = e^{\pm i\varphi}$ в уравнение (5), получим границы области устойчивости для соответствующей неподвижной точки. Соответственно, область устойчивости ненулевой

неподвижной точки формируется тремя бифуркационными границами — линиями транскритической бифуркации (TC при $\lambda = 1$), бифуркации удвоения периода (PD при $\lambda = -1$), бифуркации Неймарка–Сакера (NS при $\lambda = e^{\pm i\varphi}$) [Кузнецов, Седова, 2012].

При переходе через границу NS вглубь области неустойчивости в системе (2) возникает квазипериодическая динамика. Подобные колебания довольно часто встречаются в природе, когда в течение нескольких лет наблюдается последовательный рост численности популяции с последующим снижением в силу процессов саморегуляции, обусловленных нехваткой ресурсов. Далее численность популяции держится на низком уровне также в течение некоторого периода времени, пока экологическая ниша не восстановится, после чего популяция постепенно переходит в фазу роста и так далее. При пересечении линии PD возникают устойчивые периодические колебания, порождающиеся каскадом бифуркаций удвоения периода.

Граница области устойчивости нулевой неподвижной точки задается линией $a = \frac{1-s}{\delta}$. Следовательно, тривиальное по численности решение является притягивающим, если $a < \frac{1-s}{\delta}$, то есть популяция вымирает в силу недостаточности воспроизводства, в частности связанного с соотношением полов. Отметим, что эта граница является общей для тривиального и нетривиального равновесия, она делит их области притяжения.

Область устойчивости ненулевой неподвижной точки формируется тремя бифуркационными границами:

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

$$a = \frac{1-s}{\delta}; \quad (6)$$

- бифуркация удвоения периода (PD), $\lambda = -1$:

$$\left(a \cdot \left(\frac{1-s}{a\delta} \right)^{\rho} (1-v)(1-\delta)(2\rho+s-1) + (1-s)(1-v^2) \right) \ln \left(\frac{1-s}{a\delta} \right) + 2a \cdot \left(\frac{1-s}{a\delta} \right)^{\rho} (1+v)(1-\delta) + 2(1-v^2) = 0; \quad (7)$$

- бифуркация Неймарка–Сакера (NS), $\lambda = \lambda^{\pm i\theta}$:

$$\left(a \cdot \left(\frac{1-s}{a\delta} \right)^{\rho} (1-\delta)(\rho+s-1) + v(1-s) \right) (1-v) \ln \left(\frac{1-s}{a\delta} \right) - a \cdot \left(\frac{1-s}{a\delta} \right)^{\rho} (1-v)(1-\delta) - (1-v)^2 = 0. \quad (8)$$

При этом границы (7) и (8) пересекаются в точке с координатами (ρ^*, a^*) , которая является корнем следующей системы:

$$\begin{cases} \left(\rho^* a^* \cdot \left(\frac{1-s}{\delta a^*} \right)^{\rho^*} (\delta-1) + s-1 \right) (1-v) \ln \left(\frac{1-s}{\delta a^*} \right) - (3+v) \left(1-v + a^* \cdot \left(\frac{1-s}{\delta a^*} \right)^{\rho^*} (1-\delta) \right) = 0, \\ \left(a^* \cdot \left(\frac{1-s}{\delta a^*} \right)^{\rho^*} (1-\delta)(\rho^*+s-1) + v(1-s) \right) (1-v) \ln \left(\frac{1-s}{\delta a^*} \right) - \\ - a^* \cdot \left(\frac{1-s}{\delta a^*} \right)^{\rho^*} (1-v)(1-\delta) - (1-v)^2 = 0. \end{cases} \quad (9)$$

Область устойчивости решения (4), формируемая границами TC , PD , NS , представлена на рис. 1.

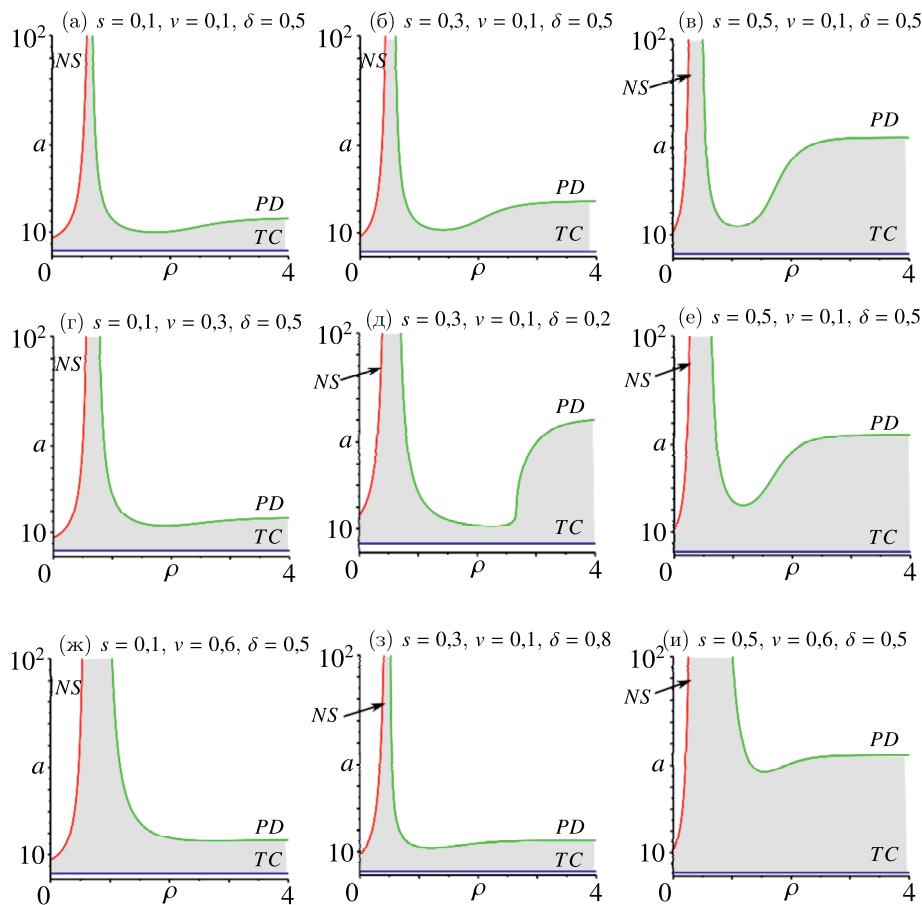


Рис. 1. Изменение области устойчивости нетривиального решения (2) при вариации значений параметров s, v и δ . TC, PD, NS — линии, соответствующие транскритической бифуркации, бифуркации удвоения периода и Неймарка – Сакера соответственно

Как видно, параметр ρ , характеризующий интенсивность экологического лимитирования, определяет сценарий потери устойчивости, т. е. характер возникающих колебаний. Если $\rho < \rho^*$, где ρ^* — абсцисса точки пересечения границ PD и NS, определяемая по формуле (9), то потеря устойчивости происходит по сценарию Неймарка – Сакера, при $\rho > \rho^*$ — через бифуркацию удвоения периода. В свою очередь, рост репродуктивного потенциала ведет к увеличению численности популяции, что сопровождается более интенсивной внутривидовой конкуренцией за ресурсы, и, следовательно, инициирует возникновение колебаний численности.

На рис. 1 видно, что рост значений коэффициентов выживаемости ведет к расширению области устойчивости, в то время как увеличение параметра δ , характеризующего долю самок среди новорожденных, — наоборот, к сужению (рис. 1, б, д, з). Действительно, рост δ ведет к увеличению численности приплода, и, как следствие, переход к колебаниям будет происходить при более низких значениях коэффициента рождаемости (рис. 1, з). Следует отметить, что при $\rho \geq 1$, т. е. когда лимитирование выживаемости самцов больше лимитирования выживаемости самок, потеря устойчивости нетривиального равновесия всегда происходит через бифуркацию удвоения периода. Это довольно легко показать, исследовав на устойчивость модель (2) при $\rho = 1$.

Заметим, что увеличение интенсивности лимитирования выживаемости самцов может стабилизировать динамику популяции, что особенно ярко проявляется при малой доле новорожденных самок (рис. 1, д). В целом проведенный анализ позволяет заключить, что в случае, когда в популяции выживает более половины самок и самцов, а вторичное соотношение полов сбалан-

сированное, популяция характеризуется устойчивой динамикой в большей части параметрического пространства при весьма высоком коэффициенте рождаемости (рис. 1, *и*). При этом колебания возникают в довольно узком диапазоне значений ρ , когда лимитирование выживаемости самок более выражено, чем лимитирование выживаемости самцов. Также необходимо отметить, что в окрестности ρ^* потеря устойчивости с ростом a возможна лишь при очень высоких значениях репродуктивного потенциала; здесь более вероятен переход к колебаниям численности в результате вариации состояния экологической ниши, влияющей на выживаемость особей.

Режимы динамики модели (2). Для исследования динамических режимов, возникающих в области неустойчивости системы (2), были построены карты динамических режимов (рис. 2). Как видно, карты отображают ключевые аспекты аналитического исследования, а именно, при малых ρ потеря устойчивости реализуется по сценарию Неймарка–Сакера, а при высоких — через каскад бифуркаций удвоения периода (рис. 2, *а–в*). При этом сопоставление верхнего ряда рис. 2 с рис. 1 позволяет говорить о мультистабильности, поскольку область устойчивости нетривиального равновесия на них отличается. Более того, вариация начального условия приводит к изменению наблюдаемых динамических режимов: карты динамических режимов при одних и тех же значениях параметров отличаются (рис. 2, *а, б*). В частности, область устойчивости ненулевого решения, полученная численно, сужена за счет областей притяжения 3-цикла и 2-цикла (рис. 2, *а–в*). Бассейны притяжения (рис. 2, *г–е*), построенные для значений коэффициентов из этих областей мультистабильности (точки B_1, B_2, B_3 на рис. 2, *а–в*), демонстрируют сосуществование стационарной численности с колебаниями. Отметим, что для подобных двумерных отображений неоднократно было показано сосуществование устойчивого равновесия и 3-цикла, возникающего в результате касательной бифуркации [Неверова, Фрисман, 2015; Фрисман и др., 2015а], что справедливо и для исследуемой в данной работе модели.

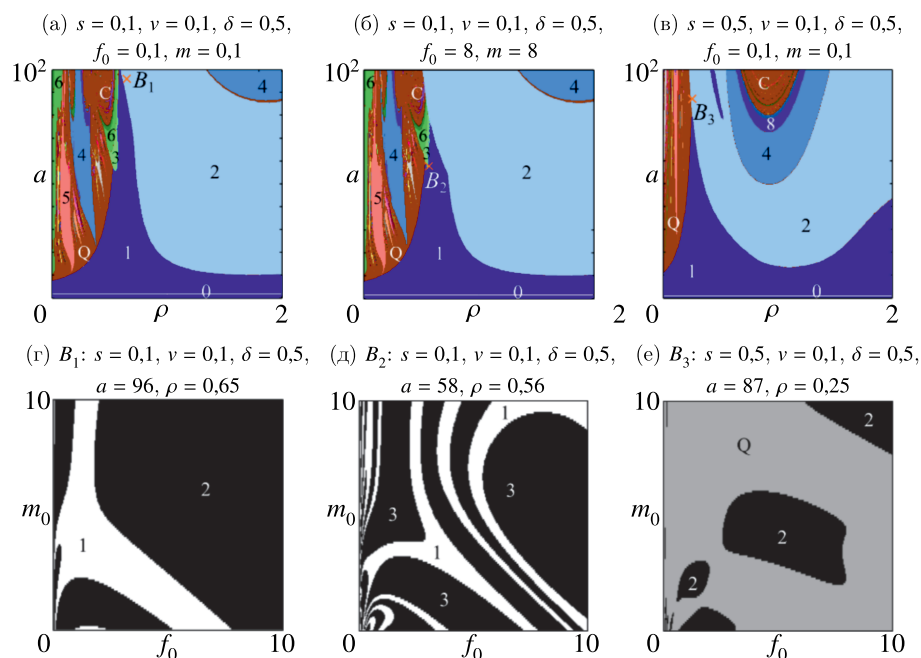


Рис. 2. Карты динамических режимов (а–в), дополненные бассейнами притяжения сосуществующих режимов из областей мультистабильности (г–е). Числа соответствуют длине наблюдаемого цикла. 0 соответствует гибели популяции. Q — квазипериодическая динамика. C — хаотическая динамика

Как оказалось, 2-цикл, сосуществующий с нетривиальной неподвижной точкой, также является результатом седлоузловой (касательной) бифуркации. Приведенное на рис. 3 графиче-

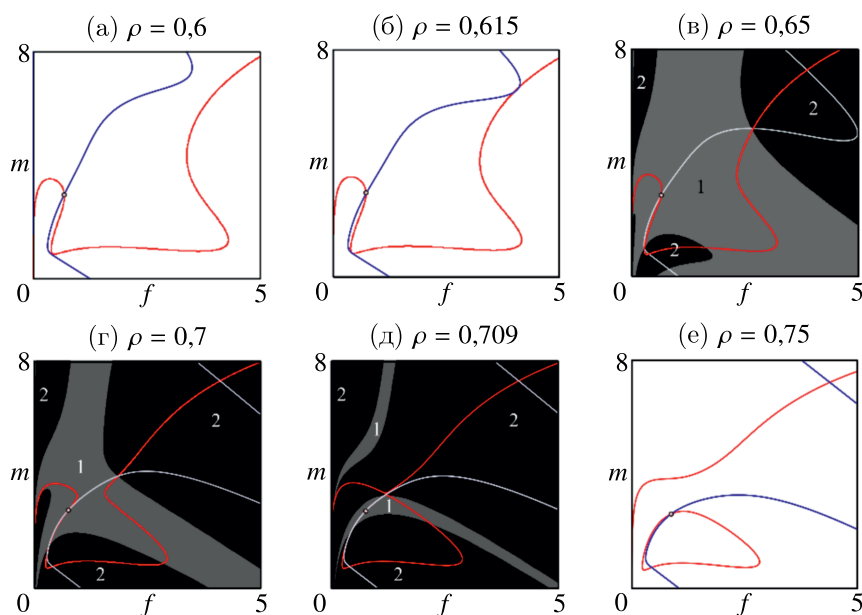


Рис. 3. Графическое решение дважды итерированного отображения (2) при вариации бифуркационного параметра ρ при следующих значениях коэффициентов $s = 0,1$, $v = 0,1$, $\delta = 0,5$, $a = 70$, дополненное бассейнами притяжения. Числа соответствуют длине наблюдаемого цикла. Неподвижная точка (4) выделена кружком

ское решение дважды итерированного отображения (2) как раз это и демонстрирует. Изначально система имеет единственную неподвижную точку, которая совпадает с (4) (рис. 3, а), затем в дополнение к ней возникает полуустойчивая периодическая точка, и, как результат, кривые пересекаются в трех точках (рис. 3, б). С дальнейшим ростом бифуркационного параметра периодическое решение распадается на устойчивое и неустойчивое, то есть добавляются еще две точки, что соответствует касательной бифуркации. В итоге система имеет 5 решений: при этом видно, что неустойчивые элементы располагаются на границе бассейнов притяжения, в то время как устойчивые — в глубине (рис. 3, в). Рост значений бифуркационного параметра сужает область притяжения устойчивого равновесия (рис. 3, г).

С другой стороны, в системе (2) имеется 2-цикл, рожденный в результате бифуркации удвоения периода, когда нетривиальное равновесие теряет устойчивость по сценарию Фейгенбаума. Следовательно, возникает вопрос: а могут ли эти два разных 2-цикла сосуществовать? Или, другими словами, заходит ли область существования и притяжения касательного 2-цикла на 2-цикл, возникший при переходе одного из собственных чисел характеристического многочлена (5) через -1 . Для значений коэффициентов, приведенных на рис. 3, значение параметра ρ , при котором неподвижная точка (4) теряет устойчивость, находится на основе условия (7) и составляет чуть больше 0,709. Рисунок 3, д, построенный для $\rho = 0,709$, демонстрирует сужение бассейна притяжения устойчивого равновесия и, как результат, притяжение друг к другу элементов неустойчивого 2-цикла, расположенных на границе области притяжений. Очевидно, что с дальнейшим ростом параметра ρ неустойчивый 2-цикл и неподвижная точка сливаются, а бассейн притяжений устойчивого равновесия схлопывается. Следовательно, решение (4) теряет устойчивость и остается только устойчивый 2-цикл (рис. 3, е), т. е. бистабильность двух 2-циклов не наблюдается.

Таким образом, модель (2) в зависимости от значений параметров может демонстрировать стабильную, периодическую и нерегулярную динамику. При этом возможно возникновение мультистабильности, когда вариация текущей численности может привести к смене наблюдаемого режима динамики.

3. Применение модели (1) к описанию динамики численности природных популяций

Используемые данные. В качестве объектов исследования выступили следующие виды охотничьих животных: лось (*Alces alces* Linnaeus, 1758), косуля сибирская (*Capreolus pygargus* Pallas, 1771) и кабарга (*Moschus moschiferus* Linnaeus, 1758). Основным источником информации о численности охотничьих животных являются материалы годовых отчетов по зимнему маршрутному учету основных охотничье-промысловых животных, проводимого государственными службами, отвечающими за охрану и использование объектов животного мира в ЕАО [Государственный охотхозяйственный. . .].

Переход от модели популяции, структурированной по полу, к уравнению с запаздыванием от общей численности. В силу отсутствия данных о половой структуре охотничьих животных ЕАО целесообразно переписать модель (1), используя только общую численность.

Для того чтобы перейти от численности самок F и самцов M в модели (1) к общей численности N , вычислим сумму первого и второго уравнения, что приводит нас к следующему выражению:

$$\begin{aligned} N_{n+1} = F_{n+1} + M_{n+1} &= a\delta F_n e^{-\alpha N_n} + sF_n + a(1-\delta)F_n e^{-\beta N_n} + vM_n = \\ &= (s + a(1-\delta)e^{-\beta N_n} + a\delta e^{-\alpha N_n})F_n + vM_n, \end{aligned} \quad (10)$$

где N_n — общая численность популяции в n -м году. Преобразуем (10) следующим образом:

$$\begin{aligned} N_{n+1} &= (s + a(1-\delta)e^{-\beta N_n} + a\delta e^{-\alpha N_n})F_n + vM_n + vF_n - vF_n = \\ &= (s - v + a(1-\delta)e^{-\beta N_n} + a\delta e^{-\alpha N_n})F_n + vN_n. \end{aligned}$$

Следовательно, F_n может быть найдено по следующей формуле:

$$F_n = \frac{N_{n+1} - vN_n}{s - v + a(1-\delta)e^{-\beta N_n} + a\delta e^{-\alpha N_n}}. \quad (11)$$

При этом F_{n+1} составляет

$$F_{n+1} = \frac{N_{n+2} - vN_{n+1}}{s - v + a(1-\delta)e^{-\beta N_{n+1}} + a\delta e^{-\alpha N_{n+1}}}.$$

С другой стороны,

$$N_{n+1} = F_{n+1} + M_{n+1} = \frac{N_{n+2} - vN_{n+1}}{s - v + a(1-\delta)e^{-\beta N_{n+1}} + a\delta e^{-\alpha N_{n+1}}} + a(1-\delta)F_n e^{-\beta N_n} + vM_n.$$

Преобразуем последнее выражение следующим образом:

$$\begin{aligned} N_{n+1} &= \frac{N_{n+2} - vN_{n+1}}{s - v + a(1-\delta)e^{-\beta N_{n+1}} + a\delta e^{-\alpha N_{n+1}}} + a(1-\delta)F_n e^{-\beta N_n} + vM_n + vF_n - vF_n = \\ &= \frac{N_{n+2} - vN_{n+1}}{s - v + a(1-\delta)e^{-\beta N_{n+1}} + a\delta e^{-\alpha N_{n+1}}} + (a(1-\delta)e^{-\beta N_n} - v)F_n + vN_n. \end{aligned}$$

Используя подстановку (11), найдем N_{n+2} . Таким образом, переход от численностей самок F и самцов M в модели (1) к общей численности N приводит к одномерному рекуррентному уравнению с запаздыванием:

$$N_{n+2} = \left(a \left(\delta e^{-\alpha N_{n+1}} + (1 - \delta) e^{-\beta N_{n+1}} \right) + s - v \right) \times \\ \times \left[1 + \frac{v - a(1 - \delta) e^{-\beta N_n}}{a \left(\delta e^{-\alpha N_n} + (1 - \delta) e^{-\beta N_n} \right) + s - v} \right] (N_{n+1} - v N_n) + v N_{n+1}. \quad (12)$$

Оценка параметров модели уравнений (12). Формула (12) позволяет по данным общей численности оценить параметры, характеризующие процессы воспроизводства и половую структуру, что может быть использовано для анализа и описания динамики численности природных популяций. Для каждого эксперимента ставилась задача о таком подборе параметров модели и начального приближения, соответствующего общей численности в предыдущие два года, при котором отклонения между модельными и учетными данными минимальны. Таким образом, задача оценки параметров модели заключалась в подборе таких значений параметров уравнений с запаздыванием (12), при которых последовательность N_n^* (модельная численность) наилучшим образом аппроксимирует известную последовательность N_n (учетная численность). Значения N_n^* определялись по уравнениям (12) численно методом Левенберга – Маркварда, т. е. ищались такие наборы параметров, которые обеспечивают минимумы величины:

$$LU = \sum (\ln N_n - \ln N_n^*)^2.$$

Для оценки качества описания учетных данных модельными вычислялись коэффициент детерминации (R^2) и средняя ошибка аппроксимации (A). Проверка значимости коэффициента детерминации R^2 осуществлялась на основе F -критерия (критерия Фишера, при уровне значимости $p = 0,05$). Рассчитывались значение F и фактический уровень значимости (p -значение), а также табличное значение $F_t(0,05, k_1, k_2)$, k_1 и k_2 — число степеней свободы, $k_1 = m$, $k_2 = n - m - 1$, где n — количество наблюдений, m — число параметров. Если рассчитанный критерий Фишера выше, чем табличный ($F > F_t$), а фактическое p -значение меньше критического уровня ($p = 0,05$), то нулевая гипотеза о случайной природе оцениваемых характеристик отклоняется и признаются их статистическая значимость и надежность.

Заметим, что критерий Фишера является параметрическим и, в частности, требует нормального распределения остатков. Проверка на нормальность остатков осуществлялась с помощью статистических тестов (тест Колмогорова – Смирнова, W-тест Шапиро – Уилка), встроенных в математические пакеты, например в программе Statistica. Результаты тестов показали, что анализируемые распределения остатков не отличаются от нормального.

Дополнительно рассчитывался скорректированный по числу степеней свободы коэффициент детерминации R_{adj}^2 , который позволяет определить тесноту связи с учетом степеней свободы общей и остаточной дисперсии. Средняя ошибка аппроксимации A показывает, на сколько процентов в среднем расчетные значения отклоняются от фактических.

Спектральный анализ численностей животных. Дополнительно для оценки циклических колебаний в динамике рассматриваемых видов животных был использован метод спектрального анализа. Расчеты функции спектральной плотности могут корректно выполняться только в случае, если изучаемый временной ряд является стационарным и его средние значения и стандартное отклонение от среднего не изменяются во времени [Дженкинс, Ваттс, 1972; Исаев и др., 2015]. Процедура последовательной трансформации ряда натурных данных в стационарный временной ряд состоит в переходе к логарифмической шкале, нормировке данных относительно среднего, очистке от тренда и шумовых высокочастотных составляющих изучаемого ряда [Исаев и др., 2015]. Если для анализируемого ряда временной тренд не выражен, то

процедура его выделения не осуществлялась. На последнем этапе трансформации для уменьшения шума временного ряда проводилась его фильтрация с помощью фильтра Ганна, отсекающего высокочастотную (свыше 0,25 Гц) составляющую ряда [Хемминг, 1980]. Для полученного в результате такой трансформации линейного инвариантного во времени ряда (ЛИВ-ряда) была вычислена его спектральная плотность, характеризующая частотные составляющие и периодичность колебаний плотности популяции.

Отметим, что оценка спектральной плотности и частоты колебаний для популяций лося производилась на основе сглаженного нормированного логарифмированного ряда численности, а для популяций косули и кабарги — для сглаженного логарифмированного детрендрованного ряда численности.

Результаты применения модели (12). В табл. 1 представлены значения параметров, при которых модель (12) наилучшим образом аппроксимирует учетную численность популяций животных, а также приведены оценки качества полученных моделей.

Таблица 1. Значения параметров модели (12), полученные по данным учетной численности охотничьих животных, обитающих на территории ЕАО, и оценка их значимости

Группы оценок	Оцениваемая величина	Вид животного		
		Лось	Косуля	Кабарга
Значения параметров уравнения (12)	a	0,5	0,781	1,73
	α	0,00082	0,0001487	0,00158
	β	0,00029	0,000166	0,00087
	s	0,91	0,949	0,97
	v	0,84	0,95	0,78
Стационарная половая структура	$\bar{f}$	600	7584	1310
	$\bar{m}$	650	6105	815
	доля самок, %	48	55,4	61,6
Оценка качества описания	R^2	0,77	0,85	0,91
	R^2_{adj}	0,72	0,83	0,89
	F -критерий и p -значение; $F_t(0,05, k_1, k_2)$	$F = 17,7$ при $p < 0,00001$; $F_t(0,05, 5, 27) = 2,57$	$F = 43,85$ при $p < 0,00001$; $F_t(0,05, 5, 38) = 2,46$	$F = 51,4$ при $p < 0,00001$; $F_t(0,05, 5, 27) = 2,57$
	A (%)	22,3	14,7	25,5

Согласно значениям скорректированных коэффициентов детерминации вариация численности копытных на более чем 72 % (лось, косуля и кабарга) объясняется изменчивостью включенных в модель переменных (половая структура и плотностно-зависимая регуляция выживаемости молоди; табл. 1). Расчетная численность копытных животных отклоняется от учетной на 14,7–25,5 %, что, по-видимому, обусловлено влиянием факторов, не учтенных в модели (промысел, хищничество, доступность основных кормов, климатические факторы и т. д.). В целом предложенная модель (1) довольно хорошо описывает изменение численности копытных видов животных, а полученные на основе уравнения (12) точечные оценки параметров могут быть использованы для анализа демографических процессов, протекающих в популяции, и построения краткосрочного прогноза. Отметим, что при оценке параметров предполагалось, что у рассматриваемых видов копытных рождается примерно поровну самок и самцов [Большаков, Кубанцев, 1984], т. е. доля новорожденных самок δ равна 0,5.

Отметим, что интенсивность экологического лимитирования самок (α) у лося и кабарги в несколько раз превышает данный показатель для самцов (β). На наш взгляд, одной из причин таких различий в значениях α и β может быть избирательность охоты на самцов в обеих популяциях. Действительно, если исключить влияние изъятия из коэффициента выживаемости

(смертности) самцов w_2 , то текущая численность популяции N , стоящая в показателе степени, уменьшится, и, следовательно, в силу сохранения балансовых отношений коэффициент β увеличится. Это связано с тем, что смертность становится более зависимой от плотности, так как исчезает внешний источник гибели особей. В популяции косули коэффициенты α и β отличаются незначительно, по-видимому, плотностно-зависимые факторы (в том числе хищники и промысел) оказывают довольно равномерное воздействие на динамику неполовозрелых самок и самцов.

На рис. 4, а представлена динамика учетной и модельной численности популяции лося в ЕАО. Согласно оценкам качества описания модель (12) (табл. 1) хорошо описывает временной ряд, соответствующий учетной численности лося. Как видно на рис. 4, а, модельная траектория повторяет тенденцию снижения численности лося с 1992 г. до середины 2000-х гг., а затем ее небольшой рост. Заметим, что увеличение численности последовало после достаточно долгого запрета отстрела лося в ЕАО (с охотничьего сезона 1998/99 гг. до 2010/2011 гг.). В перспективе для популяции лося предполагается выход на равновесную численность, оцениваемую по модели (1) примерно в 1250 особей (табл. 1, рис. 4, а).

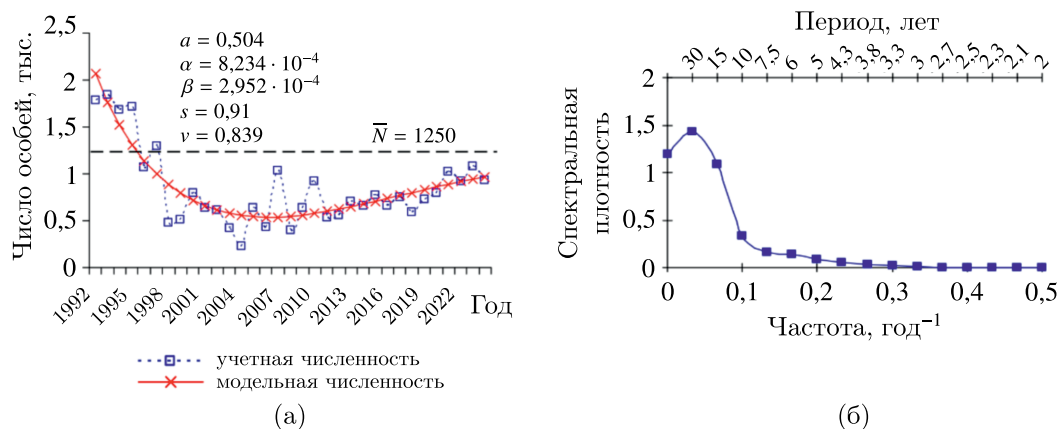


Рис. 4. (а) Учетная и модельная численность популяции лося в Еврейской автономной области в 1992–2024 гг. $\bar{N}$ — равновесная численность популяции лося. (б) Изменение спектральной плотности для ЛИВ-ряда численности популяции лося в зависимости от частоты и периода

В соответствии с модельными оценками среднее число новорожденных на одну самку составляет 0,5, что означает, что каждая вторая самка рождает одного теленка (при равновесной численности популяции), при этом нужно понимать, что группа самок состоит из особей как ювенильных, так и достигших зрелости и принимающих участие в размножении. Выживаемость самок (0,91) выше выживаемости самцов (0,84). При этом за счет более низкой выживаемости неполовозрелых самок (параметр α выше β) доля самок в популяции лося составляет около 48 %. Для оценки периода колебаний численности лося была построена функция спектральной плотности (рис. 4, б). Максимальное значение функции спектральной плотности популяции лося наблюдается при частоте $0,033 \text{ год}^{-1}$, что соответствует 30-летнему периоду колебаний. Примечательно, что спектральная плотность демонстрирует высокие значения и при частоте $0,067 \text{ год}^{-1}$. Это свидетельствует о том, что периоды колебаний популяции могут варьироваться от 15 лет при частоте $0,067 \text{ год}^{-1}$ до 30 лет при частоте $0,033 \text{ год}^{-1}$.

Численность косули с 1981 г. имеет тенденцию к увеличению с выходом на равновесный уровень, который оценивается примерно в 13 690 особей (рис. 5, а). Модельный рост численности обеспечивается сравнительно невысоким значением репродуктивного потенциала, составляющим 0,781, и высокими оценками коэффициентов выживаемости взрослых самок и самцов (более 0,9). При этом удельный вес самок составляет 0,55 (табл. 1). В результате спектрального

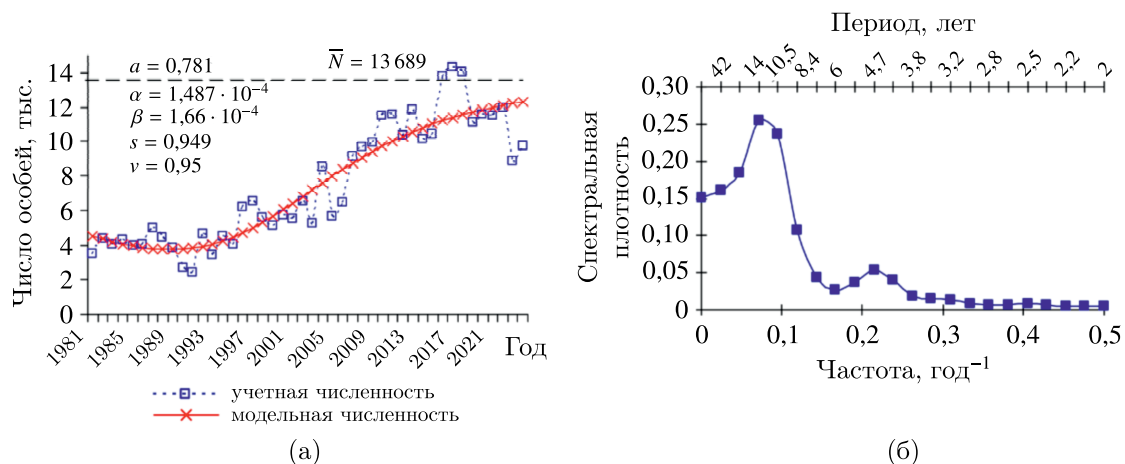


Рис. 5. (а) Учетная и модельная численность популяции косули в Еврейской автономной области в 1981–2024 гг. $\bar{N}$ — равновесная численность популяции косули. (б) Изменение спектральной плотности для ЛИВ-ряда численности популяции косули в зависимости от частоты и периода

анализа для популяции косули выявлены низкочастотные ($0,07 \text{ год}^{-1}$) колебания, соответствующие периоду 14 лет (рис. 5, б). Немного ниже значение другого локального максимума функции спектральной плотности, который наблюдается при частоте $0,095 \text{ год}^{-1}$ (период колебаний равен около 10 лет).

В популяции кабарги в период 1992–2001 гг. наблюдалось снижение численности, а затем с 2002 г. был отмечен стремительный рост численности с последующим выходом на равновесный уровень, оцениваемый в 2125 особей (табл. 1, рис. 6, а). Рост модельной численности кабарги происходит при сравнительно большом значении коэффициента репродуктивного потенциала (1,7) и высокой выживаемости взрослых самок (0,97). В равновесном половом составе популяции численно преобладают самки (61,6 % от общей численности).

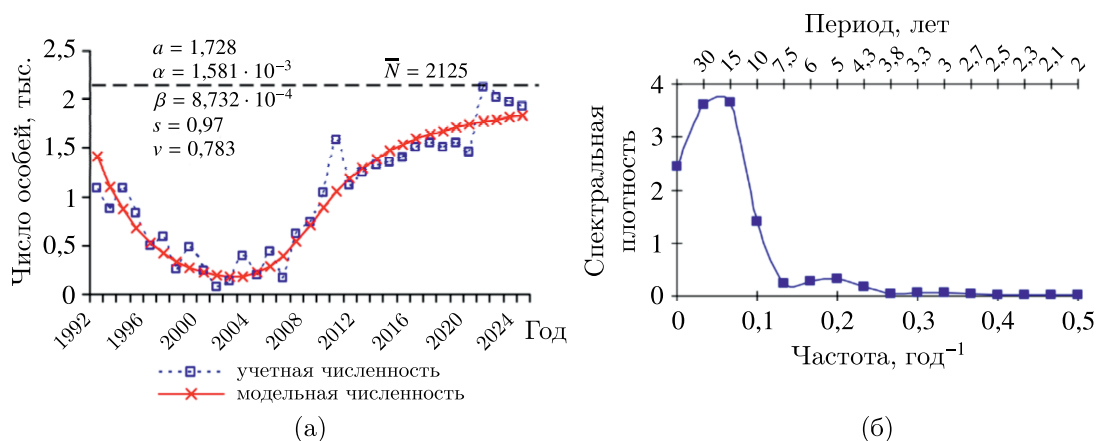


Рис. 6. Учетная и модельная численность популяции кабарги в Еврейской автономной области в 1992–2024 гг. $\bar{N}$ — равновесная численность популяции кабарги. (б) Изменение спектральной плотности для ЛИВ-ряда численности популяции кабарги в зависимости от частоты и периода

Как видно на рис. 6, а, модельная траектория хорошо описывает тенденцию изменения численности кабарги. Отметим, что скорректированный коэффициент детерминации для учетной и модельной численности оказывается одним из самых высоких (0,89), отражая высокую коррелированность изменений модельных и учетных данных (табл. 1). Однако средняя ошиб-

ка аппроксимации является также одной из высоких и показывает, что модельная траектория отклоняется от учетных данных на 25,5 %. По результатам спектрального анализа выявлено, что максимум функции спектральной плотности для популяции кабарги достигается при частоте $0,067 \text{ год}^{-1}$ (период колебаний составляет 15 лет) (рис. 6, б). Кроме того, на основании графика спектральной плотности можно наблюдать и колебания с 30-летним периодом (при частоте $0,033 \text{ год}^{-1}$), причем они незначительно слабее, чем 15-летние флуктуации.

4. Обсуждение полученных результатов

Проведенное исследование показало, что дискретная во времени модель динамики численности популяции, с учетом половой структуры и плотностно-зависимой выживаемостью молоди (1), с учетом предложенного подхода к оценке параметров хорошо описывает динамику численности популяций копытных (табл. 1, рис. 4–6, а). По-видимому, изменения численности большинства рассматриваемых видов копытных животных преимущественно связаны с особенностями половой и возрастной (которая неявно включена в модель (1)) структуры и плотностно-зависимой регуляцией численности (плотности).

Заметим, что по сравнению с предложенной здесь моделью динамики структурированной популяции (1) применение одномерных моделей динамики однородных популяций к описанию общей численности природных популяций, как правило, позволяет оценить только тенденции для части ряда данных и получить усредненные оценки демографических параметров, но не описывать наблюдаемые длиннопериодические колебания [Фрисман и др., 2015а; Фрисман, Ревуцкая, 2018].

Полученные в данной работе оценки значений параметров модели (12) для популяций копытных являются биологически содержательными и попадают в область устойчивости равновесных решений модели (1). Следовательно, численность данных видов характеризуется устойчивым (стабильным) типом динамики, а их динамика представляет собой длиннопериодические колебания с флуктуациями вокруг состояния равновесия (рис. 4–6, а). Действительно, ранее другими исследователями отмечалось, что для большинства копытных животных, которые отличаются крупными размерами, длительным периодом жизни, поздним половым созреванием и низкой плодовитостью, свойственен так называемый стабильный тип динамики численности населения с К-стратегией размножения [Северцов, 1941; Барабаш-Никифоров, Формозов, 1963; Наумов, 1963; Шилов, 1998].

Отметим, что сопоставление найденных точечных оценок (табл. 1) с параметрическими портретами позволяет сделать выводы о том, что незначительная вариация значений демографических параметров, в результате влияния случайных факторов, не приведет к существенным изменениям характера динамики популяций копытных, а также тенденций их развития, поскольку точечные оценки параметров останутся в области устойчивости (рис. 1). Колебания в полоструктурированных популяциях с плотностно-зависимой регуляцией выживаемости молоди могут возникать при очень высокой скорости роста популяции, когда за счет высокой численности приплода увеличивается конкуренция за ресурсы внутри популяции, что ведет к снижению выживаемости молоди. В целом такие вариации значений выживаемости молоди могут раскачать колебания в популяции.

Точечные оценки коэффициентов модели (12) (табл. 1), находящиеся в области устойчивости равновесных решений, с одной стороны, и оценка спектральной плотности ЛИВ-рядов численности (рис. 4–6, б), с другой стороны, отражают тот факт, что для данных популяций копытных в целом характерна равновесная динамика, переход к которой осуществляется через длиннопериодические колебания. В результате спектрального анализа для популяций копытных выявлены низкочастотные колебания, соответствующие 30-летнему периоду для лося, 14-летнему — для косули и 15-летнему — для кабарги.

Исследования других авторов [Ердаков, Переясловец, 2022] показывают, что на спектрах колебаний численности лося во всех регионах России доминируют по мощности 20–30-летние периодические составляющие. Однако убедительных доказательств, показывающих отчетливую цикличность в динамике населения лося или других копытных и ее прямую зависимость от трофоклиматических факторов, в настоящее время никем не представлено [Данилкин, 1999; Данилкин, 2018].

По-видимому, ежегодные возникающие флуктуации численности копытных по большей части обусловлены влиянием внешних факторов и представляют собой отклонения от состояния равновесия. В целом к основным факторам, сдерживающим рост популяций копытных, относятся легальная охота, браконьерство и пресс хищников [Данилкин, 1999; Данилкин, 2018]. Кроме того, причиной изменения величины поголовья копытных могут служить ежегодные пожары, которые обуславливают изменение количества и качества предпочитаемых кормов и ведут к территориальному перераспределению особей. Более того, колебания численности копытных могут быть связаны с сезонными миграциями в менее снежные районы с хорошими кормовыми и защитными условиями [Данилкин, 1999; Аргунов, Сафронов, 2022].

Согласно модельным оценкам значения выживаемостей молодых особей копытных низкие, а выживаемости взрослых особей — высокие. При этом выживаемость у взрослых самок большинства копытных выше или близка по своему значению, чем у самцов. Более того, по-видимому, низкие значения выживаемости неполовозрелых самок и самцов, зависящих от плотности популяции, и достаточно высокие значения выживаемости взрослых особей (табл. 1) предопределяют относительную стабильность популяций копытных животных. Действительно, у большинства видов копытных ранняя детская смертность выше смертности взрослых. По разным оценкам, убыль молодняка оленей составляет 30–70 % [Дунищенко, 2000]. Отмечается различная гибель взрослых самок и самцов. В сезон размножения смертность более подвижных самцов выше, чем малоподвижных самок [Наумов, 1963]. При возрастании неблагоприятных условий самцы погибают в большом количестве, особенно среди полувзрослых и взрослых особей. Лишь в отдельных случаях гибель самок выше, чем самцов [Большаков, Кубанцев, 1984]. Например, в популяции лося молодые самки мельче самцов, а потому слабее и гибнет их больше. В старшей половозрелой группе увеличивается гибель быков за счет пострадавших в период гона, от хищников и истощения зимой [Язан и др., 1976].

В результате моделирования показано, что в равновесном половом составе у косули и кабарги преобладают самки, у лося — самцы (табл. 1). Согласно литературным источникам относительное число самцов и самок у каждого вида копытных колеблется в зависимости от конкретных условий года, биотопа и особенностей биологии вида [Большаков, Кубанцев, 1984]. Хотя отмечается, что у оленей, как правило, в третичном соотношении полов преобладают самки. Однако у лося не наблюдается такого постоянного преобладания самок среди взрослых особей, как у других видов оленей. Возможно, это следствие менее выраженной полигамии данного вида [Большаков, Кубанцев, 1984]. Заметим, что преобладание числа самок в популяции показывает интенсивный рост численности популяции кабарги [Зайцев, 2006], что наблюдается согласно ее учетной численности (рис. 6, а).

Репродуктивные потенциалы копытных (табл. 1) находятся в допустимых рамках, накладываемых биологическими особенностями видов. В частности, потенциальная плодовитость популяций лося и сибирской косули составляет примерно один-два теленка на одну половозрелую самку, у кабарги — 1–3 теленка, чаще — 2 [Кучеренко, 2007]. Очевидно, что реальный прирост популяций оказывается гораздо меньше предполагаемых оценок в силу высокой смертности молодняка [Данилкин, 1999; Кучеренко, 2007]. Согласно модельным оценкам среди копытных наименьший коэффициент рождаемости отмечается в популяции лося (табл. 1) и, вероятно, указывает на высокую яловость самок данного вида. Действительно, плодовитость самок изменяется

по годам и зависит от ряда факторов, в частности от обилия кормовой базы и, следовательно, от упитанности животных, плотности их населения, условий зимовки, возраста, сроков, интенсивности и выборочности охоты на этих животных. Все эти факторы могут приводить и к яловости самок лосей [Крупные хищники. . . , 1978; Аргунов, 2012].

Таким образом, подход, предложенный в данном исследовании, позволяет оценить параметры популяции, специфичные для конкретного пола, на основе данных об общей численности. Данный подход позволяет получить результаты, вполне согласующиеся с полевыми наблюдениями.

5. Заключение

В данной работе предложена простейшая модель лимитированной популяции с учетом половой структуры. Проведено аналитическое и численное исследование предложенной модели. Показано, что увеличение интенсивности лимитирования выживаемости самцов может стабилизировать динамику популяции, что особенно ярко проявляется при малой доле новорожденных самок.

На основе предложенной дискретной во времени модели динамики численности с половой структурой и плотностно-зависимым лимитированием разработан подход, позволяющий оценивать демографические параметры реальных популяций на основе общей численности. Переход от двухкомпонентных моделей с явным учетом половой структуры к уравнению с запаздыванием от общей численности при апробации позволяет избежать подбора начального приближения, характеризующего половую структуру популяции на начальный момент времени.

На основе предложенного подхода выполнен количественный анализ влияния плотностно-зависимых факторов и половой структуры на изменение численности копытных видов животных. Показано, что уравнение с запаздыванием от общей численности с учетом процессов лимитирования довольно хорошо описывает реальную динамику, улавливая тенденции и характер колебаний и, как результат, вполне может применяться к описанию и анализу динамики численности структурированных популяций. Полученные в рамках работы точечные оценки располагаются в области биологически содержательных значений параметров и демонстрируют динамику численности популяций, подобную наблюдаемой в живой природе.

В целом предложенный для оценки параметров подход позволяет анализировать и моделировать половой состав популяции, а также определять демографические параметры, характеризующие динамику численности популяции по данным об общей численности популяции. Отметим, что такое исследование позволяет получить косвенные оценки, характеризующие структурированную популяцию по общей численности, и вполне могут быть использованы при разработке стратегий управления такими популяциями, в частности для построения краткосрочного прогноза.

Список литературы (References)

- Аргунов А. В. Половозрастная структура и плотность населения лося в Центральной Якутии // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. — 2012. — № 1. — С. 497–498.
- Argunov A. V. Polovozrastnaya struktura i plotnost' naseleniya losya v Tsentral'noy Yakutii [Age and sex structure and population density of moose in Central Yakutia] // Modern problems of nature management, hunting and animal husbandry. — 2012. — No. 1. — P. 497–498 (in Russian).
- Аргунов А. В., Сафронов В. М. Новые данные по распространению кабарги (*Moschus moschiferus*) в Якутии // Известия РАН. Сер. Биологическая. — 2022. — № 5. — С. 549–554.
- Argunov A. V., Safronov V. M. Novye dannye po rasprostraneniye kabargi (*Moschus moschiferus*) v Yakutii [New data on the distribution of musk deer (*Moschus moschiferus*) in Yakutia] // Izvestiya Akademii nauk. Ser. Biologicheskaya. — 2022. — No. 5. — P. 549–554 (in Russian).

- Барабаш-Никифоров И. И., Формозов А. Н. Териология. — М.: Высшая школа, 1963.
Barabash-Nikiforov I. I., Formozov A. N. Teriologiya [Theriology]. — Moscow: Vysshaya shkola, 1963 (in Russian).
- Большаков В. Н., Кубанцев Б. С. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. — М.: Наука, 1984.
Bol'shakov V. N., Kubantsev B. S. Polovaya struktura populyatsiy mlekopitayushchikh i yeye dinamika [Sex structure of mammal populations and its dynamics]. — Moscow: Nauka, 1984 (in Russian).
- Гиммельфарб А. А., Гинзбург Л. Р., Полуэктов Р. А., Пых Ю. А., Ратнер В. А. Динамическая теория биологических популяций. — М.: Наука, 1974.
Gimmel'farb A. A., Ginzburg L. R., Poluektov R. A., Pykh Yu. A., Ratner V. A. Dinamicheskaya teoriya biologicheskikh populyatsiy [Dynamic theory of biological populations]. — Moscow: Nauka, 1974 (in Russian).
- Государственный охотхозяйственный реестр ЕАО за 2011–2024 гг. — [Электронный ресурс]. — <https://www.eao.ru/isp-vlast/upravlenie-po-okhrane-i-ispolzovaniyu-obektov-zhivotnogo-mira-pravitelstva-eao/inaya-informatsiya-2/informatsiya-dlya-okhotnikov-oblasti/> (дата обращения: 22.01.2025).
Gosudarstvennyy okhotkhozyaystvennyy reyestr YEAO za 2011–2024 gg. [State hunting register of the Jewish Autonomous Region for 2011–2024]. — [Electronic resource]. — <https://www.eao.ru/isp-vlast/upravlenie-po-okhrane-i-ispolzovaniyu-obektov-zhivotnogo-mira-pravitelstva-eao/inaya-informatsiya-2/informatsiya-dlya-okhotnikov-oblasti/> (accessed 22.01.2025, in Russian).
- Данилкин А. А. Дикие копытные России: тренд динамики населения // Поволжский экологический журнал. — 2018. — № 3. — С. 357–367.
Danilkin A. A. Dikiye kopytnyye Rossii: trend dinamiki naseleniya [Wild ungulates of Russia: population dynamics trend] // Volga Region Ecological Journal. — 2018. — No. 3. — P. 357–367 (in Russian).
- Данилкин А. А. Олени (*Cervidae*). Млекопитающие России и сопредельных регионов. — М.: ГЕОС, 1999.
Danilkin A. A. Olen'i (Cervidae). Mlekopitayushchiye Rossii i sopredel'nykh regionov [Deer (Cervidae). Mammals of Russia and adjacent regions]. — Moscow: GEOS, 1999. (in Russian).
- Дженкинс Г., Ваттс Д. Спектральный анализ и его приложения. — М.: Мир, 1972.
Jenkins G. M., Watts D. G. Spectral analysis and its applications. — San Francisco: Holden Day Publ., 1968. (Russ. ed.: Jenkins G. M., Watts D. G. Spektral'nyy analiz i yego prilozheniya. — Moscow: Mir, 1972.)
- Дунищенко Ю. М. Ловцам охотничьей удачи. Методическое руководство по учету диких животных и ведению охотничьего хозяйства. — Хабаровск: ВНИИОЗ им. Б. М. Житникова, 2000.
Dunishenko Yu. M. Lovtsam okhotnich'yey udachi. Metodicheskoye rukovodstvo po uchotu dikikh zhivotnykh i vedeniyu okhotnich'yego khozyaystva [Hunters of hunting luck. Methodological guide to the registration of wild animals and management of hunting]. — Khabarovsk: VNIIOZ named after B. M. Zhitnikov, 2000 (in Russian).
- Ердаков Л. Н., Моролдоев И. В., Переясловец В. М., Козулин В. М. Многолетние циклы в динамике численности популяции белки обыкновенной *Sciurus Vulgaris* (L., 1758) // Вестник охотоведения. — 2019. — Т. 16, № 3. — С. 168–177.
Erdakov L. N., Moroldoev I. V., Pereyaslovets V. M., Kozulin V. M. Mnogoletniye tsikly v dinamike chislennosti populyatsii belki obyknovennoy Sciurus Vulgaris (L., 1758) [Long-term cycles in the dynamics of the population density of Eurasian red squirrel Sciurus Vulgaris (L., 1758)] // Vestnik okhotovedeniya. — 2019. — Vol. 16, No. 3. — P. 168–177 (in Russian).
- Ердаков Л. Н., Переясловец В. М. Цикличность в динамике численности лоса на территории Российской Федерации // Вестник охотоведения. — 2022. — Т. 19, № 1. — С. 14–23.
Erdakov L. N., Pereyaslovets V. M. Tsiklichnost' v dinamike chislennosti losya na territorii Rossiyskoy Federatsii [Cyclicality in the moose number dynamics in the Russian Federation] // Vestnik okhotovedeniya. — 2022. — Vol. 19, No. 1. — P. 14–23 (in Russian).
- Зайцев В. А. Кабарга: экология, динамика численности, перспективы сохранения. — М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2006.
Zaitsev V. A. Kabarga: ekologiya, dinamika chislennosti, perspektivy sokhraneniya [Musk deer: ecology, population dynamics, conservation prospects]. — Moscow: Izdatel'stvo Tsentra okhrany dikoy prirody, 2006 (in Russian).
- Исаев А. С., Пальникова Е. Н., Суховольский В. Г., Тарасова О. В. Динамика численности лесных насекомых-филлофагов: модели и прогнозы. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2015.
Isaev A. S., Palnikova E. N., Sukhovolsky V. G., Tarasova O. V. Dinamika chislennosti lesnykh nasekomykh-fillofagov: modeli i prognozy [Dynamics of forest phyllophagous insect populations: models and forecasts]. — Moscow: Tovarithchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2015 (in Russian).
- Крупные хищники и копытные звери. — М.: Лесная пром-сть, 1978.
Krupnyye khishchniki i kopytnyye zveri [Large predators and ungulates]. — Moscow: Lesnaya prom-st', 1978 (in Russian).

- Кузнецов А. П., Седова Ю. В. Бифуркации трехмерных и четырехмерных отображений: универсальные свойства // Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. — 2012. — Т. 20, № 5. — С. 26–43.
Kuznetsov A. P., Sedova Yu. V. Bifurkatsii trekhmernykh i chetyrekhmernykh otobrazheniy: universal'nyye svoystva [Bifurcations of three- and four-dimensional maps: universal properties] // Izvestiya vysshykh uchebnykh zavedenij. Prikladnaya nelineynaya dinamika. — 2012. — Vol. 20, No. 5. — P. 26–43 (in Russian).
- Кучеренко С. П. Звери Уссурийской тайги. — Хабаровск: издательский дом Приамурские ведомости, 2007.
Kucherenko S. P. Zveri Ussuriyskoy taygi [Animals of the Ussuri taiga]. — Khabarovsk: izdatel'skiy dom Priamurskiye vedomosti, 2007 (in Russian).
- Наумов Н. П. Экология животных. — М.: Высшая школа, 1963.
Naumov N. P. Ekologiya zhivotnykh [Animal ecology]. — Moscow: Vysshaya shkola, 1963 (in Russian).
- Неверова Г. П., Фрисман Е. Я. Сравнительный анализ влияния различных типов плотностной регуляции на динамику численности структурированных популяций // Информатика и системы управления. — 2015. — № 1 (43). — С. 41–53.
Neverova G. P., Frisman E. Ya. Sravnitel'nyy analiz vliyaniya razlichnykh tipov plotnostnoy regulyatsii na dinamiku chislennosti strukturirovannykh populyatsiy [Comparative analysis of the influence of various types of density regulation on the dynamics of the number of structured populations] // Information Science and Control Systems. — 2015. — No. 1 (43). — P. 41–53 (in Russian).
- Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. — М.: Изд-во АН СССР, 1941.
Severtsov S. A. Dinamika naseleniya i prisposobitel'naya evolyutsiya zhivotnykh [Population dynamics and adaptive evolution of animals]. — Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1941 (in Russian).
- Фрисман Е. Я., Неверова Г. П., Кулаков М. П., Жигальский О. А. Явление мультирежимности в популяционной динамике животных с коротким жизненным циклом // Доклады Российской академии наук. — 2015а. — Т. 460, № 4. — С. 488–493.
Frisman E. Ya., Neverova G. P., Kulakov M. P., Zhigalskii O. A. Multimode phenomenon in the population dynamics of animals with short live cycles // Doklady Biological Sciences. — 2015. — Vol. 460. — P. 42–47. (Original Russian paper: Frisman E. Ya., Neverova G. P., Kulakov M. P., Zhigalskii O. A. Yavleniye mul'tirezhimnosti v populyatsionnoy dinamike zhivotnykh s korotkim zhiznennym tsiklom // Doklady Akademii nauk. — 2015a. — Vol. 460, No. 4. — P. 488–493.)
- Фрисман Е. Я., Ревуцкая О. Л. Оценка ресурсного потенциала охотничьих видов млекопитающих Среднего Приамурья России // Районирование территорий: принципы и методы. — Тольятти: Изд-во «Анна», 2018. — С. 287–299.
Frisman E. Ya., Revutskaya O. L. Otsenka resursnogo potentsiala okhotnich'ikh vidov mlekovitayushchikh Srednego Priamur'ya Rossii [Evaluation of the resource potential of game species of mammals in the Middle Amur region of Russia] // Zoning of territories: principles and methods. — Togliatti: Anna, 2018. — P. 287–299 (in Russian).
- Фрисман Е. Я., Ревуцкая О. Л., Неверова Г. П. Основные тенденции динамики численности промысловых млекопитающих Среднего Приамурья России: результаты наблюдений и моделирования // Сибирский лесной журнал. — 2015b. — № 3. — С. 105–116.
Frisman E. Ya., Revutskaya O. L., Neverova G. P. Osnovnyye tendentsii dinamiki chislennosti promyslovykh mlekovitayushchikh Srednego Priamur'ya Rossii: rezul'taty nablyudeniy i modelirovaniya [Basic Trends of game mammal population dynamics in the Russian Middle Amur River Area: the observation and simulation results] // Siberian Journal of Forest Science. — 2015b. — No. 3. — P. 105–116 (in Russian).
- Хемминг Р. В. Цифровые фильтры / пер. с англ. — М.: Сов. радио, 1980.
Hamming R. W. Digital filters. — New Jersey: Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, 1977. (Russ. ed.: Hamming R. W. Tsifrovyye fil'try. — Moscow: Sov. radio, 1980.)
- Шилов И. А. Экология. — М.: Высшая школа, 1998.
Shilov I. A. Ekologiya [Ecology]. — Moscow: Vysshaya shkola, 1998 (in Russian).
- Язан Ю. П., Лавов М. А., Иванова Г. И., Овсякова Н. И. Охота на копытных. — М.: Издательство Лесная промышленность, 1976.
Yazan Yu. P., Lavov M. A., Ivanova G. I., Ovsyukova N. I. Okhota na kopytnykh [Hunting for ungulates]. — Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1976 (in Russian).
- Ashikhmina E. V., Frisman E. Ya., Skaletskaya E. I., Kulikov A. N. Mathematical model for dynamics of the number of pelt products from the local population of mantchurian squirrels // Ecological Modelling. — 1985. — Vol. 30. — P. 145–156.
- Barraquand F., Louca S., Abbott K. C., Cobbold C. A., Cordoleani F., DeAngelis D. L., Elderd B. D., Fox J. W., Greenwood P., Hilker F. M., Murray D. L., Stieha C. R., Taylor R. A., Vitense K.,

- Wolkowicz G. S. K., Tyson R. C.* Moving forward in circles: challenges and opportunities in modelling population cycles // *Ecology letters*. — 2017. — Vol. 20, No. 8. — P. 1074–1092.
- Caswell H.* Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. — 2nd ed. — Sunderland: Sinauer Associates, 2001. — 722 p.
- Clutton-Brock T. H., Illius A. W., Wilson K., Grenfell B. T., Maccoll A. D. C., Albon S. D.* Stability and instability in ungulate populations: an empirical analysis // *Am. Nat.* — 1997. — Vol. 149. — P. 195–219.
- Dennis B., Taper M. L.* Density dependence in timeseries observations of natural-populations-estimation and testing // *Ecological Monographs*. — 1994. — Vol. 64, No. 2. — P. 205–224. — doi.org/10.2307/2937041
- Eberhart-Phillips L. J., Küpper C., Miller T. E., Cruz-López M., Maher K. H., Dos Remedios N., Stoffel M. A., Hoffman J. I., Kruge O., Székely T.* Sex-specific early survival drives adult sex ratio bias in snowy plovers and impacts mating system and population growth // *PNAS*. — 2017. — Vol. 56. — Paper 201620043. — <https://doi.org/10.1073/pnas.1620043114>
- Forchhammer M. C., Stenseth N. Chr., Post E., Langvatn R.* Population dynamics of Norwegian red deer: density-dependence and climatic variation // *Proc. R. Soc. Lond. B.* — 1998. — Vol. 265. — P. 341–350.
- Frisman E. Ya., Skaletskaya E. I., Kuzyn A. E.* A mathematical model of the population dynamics of a local northern fur-seal herd // *Ecological Modelling*. — 1982. — Vol. 16. — P. 151–172.
- Gerber L. R., White E. R.* Two-sex matrix models in assessing population viability: when do male dynamics matter? // *Journal of Applied Ecology*. — 2014. — Vol. 51. — P. 270–278. — DOI: 10.1111/1365-2664.12177
- 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. — P. 157–166.
- Jenouvrier S., Caswell H., Barbraud C., Weimerskirch H.* Mating behavior, population growth, and the operational sex ratio: a periodic two-sex model approach // *Am. Nat.* — 2010. — Vol. 175. — P. 739–752.
- Miller T. E. X., Inouye B. D.* Confronting two-sex demographic models with data // *Ecology*. — 2011. — Vol. 92. — P. 2141–2151. — <https://www.jstor.org/stable/23034946>
- Miller T. E. X., Shaw A. K., Inouye B. D., Neubert M. G.* Sex-biased dispersal and the speed of two-sex invasions // *The American Naturalist*. — 2011. — Vol. 177, No. 5. — P. 549–561.
- Myers J. H.* Population cycles: generalities, exceptions and remaining mysteries // *Proc. R. Soc. B.* — 2018. — Vol. 285. — Paper 20172841.
- Myers R. A., Bowen K. G., Barrowman N. J.* Maximum reproductive rate of fish at low population sizes // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. — 1999. — Vol. 56, No. 12. — P. 2404–2419. — DOI: 10.1139/f99-201
- Nedorezov L. V.* Total analysis of population time series: estimation of model parameters and identification of population dynamics types // *Advanced mathematical methods in biosciences and applications* / eds. F. Berezovskaya, B. Toni. — Cham: Springer, 2019. — P. 147–157.
- Nedorezov L. V., Sadykova D. L.* Dynamics of larch bud moth populations: application of Moran–Ricker models with time lag // *Ecological Modelling*. — 2015. — Vol. 297. — P. 26–32. — DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2014.11.003
- Neverova G. P., Kulakov M. P., Frisman E. Ya.* Changes in population dynamics regimes as result of both multistability and climatic fluctuation // *Nonlinear dynamics*. — 2019. — Vol. 97, No. 1. — P. 107–122.
- Rankin D. J., Kokko H.* Do males matter? The role of males in population dynamics // *Oikos*. — 2007. — Vol. 116. — P. 335–348.

- Shyu E., Caswell H.* Mating, births, and transitions: a flexible two sex matrix model for evolutionary demography // *Population Ecology*. — 2018. — Vol. 60. — P. 21–36. — <https://doi.org/10.1007/s10144-018-0615-8>
- Snyder K. T., Freidenfelds N. A., Miller T. E. X.* Consequences of sex-selective harvesting and harvest refuges in experimental meta-populations // *Oikos*. — 2014. — Vol. 123, No. 3. — P. 309–314. — DOI: 10.1111/j.1600-0706.2013.00662.x
- Solberg E. J., Saether B.-E., Strand O., Loison A.* Dynamics of a harvested moose population in a variable environment // *Journal of Animal Ecology*. — 1999. — Vol. 68. — P. 186–204. — <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00275.x>
- 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. — DOI: 10.1002/ece3.5719
- Turchin P.* Complex population dynamics: a theoretical/empirical synthesis. — Princeton: Princeton University Press, 2003. — 472 p.
- Zhdanova O., Kuzin A., Frisman E.* The harvest effect on dynamics of northern fur seal population: mathematical modeling and data analysis results // *Mathematics*. — 2022. — Vol. 10. — Paper 3067.