

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ. БИОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 574.34:636.93(571.621)

МОДЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ДЕМОГРАФИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ В ПОПУЛЯЦИЯХ ПУШНЫХ ОХОТНИЧЬИХ ЖИВОТНЫХ (НА ПРИМЕРЕ ЕВРЕЙСКОЙ АВТОНОМНОЙ ОБЛАСТИ)

О.Л. Ревуцкая¹, Г.П. Неверова²

¹Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
ул. Шолом-Алейхема 4, г. Биробиджан, 679016,
e-mail: oksana-rev@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4148-282X>;

²Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН,
ул. Радио 5, г. Владивосток, 690041,
e-mail: galina.nev@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0001-7567-7188>

Среди биологических ресурсов особое место занимают охотничьи ресурсы, в том числе пушные животные. Изучение динамики численности охотничьих животных является важнейшим этапом при планировании заготовок пушнины и организации промысловой охоты. Целью работы является описание и анализ динамики численности пушных животных, обитающих на территории Еврейской автономной области, методом математического моделирования. Анализировалась динамика охотничьих животных, новорожденные особи которых достигают половой зрелости к следующему сезону размножения (белка, заяц-беляк, заяц маньчжурский, енотовидная собака, колонок). В работе используется дискретная во времени модель динамики численности популяции с простой возрастной (стадийной) структурой. Параметры модели (коэффициенты рождаемости или выживаемости младшего возрастного класса) представлены экспоненциальными функциями общей численности и таким образом осуществляется плотностно-зависимая регуляция роста популяции. Для оценки параметров модели использован подход, учитывающий данные только общей численности животных. Показано, что полученные на основе данного подхода точечные оценки располагаются в области биологически содержательных значений параметров и демонстрируют динамику численности популяций, подобную наблюдаемой в живой природе. В частности, согласно модельным оценкам, численности популяций белки и зайцев характеризуются неустойчивым типом динамики и подвержены резким ежегодным колебаниям. В целом предложенный для оценки параметров подход позволяет анализировать и моделировать возрастную структуру популяции, а также определять демографические параметры, характеризующие динамику численности популяции по данным об общей ее численности.

Ключевые слова: охотничьи животные, возрастная структура, плотностно-зависимые факторы, дискретные во времени модели, устойчивость, колебания численности, оценка параметров.

Образец цитирования: Ревуцкая О.Л., Неверова Г.П. Модельный анализ демографических процессов в популяциях пушных охотничьих животных (на примере Еврейской автономной области) // Региональные проблемы. 2024. Т. 27, № 1. С. 5–20. DOI: 10.31433/2618-9593-20224-27-1-5-20.

Введение

Среди биологических ресурсов особое место занимают охотничьи ресурсы. Изучение закономерностей динамики численности животных необходимо для создания научных основ рационального использования охотничье-промысловых

видов и является важнейшим этапом при планировании объемов промысла и организации промысловой охоты.

Изменения численности животных можно свести к трем основным типам: 1) крайне неустойчивого (скачкообразного) движения населе-

ния, характерного для популяций с малой продолжительностью жизни и высокой плодовитостью (например, мелкие грызуны и многие насекомые); 2) неустойчивого движения населения с довольно частыми и относительно резкими изменениями численности (в частности, белка, лисица, зайцы и др.); 3) устойчивого движения населения с медленными, растянутыми во времени и плавными подъемами и сокращениями численности долгоживущих, малоплодовитых животных (например, рукокрылые и большинство крупных млекопитающих) [3, 12, 18].

Причины изменений численности могут быть различными, но их общий характер специфичен для видов [12]. Основные характеристики популяционной динамики отдельного вида определяются их главными биологическими свойствами, включая плодовитость, стойкость против неблагоприятных воздействий и связанная с последней продолжительность жизни, возрастной состав популяции и соотношение полов [3, 12]. Одновременно с этим изменчивость размножения и быстрота отмирания популяций зависят от условий обитания. Ежегодно меняются обеспеченность кормами, условия погоды, количество хищников, распространенность паразитов и т.д. Более того, динамику численности животных определяют внутривидовые механизмы регуляции [13]. По современным представлениям, циклический характер динамики мелких млекопитающих возникает из-за запаздывающей реакции популяций на внешние факторы и влияния механизмов плотностно-зависимой регуляции [4, 10]. В частности на флуктуирующий характер динамики численности популяций белки и зайца-беляка обращали внимание многие исследователи [3–6, 9, 10, 12, 18]. Результаты изучения динамики численности белки показали соответствие колебаний ее численности и изменений урожая семян древесных пород [1, 4, 16]. Это указывает на синхронизацию популяционных циклов белки с колебаниями ее кормовой базы [16]. Циклический характер колебаний численности зайца-беляка чаще всего связывают с периодически возникающими болезнями [12, 13, 18], климатическими факторами и хищниками [3].

Анализ характера и механизмов колебаний численности природных популяций является одной из центральных проблем математической экологии. Для видов с высокой плодовитостью, в частности пушных животных (многие виды грызунов, зайцеобразных, некоторые хищники), ха-

рактерны значительные колебания численности, большие годовые пики и резкие флуктуации [18]. Динамика численности видов с коротким периодом достижения половой зрелости очень часто демонстрирует флуктуации, которые преимущественно связаны с особенностями возрастной структуры и плотностной регуляцией. При моделировании динамики численности сообщества с учетом внутривидовой конкуренции факторы, ограничивающие рост, вводятся в модель через зависимость процессов воспроизводства от плотности популяции. Такой подход был реализован в работах Холдейна [23] и Морана [24, 25], в которых были установлены связи между плотностью и демографическими параметрами (плотностная регуляция).

Детальное исследование влияния плотностно-зависимых факторов и внутривидовой конкуренции на динамику численности популяций было проведено в [20, 22]. Исследование динамического поведения лимитированных структурированных по возрасту популяций, проведенное в работах [20, 22], показало, что наиболее эффективными являются уменьшение рождаемости с ростом числа взрослых особей и падение выживаемости приплода с увеличением его численности. Именно эти механизмы регуляции численности широко представлены в природных популяциях. Уменьшение рождаемости с ростом плотности населения фиксируется у многих млекопитающих, особенно мелких, у некоторых птиц, пресмыкающихся и амфибий. Падение выживаемости приплода, прямо или опосредованно связанное с ростом его численности, также широко распространено, в том числе у крупных млекопитающих. Вместе с тем именно такая регуляция роста численности при увеличении потенциальных репродуктивных возможностей особей может привести к возникновению колебаний численности, имеющих весьма сложную временную организацию. При этом характер возникающих колебаний определяется интенсивностью внутривидовой конкуренции между разными возрастными группами, которая оказывает влияние на скорость роста популяции. Однако на практике оценить вклад в лимитирование процессов воспроизводства со стороны того или иного возрастного класса затруднительно, в то время как найти агрегированную величину, позволяющую охарактеризовать влияние общей численности популяции на процессы рождаемости или выживаемости, вполне реализуемая задача. Более того, данные о диких животных, как

правило, представляют собой информацию об общей численности без учета возрастного и полового состава популяций, что ведет к существенному ограничению возможностей математического моделирования, в том числе при попытках оценки вклада в лимитирование со стороны разных возрастных групп.

В рамках данной работы на основе математических моделей динамики популяций с возрастной структурой [20, 22] предлагается подход, позволяющий анализировать и моделировать возрастную состав популяции, а также определять демографические параметры, характеризующие динамику численности популяции по данным об общей ее численности. Таким образом, настоящая работа посвящена апробации предложенного подхода с целью его применения к описанию динамики численности и анализу демографических процессов, протекающих в популяции, на примере популяций пушных животных, обитающих на территории Еврейской автономной области (ЕАО).

Отметим, что настоящее исследование развивает и дополняет идеи и результаты предшествующих работ, связанных с апробацией математических моделей динамики структурированных популяций на данных о численности охотничьих видов животных [14].

Материалы и методы исследования

Используемые данные

В качестве объектов исследования выступили следующие виды пушных охотничьих животных: белка (*Sciurus vulgaris L.*), заяц-беляк (*Lepus timidus L.*), заяц маньчжурский (*Lepus mandchuricus Radde*), колонок (*Mustela sibirica Pallas.*), енотовидная собака (*Nyctereutes procyonoides Gray.*).

Основным источником информации о численности охотничьих животных являются материалы годовых отчетов по зимним маршрутным учетам основных промысловых животных, проводимым государственными службами, отвечающими за охрану и использование объектов животного мира в ЕАО [15]. Анализировали данные учетов диких животных на территории всей области и ее административных районов.

Основные количественные аспекты биологии перечисленных промысловых видов животных, достигающих половозрелости к следующему сезону размножения [6–11], представлены в табл. 1.

В табл. 1 приведены биологические характеристики, позволяющие сравнить результаты численных экспериментов с оценками, получен-

ными методом наблюдения.

Описание используемых математических моделей и методы оценки их параметров

В жизненном цикле любого организма можно выделить либо несколько стадий развития, либо несколько возрастных групп, определяемых в некоторых единицах времени, например в годах. В настоящей работе мы рассматриваем динамику численности видов с высокой плодовитостью, особи которой достигают половой зрелости за год. В связи с этим к началу очередного сезона размножения популяция рассматривается как совокупность двух возрастных классов: младшего, включающего неполовозрелых особей, и старшего, состоящего из особей, участвующих в размножении. Предполагается, что регуляция роста численности осуществляется путем лимитирования рождаемости или выживаемости младшего возрастного класса. Следовательно, коэффициенты рождаемости или выживаемости младшего возрастного класса представлены экспоненциальными функциями численностей обеих возрастных групп.

Рассмотрим сначала случай плотностно-зависимого лимитирования рождаемости. Двухкомпонентная модель динамики численности популяции, особи которой достигают половозрелости за год при плотностном лимитировании рождаемости численностью всей популяции, имеет вид:

$$\begin{cases} x_{n+1} = a_0 y_n \exp(-\alpha x_n - \alpha y_n) \\ y_{n+1} = s x_n + v y_n \end{cases}, \quad (1)$$

где x – численность младшего возрастного класса, y – численность старшего возрастного класса, составляющего репродуктивную часть популяции, n – номер периода размножения, a_0 – репродуктивный потенциал популяции в отсутствие лимитирующих факторов, α – коэффициент, характеризующий интенсивность снижения скорости роста популяции с увеличением ее численности, s и v – коэффициенты выживаемости младшего и старшего возрастного классов соответственно.

Стационарные численности возрастных групп популяции, динамика которых может быть описана моделью (1), находятся по следующим формулам:

$$\bar{x} = \frac{1-v}{\alpha(1+s-v)} \ln \frac{a_0 s}{1-v}, \quad \bar{y} = \frac{s}{\alpha(1+s-v)} \ln \frac{a_0 s}{1-v}. \quad (2)$$

Результаты исследования равновесного решения (2) на устойчивость, а также бифуркационный анализ модели (1) представлены в работах [20, 22].

Характеристики промысловых видов животных, достигающих половозрелости к следующему сезону размножения

Table 1

Characteristics of hunting animal species whose newborn individuals reach maturity by the next breeding season

Вид	Количество детенышей в помете	Достижение половозрелости	Количество пометов в сезоне	Особенности
Енотовидная собака	8–10 (до 16)	8–10 мес.	1	Енотовидные собаки живут парами
Колонок	4–7 (до 12)	6 мес.	1	
Белка	2–10 (до 12)	9–12 мес.	2 (иногда 3)	75–85% бельчат не переживают свою первую зиму
Заяц маньчжурский	3–6	Обычно на следующую весну	2–3	Очень редко самки приступают к размножению в то же лето
Заяц-беляк	3–10	в 10 мес.	2–3	Ранние и запоздалые выводки часто погибают

Заметим, что в работе используются только временные ряды оценок общей численности животных без возрастной структуры. Для того чтобы перейти от численности возрастных групп x и y в модели (1) к общей численности N , вычислим сумму первого и второго уравнений, что приводит нас к следующему выражению:

$$N_{n+1} = x_{n+1} + y_{n+1} = a_0 y_n \exp(-\alpha x_n - \alpha y_n) + s x_n + v y_n = a_0 y_n \exp(-\alpha N_n) + s x_n + v y_n, \quad (3)$$

где N_n – общая численность популяции в n -м году. Преобразуем (3) следующим образом:

$$N_{n+1} = a_0 y_n \exp(-\alpha N_n) + s x_n + v y_n = a_0 y_n \exp(-\alpha N_n) + s x_n + v y_n + s y_n - s y_n = y_n (a_0 \exp(-\alpha N_n) + v - s) + s x_n + s y_n = y_n (a_0 \exp(-\alpha N_n) + v - s) + s(x_n + y_n) = y_n (a_0 \exp(-\alpha N_n) + v - s) + s N_n.$$

Следовательно, y_n может быть найдено по следующей формуле:

$$y_n = \frac{N_{n+1} - s N_n}{a_0 \exp(-\alpha N_n) + v - s}. \quad (4)$$

С другой стороны, $N_{n+1} = x_{n+1} + y_{n+1} = a_0 y_n \times \exp(-\alpha N_n) + y_{n+1}$, тогда, используя подстановки

$$y_{n+1} = \frac{N_{n+2} - s N_{n+1}}{a_0 \exp(-\alpha N_{n+1}) + v - s} \quad \text{и} \quad y_n = \frac{N_{n+1} - s N_n}{a_0 \exp(-\alpha N_n) + v - s},$$

получаем

$$N_{n+1} = a_0 \frac{N_{n+1} - s N_n}{a_0 \exp(-\alpha N_n) + v - s} \exp(-\alpha N_n) + \frac{N_{n+2} - s N_{n+1}}{\exp(-\alpha N_{n+1}) + v - s},$$

откуда найдем N_{n+2}

$$N_{n+2} = (a_0 \exp(-\alpha N_{n+1}) + v - s) \times \left[N_{n+1} + \frac{s N_{n+1}}{a_0 \exp(-\alpha N_{n+1}) + v - s} - \frac{a_0 \exp(-\alpha N_n) (N_{n+1} - s N_n)}{a_0 \exp(-\alpha N_n) + v - s} \right]. \quad (5)$$

Следовательно, при условии, что плотностная регуляция численности внутри популяции осуществляется путем лимитирования рождаемости, полученное одномерное уравнение с запаздыванием (5) позволяет оценить параметры, характеризующие демографические процессы в популяции с учетом ее возрастной структуры.

При плотностном лимитировании выживаемости молоди численностью всей популяции уравнения динамики численности возрастных групп имеют вид:

$$\begin{cases} x_{n+1} = a y_n \\ y_{n+1} = s_0 \exp(-\beta x_n - \beta y_n) x_n + v y_n \end{cases}, \quad (6)$$

где смысл переменных и параметров в основном сохраняется. Параметр a характеризует рождаемость популяции, s_0 – выживаемость молоди в от-

существование лимитирующих факторов, β – коэффициент, характеризующий интенсивность снижения выживаемости молоди с увеличением численности популяции. Полное аналитическое и численное исследование модели (6) представлено в работах [20, 22]. Нетривиальная неподвижная точка системы (6) имеет следующие координаты:

$$\bar{x} = \frac{a}{\beta(1+a)} \ln \frac{a s_0}{1-v}, \quad \bar{y} = \frac{1}{\beta(1+a)} \ln \frac{a s_0}{1-v}. \quad (7)$$

Аналогично предыдущему случаю перейдем к общей численности популяции, для этого сложим уравнения модели (6):

$$N_{n+1} = x_{n+1} + y_{n+1} = a y_n + s_0 \exp(-\beta x_n - \beta y_n) x_n + v y_n = a y_n + s_0 \exp(-\beta N_n) x_n + v y_n, \quad (8)$$

где N_n – общая численность популяции в n -м году. Преобразуем полученное выражение следующим образом:

$$\begin{aligned} N_{n+1} &= a y_n + s_0 \exp(-\beta N_n) x_n + v y_n = (a+v) y_n + \\ &+ s_0 \exp(-\beta N_n) x_n + (a+v) x_n - (a+v) x_n = \\ &= (a+v) N_n + s_0 \exp(-\beta N_n) x_n - (a+v) x_n = \\ &= (a+v) N_n + x_n (s_0 \exp(-\beta N_n) - (a+v)). \end{aligned}$$

Тогда x_n можно найти из следующего соотношения:

$$x_n = \frac{N_{n+1} - (a+v) N_n}{s_0 \exp(-\beta N_n) - a - v}. \quad (9)$$

Исходя из того, что

$$\begin{aligned} N_{n+1} &= x_{n+1} + y_{n+1} = x_{n+1} + s_0 \exp(-\beta N_n) x_n + \\ &+ v y_n = x_{n+1} + (s_0 \exp(-\beta N_n) - v) x_n + v N_n \end{aligned}$$

на основе (9), используя подстановки

$$x_{n+1} = \frac{N_{n+2} - (a+v) N_{n+1}}{s_0 \exp(-\beta N_{n+1}) - a - v} \quad \text{и} \quad x_n = \frac{N_{n+1} - (a+v) N_n}{s_0 \exp(-\beta N_n) - a - v},$$

находим N_{n+2} :

$$\begin{aligned} N_{n+2} &= (a+v) N_{n+1} - \\ &- \left((s_0 \exp(-\beta N_n) - v) \frac{N_{n+1} - (a+v) N_n}{s_0 \exp(-\beta N_n) - a - v} + v N_n - N_{n+1} \right) \times \\ &\times (s_0 \exp(-\beta N_{n+1}) - a - v) \end{aligned}$$

или:

$$\begin{aligned} N_{n+2} &= \left(v - \frac{a s_0 (\exp(-\beta N_n) - \exp(-\beta N_{n+1}))}{a + v - s_0 \exp(-\beta N_n)} \right) \times \\ &\times N_{n+1} + \frac{a s_0 \exp(-\beta N_n) (a + v - s_0 \exp(-\beta N_{n+1}))}{a + v - s_0 \exp(-\beta N_n)} N_n. \end{aligned} \quad (10)$$

Таким образом, полученные формулы (5) и (10) позволяют по данным общей численности оценить параметры, характеризующие процессы воспроизводства и возрастную структуру, что может быть использовано для анализа и описания динамики численности природных популяций.

Более того, используя формулы (5) или (10), мы оцениваем только значения параметров модели, в то время как применение моделей (1) и (6) дополнительно требует подбора начального приближения, соответствующего возрастной структуре популяции в начальный момент времени, тем самым в оценку изначально включается информация о гипотетической возрастной структуре популяции. Следовательно, предлагаемый подход позволяет уменьшить количество оцениваемых параметров.

Заметим, что учет промысловых видов происходит в феврале–марте, следовательно, мы имеем ряд данных о численности особей, которые в наступающем сезоне размножения принесут потомство. Соответственно, численный эксперимент сводится к оценке параметров по имеющейся динамике численности половозрелых особей. 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 (5) и (10), при которых последовательность N_n^* (модельная численность) наилучшим образом аппроксимирует известную последовательность N_n (учетная численность). Значения N_n^* определялись по уравнениям (5) и (10) на основе найденных оценок параметров. Точечные оценки определялись численно методом Левенберга–Маркварда, так чтобы наборы параметров обеспечивали минимум величины $LU = \Sigma (\ln N_n - \ln N_n^*)^2$.

Для оценки качества описания учетных данных при помощи математических моделей (5) и (10) вычислялись коэффициент детерминации (R^2) и средняя ошибка аппроксимации (A). Коэффициент детерминации является мерой качества аппроксимации, т.е. чем больше R^2 , тем сильнее взаимосвязь между статистическими данными и модельным приближением к ним. Проверка значимости коэффициента детерминации R^2 осуществлялась на основе F -статистики (критерия Фишера при уровне значимости $p=0.05$). Дополнительно рассчитывался скорректированный по числу степеней свободы коэффициент детерминации \bar{R}^2 , который позволяет определить тесноту связи с учетом степеней свободы общей и остаточной дисперсий. Средняя ошибка аппроксимации A показывает, на сколько

процентов в среднем расчетные значения отклоняются от фактических.

Результаты и обсуждение

В табл. 2 представлены значения модельных параметров, при которых модели (5) и (10) наилучшим образом аппроксимируют учетные численности населения животных, а также приведены оценки качества полученных моделей. Согласно результатам моделирования регуляция численности из-за внутривидовой конкуренции

осуществляется путем снижения рождаемости у следующих видов: белка, заяц маньчжурский, заяц-беляк, а через уменьшение выживаемости молоди – у популяций енотовидной собаки и колонок. Наилучшие оценки качества описания моделей были получены для популяции белки, обитающей на территории охотничьих угодий Октябрьского и Облученского районов, для зайца маньчжурского и зайца-беляка – на территории Облученского района, для популяций енотовидной собаки и колон-

Таблица 2

Значения параметров моделей (5) и (10), полученные по данным учетной численности охотничьих животных, обитающих на территории ЕАО, и оценка их значимости

Table 2

The parameter values estimated for models (5) and (10) using the data for game animal populations inhabiting the Jewish Autonomous region, and estimation of their significance

Вид (территория)	Значения параметров уравнения (5)				Стационарная возрастная структура и средний уровень рождаемости			Оценка качества описания			
	a_0	α	s	ν	\bar{x}	\bar{y}	\bar{a}^*	R^2	$F(F_p)$ ($p=0.05$)	\bar{R}^2	A (%)
Белка (Октябрьский район)	59.6	0.0009531	0.56	0.12	2331	1483	1.57	0.53	12.4 (3.4)	0.49	45.3
Белка (Облученский район)	52.7	0.0003196	0.52	0.08	6784	3835	1.77	0.59	16.1 (3.4)	0.56	30.7
Заяц маньчжурский (Облученский район)	36.01	0.006772	0.392	0.121	283	126	2.24	0.85	32.2 (3.98)	0.83	23.4
Заяц-беляк (Облученский район)	48.35	0.001956	0.465	0.202	1078	628	1.72	0.73	14.7 (3.98)	0.68	31.9
Вид (территория)	Значения параметров уравнения (10)				Стационарная возрастная структура и средний уровень выживаемости молоди			Оценка качества описания			
	a	β	s_0	ν	\bar{x}	\bar{y}	\bar{s}^{**}	R^2	$F(F_p)$ ($p=0.05$)	\bar{R}^2	A (%)
Енотовидная собака (ООиР)	6.251	0.0003907	0.118	0.411	496	79	0.09	0.85	54.4 (3.5)	0.84	35.9
Колонок (ООиР)	3.675	0.000158	0.228	0.232	432	117	0.208	0.88	106.38 (3.3)	0.87	32.7

Примечание: * – средний уровень рождаемости $\bar{a} = a_0 \exp(-\alpha(\bar{x} + \bar{y}))$; ** – средний уровень выживаемости молоди $\bar{s} = s_0 \exp(-\beta(\bar{x} + \bar{y}))$

ка – на территории охотничьих угодий областного общества охотников и рыболовов (ООиР) ЕАО.

Значения скорректированных коэффициентов детерминации уравнений (5) и (10), построенных для описания численности белки, зайцев, енотовидной собаки и колонка, изменяются в пределах от 0.49 (для белки в Октябрьском районе) до 0.87 (для колонка) (табл. 2). Это свидетельствует о том, что вариация численности соответствующих видов животных на 49–87% объясняется изменчивостью включенных в модель переменных (возрастная структура и самолимитирование рождаемости или выживаемости молодежи). Расчетные численности животных отклоняются от учетных на 23.4–45%. По-видимому, эти отклонения определяются неучтенными в модели факторами (урожайностью основных кормов, климатическими факторами, болезнями и т.д.), оказывающими влияние на динамику животных. Таким образом, предложенные модели более или менее хорошо описывают изменение численности пушных животных и полученные точечные оценки могут быть использованы для анализа демографических процессов, протекающих в популяции.

Как видно в табл. 2, в ряде случаев значение числа потомков на одну особь в отсутствие лимитирования (коэффициент a_0) завышено. Отметим, что это значение практически недостижимо, поскольку оно соответствует популяции, находящейся на грани вымирания, когда притягивающим оказывается нулевое решение. Однако, найдя на основе полученной точечной оценки стационарную возрастную структуру, которая, по сути, характеризует ядро популяции, мы можем оценить средний уровень рождаемости (\bar{a}), относительно которого реализуются колебания. Идеологически полученная картина может быть соотнесена с работой [2], в которой обсуждается, что для популяции, обитающей на некоторой территории, всегда существует стационарный уровень численности, относительно которого она и развивается. В частности, была предложена модель со свободным коэффициентом, который описывает диффузию особей и исключает полное вымирание системы.

Вычисленные средние значения коэффициентов рождаемости (\bar{a}) (табл. 2) с учетом биологических характеристик популяций (табл. 1) являются содержательными. Невысокие значения коэффициентов выживаемости старших особей v отражают факт низкой продолжительности жизни рассматриваемых видов. Репродуктивные потенциалы (a) енотовидной собаки и колонка также находятся в допустимых рамках и как раз характе-

ризуют среднее число потомков, приходящееся на одну особь.

Обсудим полученные результаты оценки параметров моделей (5) и (10) параллельно с анализом закономерностей динамики численности охотничьих животных.

Белка является самым многочисленным пушным зверем в ЕАО. В популяции белки на территории ЕАО с 1994 по 2023 гг. происходило заметное падение численности (экспоненциальный тренд отрицательный на рис. 1). При этом отмечались сильные нерегулярные колебания численности, максимальный размах которых наблюдался в 2007–2008 гг. и оценивался от 10.4 (в 2007 г.) до 81.4 (в 2008 г.) тыс. особей (рис. 1).

Территориальное распределение популяции белки по районам области зависит от размещения типичных для нее биотопов, в частности, хвойных и хвойно-широколиственных лесов и их кормовых, защитных и гнездовых качеств [16, 17]. Наиболее высокой численностью белок характеризуется Облученский район, лесные угодья которого предоставляют самые благоприятные условия для их существования. Несколько ниже численность данного вида в Октябрьском районе, еще ниже – в Биробиджанском.

Белка относится к группе видов с неустойчивой численностью населения [3]. Для популяции белки, обитающей как на территории ЕАО в целом, так и в ее районах в частности, наблюдаются выраженные короткопериодические колебания численности (рис. 1–2). Хорошо известно, что белка является узкоспециализированным потребителем семян лесных пород, прежде всего хвой-

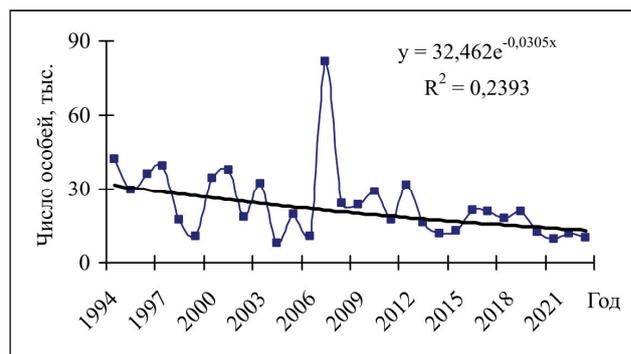


Рис. 1. Данные учета численности белки на территории Еврейской автономной области с 1994 по 2023 гг. и соответствующий экспоненциальный тренд

Fig. 1. The data on the squirrel population size in the Jewish Autonomous Region, from 1994 to 2023, and a corresponding exponential trend

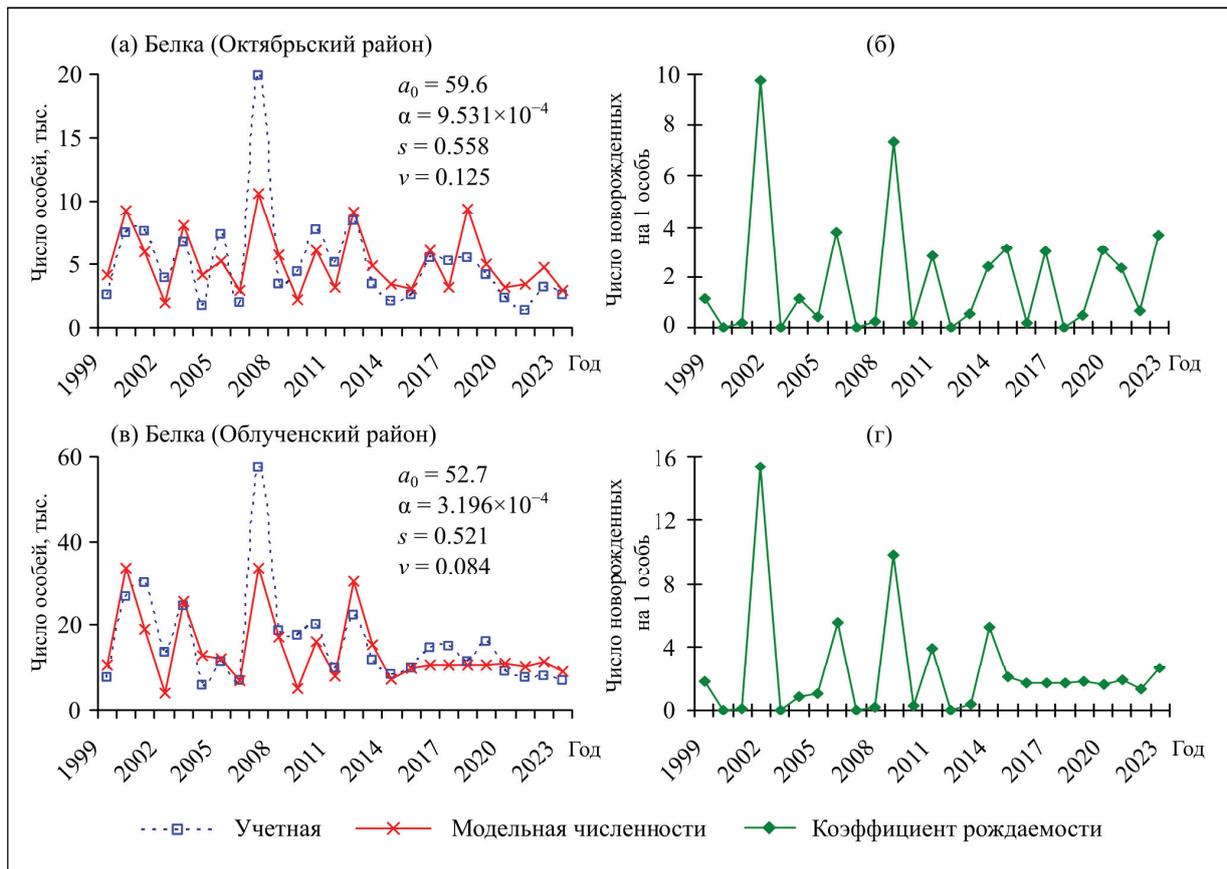


Рис. 2. Учетная и модельная численности и коэффициент рождаемости популяции белки в Октябрьском (а, б) и Облученском (в, г) районах Еврейской автономной области в 1999–2023 гг.

Fig. 2. Real and model data with values of the birth rates for the squirrel population in the Otyabrsky (a, b) and Obluchensky (c, d) districts of the Jewish Autonomous Region, from 1999 to 2023

ных [3]. В связи с этим изменение кормовых условий служит наиболее широко распространенной причиной колебания численности белки [3, 6, 9, 10, 13]. Неурожаем кормов ведет к резкому уменьшению численности в следующем году [1, 16], поскольку недостаток семян обуславливает истощение организма, снижение плодовитости, заболевания, откочевки животных в поисках хороших кормовых угодий и массовую гибель [3]. Вместе с тем на динамику численности белки оказывают влияние механизмы внутривидовой регуляции, в частности саморегуляция [4, 10].

На рис. 2 представлена динамика модельной и учетной численности белки в Октябрьском (рис. 2 а) и Облученском районах (рис. 2 в).

Согласно результатам численных экспериментов по модели (5), немалую роль в колебаниях численности играет плотностная регуляция рождаемости (рис. 2). Заметим, что точка, соответствующая найденным оценкам коэффициентов мо-

дели (5) (табл. 2), находится за пределами области устойчивости равновесной точки, определяемой по формулам (2), что позволяет говорить о роли плотностной регуляции в поддержании популяционных колебаний этого вида. Однако заметим, что значения скорректированных коэффициентов детерминации для учетной и модельной численности популяции белки изменяются в пределах от 0.49 до 0.56 (табл. 2). Следовательно, вариация численности белки лишь на 49–56% объясняется изменчивостью плотностно-зависимых факторов, влияющих на рождаемость. Более того, для популяции белки получены наибольшие значения средней ошибки аппроксимации (от 30.7 до 45%). Все это свидетельствует в пользу влияния на динамику белки не учтенных в модели (5) внешних факторов, прежде всего урожайности основных кормов.

Дополнительно были построены графики изменения коэффициента рождаемости популяции белки в Октябрьском (рис. 2 б) и Облученском

районах (рис. 2 г). Несмотря на завышенное значение репродуктивного потенциала (в отсутствие лимитирования) (табл. 2), в соответствии с оценками модели (5) коэффициент рождаемости существенно меняется по годам (рис. 2 б, г). В частности, в неблагоприятные годы, когда отмечается снижение численности, годовая продуктивность одной самки составляет около 1–2 детенышей. При этом наибольшие значения коэффициента рождаемости согласно полученным модельным оценкам составляют 19.6 и 30 новорожденных на одну самку в среднем за год в Октябрьском (рис. 2 б) и Облученском районах (рис. 2 г) соответственно. Заметим, что модельные оценки не противоречат данным литературных источников, согласно которым скорость размножения белки существенно меняется по годам. В годы с благоприятными кормовыми и метеорологическими условиями одна самка может принести 2–3 помета по 6 (до 12 [10]) особей. И, наоборот, в неблагоприятные годы, когда самки истощены, число выводков сокращается до 1–2, а число новорожденных в выводке – до 2–3 (максимум 5) [3].

В ЕАО обитает два вида зайцев – *заяц-беляк* и *маньчжурский заяц*, являющиеся традиционными объектами охоты. В популяции зайца-беляка за период 2008–2023 гг. отмечался рост количества особей (экспоненциальный тренд положительный) (рис. 4 а). В 2008 г. его численность составила около 1.8 тыс. особей, в 2023 г. – примерно 5.2 тыс. особей. В популяции зайца маньчжурского на территории ЕАО за период 2008–2023 гг. отмечалось снижение численно-

сти (экспоненциальный тренд отрицательный) на фоне сильных нерегулярных колебаний (рис. 4 б). Локальный минимум за исследуемый период отмечался в 2023 г. – 0.4 тыс. особи. В ЕАО заяц-беляк и заяц маньчжурский обитают во всех районах ЕАО [11], но они распространены неравномерно. Наибольшая численность зайцев отмечается в Облученском районе ЕАО.

Зайцы относятся к группе видов с устойчивой численностью населения, так же как и белки [3]. Как видно на рис. 3, популяционная динамика зайца характеризуется длиннопериодическими колебаниями. Заметим, что динамика численности населения зайца отличается от динамики населения белки в силу того, что колебания белки определяются изменением кормовой базы, урожайность которой сильно меняется по годам, а зайцы имеют гораздо более устойчивую кормовую базу [18]. Зачастую для зайцев характерно постепенное нарастание численности популяций и резкое падение этой численности [18]. Причин изменений поголовья зайцев много: неблагоприятные климатические условия и весенне-летние паводки в период размножения, болезни, эктопаразиты, кровососущие насекомые и хищники [6, 11]. Изучение биологии зайцев-беляков показало, что основная причина резких колебаний их численности объясняется периодически возникающими эпизоотиями [13, 18]. Причем заболевания приводят к непосредственной гибели, снижению плодовитости и облегчают преследование добычи хищниками [13].

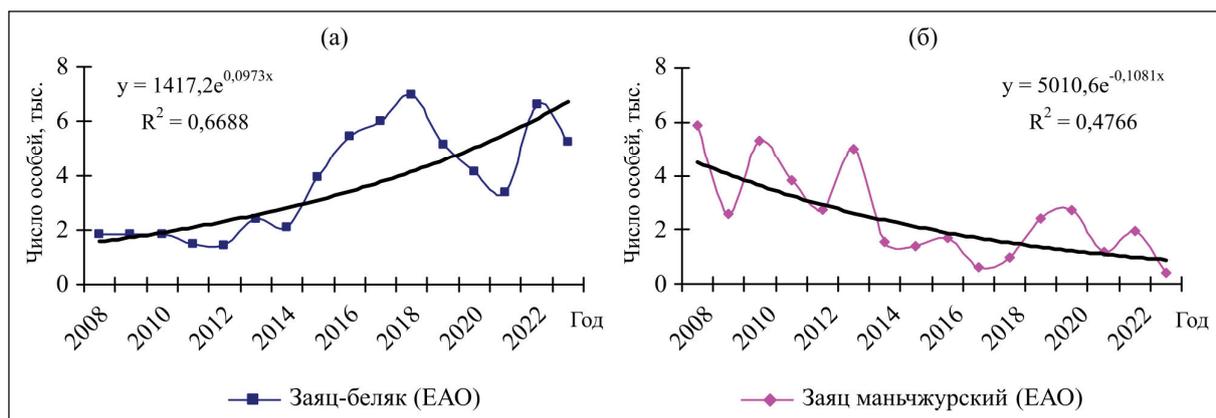


Рис. 3. Данные учета численности популяции зайцев – беляка (а) и маньчжурского (б) на территории ЕАО с 2008 по 2023 гг. и соответствующие экспоненциальные тренды, демонстрирующие тенденцию изменения

Fig. 3. The population census data for two hare species: the snowshoe hare (a) and the Manchurian hare (b), in the Jewish Autonomous Region, from 2008 to 2023, and a corresponding exponential trends

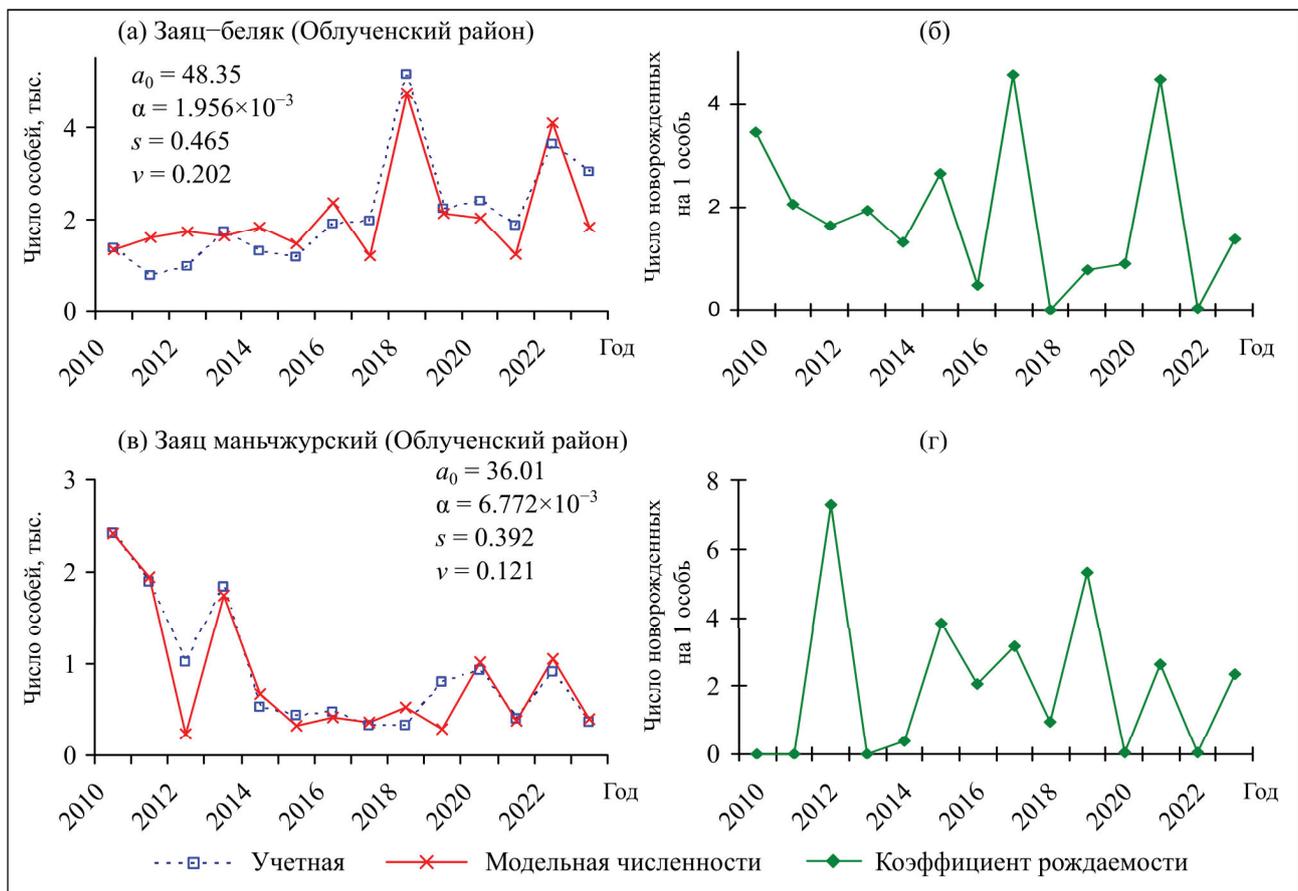


Рис. 4. Учетная и модельная численности и коэффициент рождаемости популяции зайца-беляка (а, б) и зайца маньчжурского (в, г) в Облученском районе Еврейской автономной области в 2010–2023 гг.

Fig. 4. Real and model data with values of the birth rates for the snowshoe hare (a, б) and the Manchurian hare (c, d) in the Obluchensky district of the Jewish Autonomous Region, from 2010 to 2023

На рис. 4 представлена динамика модельной и учетной численности двух видов зайцев на территории Облученского района. Аналогично популяции белки для популяции зайцев точка, соответствующая найденным оценкам коэффициентов модели (5) (табл. 2), находится за пределами области устойчивости равновесной численности зайцев, определяемой по формулам (2). Следовательно, можно предполагать существенную роль плотностно-зависимых факторов в поддержании наблюдаемых колебаний численности зайцев. Отметим, что скорректированные коэффициенты детерминации для учетной и модельной численности оказываются достаточно высокими (0.68 для зайца-беляка и 0.83 для зайца маньчжурского), следовательно, вариация численности этих видов на 68–83% объясняется изменчивостью включенных в модель переменных (внутрипопуляционных

механизмов). Средняя ошибка аппроксимации составляет 23–31.9%, что показывает наличие сравнительно тесной взаимосвязи между статистическими данными и модельным приближением к ним (табл. 2). Это позволяет заключить, что предложенная модель (5) более или менее хорошо описывает динамику численности зайцев.

Динамика коэффициентов рождаемости зайцев согласно модельным оценкам (табл. 2) показана на рис. 4 б, г. Отметим, что рождаемость (фактически годовая продуктивность) определяет динамику численности в следующем учетном году. Рождаемость зайцев подвержена сильным колебаниям. Известно, что плодовитость беляков меняется по годам в силу изменения величины выводка, тогда как процент самок, участвующих в размножении, остается неизменным [3]. Предполагается, что основной причиной колебаний пло-

довитости зайцев-беляков является интоксикация организма самок, возникающая на почве глистных и протозойных инвазий [3]. Заметим, что в годы высокой плотности вероятность возникновения болезней у беляков повышается, в то время как разрежение плотности населения может значительно ослабить развитие эпизоотий и даже предотвратить их [18]. Как видно на рис. 4, после года с высоким коэффициентом рождаемости следует год с высокой численностью, после чего следует падение рождаемости и соответственно уменьшение численности данных видов.

В ЕАО *енотовидная собака* обычна, встречается повсеместно, кроме горных районов. Численность енотовидной собаки в области имеет тенденцию к росту (экспоненциальный тренд положительный) и в 2023 г. составляла около 2 тыс. особей (рис. 5). К основным причинам изменения величины поголовья енотовидной собаки можно отнести болезни и внутривидовые отношения [10, 11]. Вероятно, в местах пересечения ареала енотовидной собаки с местами обитания тигра существенным может быть и влияние этого хищника [10, 11].

По результатам модельного исследования регуляция численности популяции енотовидной

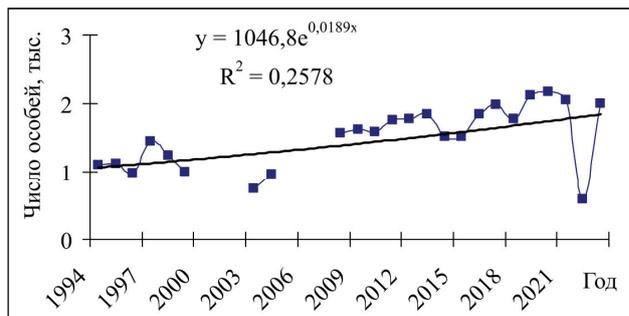


Рис. 5. Данные учета численности популяции енотовидной собаки на территории Еврейской автономной области с 1994 по 2023 гг. и соответствующий экспоненциальный тренд

Fig. 5. The data on the population size of the common raccoon dog in the Jewish Autonomous Region, from 1994 to 2023, and a corresponding exponential trend

собаки, обитающей на территории ООиР ЕАО, осуществляется лимитированием выживаемости молоди (табл. 2). На рис. 6 представлена динамика модельной и фактической численности данного вида.

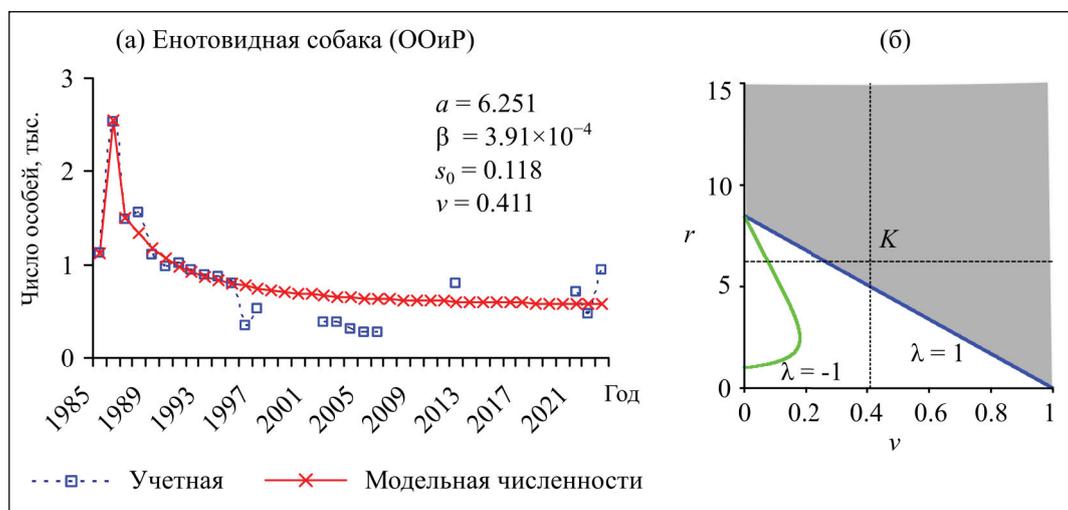


Рис. 6. (а) Учетная и модельная численности популяции енотовидной собаки на территории ООиР при плотностном лимитировании выживаемости молоди и соответствующие ей оценки параметров модели (10). (б) Область устойчивости равновесного решения (выделена заливкой) на плоскости параметров (v, a) . Точка K имеет координаты $(0.4; 6.25)$ и соответствует точечной оценке (табл. 2)

Fig. 6. (a) Real and model data on the raccoon dog population number with density-dependent survival of juveniles, in the area of the Jewish Autonomous region's Hunters and Fishers Society, and corresponding estimates of model parameters (10). (b) The stability domain of the nontrivial fixed point is highlighted by shading in the parameter plane (v, a) . Point K with coordinates $(0.4; 6.25)$ corresponds to a point estimate (Table 2)

Показано, что для популяции енотовидной собаки на территории ООиР в 1985–2023 гг. наблюдается тенденция снижения численности с последующим выходом на равновесный уровень, оцениваемый в 575 особей (табл. 2, рис. 6 а), хотя с середины 90-х гг. наметилась тенденция к росту численности данного вида животных. На параметрическом портрете точка K , соответствующая вычисленным оценкам коэффициентов модели, находится в области устойчивости, что также говорит о некоторой стабилизации процессов воспроизводства (рис. 6 б).

В популяции *колонка* практически на всей территории ЕАО происходило падение численности, регистрируемое на фоне выраженных ее колебаний (рис. 7). Некогда достаточно большая популяция колонка (11–12 тыс. особей в 1995 г.) заметно сократилась (рис. 5 а). В 2023 г. численность колонка составила около 3 тысяч особей. Флуктуации численности колонка объясняются состоянием кормовых условий (мышевидных грызунов) предыдущего года [6, 9, 10, 26] и погодными условиями [9, 10]. В годы «неурожая» мышевидных грызунов наблюдаются массовые перекочевки колонков. Кроме того, можно предполагать, что колебания численности данного вида определяются также эпизоотиями [11] и популя-

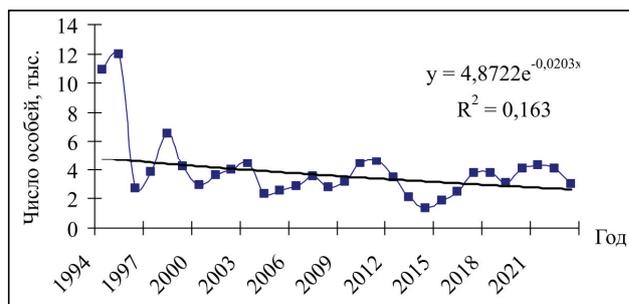


Рис. 7. Данные учета численности популяции колонка на территории Еврейской автономной области с 1996 по 2023 гг. и соответствующий экспоненциальный тренд

Fig. 7. The data on the weasel population size in the Jewish Autonomous Region, from 1996 to 2023, and a corresponding exponential trend

ционными механизмами, на которые оказывает влияние плотность популяции.

Наилучшим образом модель (10) описывает динамику численности колонка на территории ООиР (табл. 2, рис. 8 а). Следовательно, регуляция численности популяции колонка согласно результатам моделирования осуществляется за счет воздействия внутривидовой конкуренции на выживаемость молоди. На параметрическом портрете

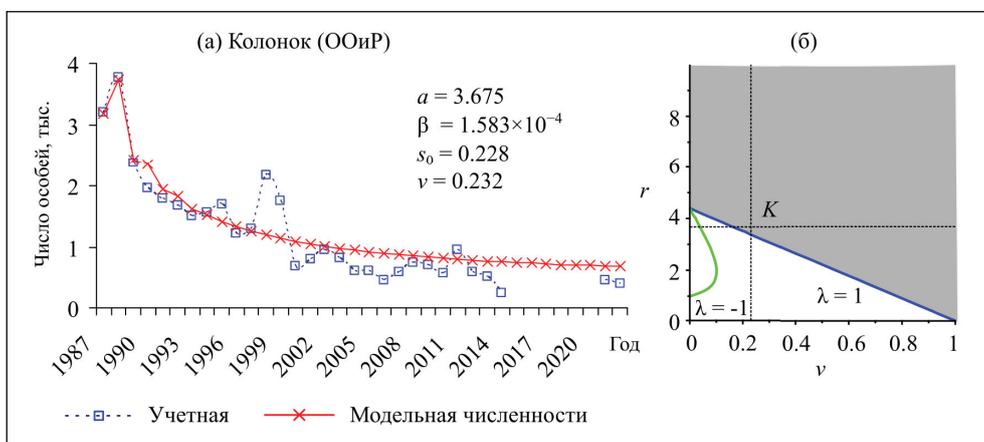


Рис. 8. (а) Учетная и модельная численности популяции колонка на территории ООиР при плотностном лимитировании выживаемости молоди и соответствующие ей оценки параметров модели (10). (б) Область устойчивости равновесного решения (выделена заливкой) на плоскости параметров (v, a) . Точка K имеет координаты $(0,232; 3,675)$ и соответствует точечной оценке параметров модели (табл. 2)

Fig. 8. (a) Real and model data on the dynamics of weasel population with density-dependent survival of juveniles in the Jewish Autonomous region’s Hunters and Fishers Society area, and corresponding estimates of model parameters (10). (b) The stability domain of the nontrivial fixed point is highlighted by shading in the parameter plane (v, a) . Point K with coordinates $(0,232; 3,675)$ corresponds to a point estimate (Table 2)

точка K , соответствующая оценкам коэффициентов модели (10) (табл. 2), находится в устойчивой области (рис. 8 б). Вероятно, возникающие колебания численности по большей части обусловлены влиянием внешних факторов и представляют собой отклонения от состояния равновесия, оцениваемого по модели (10) в 550 особей.

Заключение

В рамках данной работы на основе дискретной во времени модели динамики численности со стадийной структурой и плотностно-зависимым лимитированием, предложенными в исследованиях [20, 22], разработан подход, позволяющий оценивать демографические параметры реальных популяций на основе общей численности. Переход от двухкомпонентных моделей с явным учетом возрастной структуры к уравнениям с запаздыванием от общей численности при апробации моделей позволяет уменьшить количество оцениваемых параметров, а также избежать подбора начального приближения, характеризующего возрастную состав популяции на начальный момент времени. Отметим, что подбор начального приближения – важный аспект, оказывающий влияние на содержательность результатов и качество описания реальных данных модельной траекторией, поскольку в большинстве случаев временной ряд можно рассматривать как фрагменты переходной динамики, когда влияние начального условия существенно.

На основе предложенного подхода выполнен количественный анализ влияния плотностно-зависимых факторов на изменение численности некоторых основных охотничье-промысловых пушных видов животных. Показано, что уравнения с запаздыванием от общей численности с учетом процессов лимитирования неплохо описывают реальную динамику, улавливая тенденции и характер колебаний и, как результат, вполне могут 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 частности, согласно модельным оценкам значения параметров для популяций белки и зайцев попадают в зону неустойчивости равновесных значений численности данных видов. Следовательно, численности популяций белки и зайцев характеризуются неустойчивым типом динамики и подвержены резким ежегодным колебаниям, что согласуется с литературными

данными [3, 12, 13, 18]. Оценки параметров популяций енотовидной собаки и колонка находятся в пределах границ области устойчивости их равновесной численности. Следовательно, циклическая динамика численности данных видов вызвана внешними причинами, которые вызывают колебания вблизи равновесного состояния численности. Таким образом, выполненный модельный анализ показал, что возникающие колебания численности зверей обусловлены воздействием либо плотностно-зависимых, либо внешних факторов, что в первую очередь определяется преобладающим типом плотностно-зависимой регуляции в популяции.

Продемонстрировано, что в отличие от одномерных моделей динамики однородных популяций предложенная модель динамики численности со стадийной структурой и плотностно-зависимым лимитированием рождаемости улавливает общие тенденции динамики численности популяций белки и зайцев и описывает основные всплески их наблюдаемой численности. При этом применение одномерных моделей динамики однородных популяций к описанию общей численности природных популяций, как правило, позволяет оценить только наблюдаемые тенденции и получить усредненные оценки демографических параметров, но не описывать наблюдаемые колебания [19, 21].

В целом предложенный для оценки параметров подход позволяет анализировать и моделировать возрастную состав популяции, а также определять демографические параметры, характеризующие динамику численности популяции по данным об общей ее численности. Отметим, что такое исследование позволяет получить косвенные оценки, характеризующие структурированную популяцию по общей численности, и вполне может быть использовано при разработке стратегий управления такими популяциями.

Работа выполнена в рамках государственных заданий Института автоматики и процессов управления ДВО РАН (тема № FFWF-2021-0004) и Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН (тема FWUG-2024-0005).

ЛИТЕРАТУРА:

1. Ашихмина Е.В., Скалецкая Е.И., Фрисман Е.Я., Куликов А.М. Математическая модель динамики величины заготовок на примере локальной популяции маньчжурской белки // Журнал общей биологии. 1982. Т. 43, № 5. С. 246–257.

2. Базыкин А.Д., Березовская Ф.С. Математическая модель динамики основных типов поведения системы «фитофаг – энтомофаг» // Базыкин А.Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. М.; Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2003. С. 343–363.
3. Барабаш-Никифоров И.И. Териология / И.И. Барабаш-Никифоров, А.Н. Формозов; под ред. А.Н. Формозова. М.: Высшая школа, 1963. 396 с.
4. Ермаков 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.
5. Ермаков Л.Н., Переясловец В.М. Цикличность в многолетней динамике численности зайца-беляка // Вестник СВФУ. 2020. Т. 1, № 75. С. 5–16.
6. Колосов А.М. Зоогеография Дальнего Востока. М.: Мысль, 1980. 254 с.
7. Костенко В.А. Грызуны (Rodentia) Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2000. 210 с.
8. Куренцов А.И. Животный мир Приамурья и Приморья. Хабаровск: Кн. изд-во, 1959. 264 с.
9. Кучеренко С.П. Звери у себя дома. Хабаровск: Кн. изд-во, 1979. 432 с.
10. Кучеренко С.П. Звери Уссурийской тайги. Хабаровск: Приамурские ведомости, 2007. 272 с.
11. Медико-экологический атлас Хабаровского края и Еврейской автономной области / авт.-сост. В.И. Волков. Хабаровск: 488 ВКФ, 2005. 112 с.
12. Наумов Н.П. Экология животных. М.: Высшая школа, 1963. 618 с.
13. Наумов С.П. Зоология позвоночных: учебник для студентов. 4-е изд., перераб. М.: Просвещение, 1982. 464 с.
14. Неверова Г.П. Оценка влияния плотностно-зависимых факторов на динамику численности промысловых видов животных, обитающих на территории Среднего Приамурья // Региональные проблемы. 2011. Т. 14, № 2. С. 5–11.
15. Охотхозяйственный реестр за 2011–2023 гг. Информация для охотников области. Иная информация. Департамент по охране и использованию объектов животного мира правительства Еврейской автономной области // Официальный портал органов государственной власти Еврейской автономной области. URL: <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: 26.01.2024).
16. Ревуцкая О.Л. Анализ влияния запасов корма на динамику численности популяции белки (на примере Еврейской автономной области) // Региональные проблемы. 2010. Т. 13, № 2. С. 37–44.
17. Ревуцкая О.Л., Фетисов Д.М. Влияние структуры местообитаний на пространственное распределение охотничьих млекопитающих в Еврейской автономной области // Региональные проблемы. 2016. Т. 19, № 2. С. 20–30.
18. Северцов С.А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.; Л.: АН СССР, 1941. 316 с.
19. Фрисман Е.Я., Ревуцкая О.Л., Неверова Г.П. Анализ популяционной динамики промысловых млекопитающих Среднего Приамурья России: математическое моделирование и оценка ресурсного потенциала // Биологические ресурсы Дальнего Востока: комплексный региональный проект ДВО РАН. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. С. 184–202.
20. Фрисман Е.Я., Неверова Г.П., Ревуцкая О.Л., Кулаков М.П. Режимы динамики модели двухвозрастной популяции // Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. 2010. Т. 18, № 2. С. 113–130. DOI: 10.18500/0869-6632-2010-18-2-113-130.
21. 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. 2015. № 3. С. 103–114. DOI: 10.15372/SJFS20150310.
22. Frisman E.Y., Neverova G.P., Revutskaya O.L. Complex dynamics of the population with a simple age structure // Ecological Modelling. 2011. Vol. 222, N 12. P. 1943–1950. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2011.03.043.
23. Haldane J.B.S. Animal population and their regulation // New Biology. 1953. Vol. 15. P. 9–24.
24. Moran P.A.P. Some remarks on animal population dynamics // Biometrics. 1950. Vol. 6. P. 250–258.
25. Moran P.A.P. The statistical processes of evolutionary theory. London: Oxford University Press, 1962. 204 p.
26. Zakharov E.S., Safronov V.M., Zakharova N.N., Petrov R.E., Filippova V.V., Koryakina L.P., Kruse S. Abundance dynamics of the Siberian

weasel (*Mustela sibirica*) and their determinants on the northeastern periphery of its geographic range (Yakutia, Russia) // Russian J. Theriol. 2022. Vol. 21 (2). P. 153–161.

REFERENCES:

1. Ashikhmina E.V., Skaletskaya E.I., Frisman E.Ya., Kulikov A.M. Mathematical model of the dynamics of the size of preparations using the example of a local population of the Manchurian squirrel. *Zhurnal obshchei biologii*, 1982, vol. 43, no. 5, pp. 246–257. (In Russ.).
2. Bazykin A.D., Berezovskaya F.S. Mathematical model of the dynamics of the main types of behavior of the «phytophage – entomophage» system, in *Byazkin A.D. Nelineinaya dinamika vzaimodeistviyushchikh populyatsii* (Byazkin A.D. Nonlinear dynamics of interacting populations). Moscow; Izhevsk: Institute of Computer Research, 2003, pp. 343–363. (In Russ.).
3. Barabash-Nikiforov I.I. *Teriologiya* (Theriology), I.I. Barabash-Nikiforov, A.N. Formozov; A.N. Formozov ed. Moscow: Vysshaya shkola Publ., 1963. 396 p. (In Russ.).
4. Erdakov L.N., Moroldoev I.V., Pereyaslovets V.M., Kozulin V.M. 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, pp. 168–177. (In Russ.).
5. Erdakov L.N., Pereyaslovets V.M., Long-term cycle of the Mountain hare population dynamics. *Vestnik SVFU*, 2020, vol. 1, no. 75, pp. 5–16. (In Russ.).
6. Kolosov A.M. *Zoogeografiya Dal'nego Vostoka* (Zoogeography of the Far East). Moscow: Mysl' Publ., 1980. 254 p. (In Russ.).
7. Kostenko V.A. *Gryzuny (Rodentia) Dal'nego Vostoka Rossii* (Rodents (Rodentia) of the Russian Far East). Vladivostok: Dal'nauka Publ., 2000. 210 p. (In Russ.).
8. Kurentsov A.I. *Zhivotnyi mir Priamur'ya i Primor'ya* (Fauna of the Amur region and Primorye). Khabarovsk: Kn. izd-vo Publ., 1959. 264 p. (In Russ.).
9. Kucherenko S.P. *Zveri u sebya doma* (Animals at home). Khabarovsk: Kn. izd-vo Publ., 1979. 432 p. (In Russ.).
10. Kucherenko S.P. *Zveri Ussuriiskoi taigi* (Animals of the Ussuri taiga). Khabarovsk: Priamurskie vedomosti Publ., 2007. 272 p. (In Russ.).
11. *Mediko-ekologicheskii atlas Khabarovskogo kraya i Evreiskoi avtonomnoi oblasti* (Medical and environmental atlas of the Khabarovsk Territory and the Jewish Autonomous Region), V.I. Volkov author-comp. Khabarovsk: 488 VKF Publ., 2005. 112 p. (In Russ.).
12. Naumov N.P. *Ekologiya zhivotnykh* (Animal ecology). Moscow: Vysshaya shkola Publ., 1963. 618 p. (In Russ.).
13. Naumov S.P. *Zoologiya pozvonochnykh: uchebnyk dlya studentov* (Zoology of vertebrates: a textbook for students), 4th ed., revised. Moscow: Prosveshchenie Publ., 1982. 464 p. (In Russ.).
14. Neverova G.P. Assessment of the influence of density-dependent factors on the population dynamics of commercial animal species living in the territory of the Middle Amur region // *Regional'nye problemy*, 2011, vol. 14, no. 2, pp. 5–11. (In Russ.).
15. Hunting register for 2011-2023. Information for area hunters. Other information. Department for the Protection and Use of Fauna of the Government of the Jewish Autonomous Region, in *Ofitsial'nyi portal organov gosudarstvennoi vlasti Evreiskoi avtonomnoi oblasti* (The official portal of government authorities of the Jewish Autonomous Region). Available at: <https://www.eao.ru/isp-vlast/upravlenie-po-okhrane-i-ispolzovaniyu-obektov-zhivotnogo-mira-pravitelstva-eao/inaya-informatsiya--2/informatsiya-dlya-okhotnikov-oblasti/> (accessed: 26.01.2024). (In Russ.).
16. Revutskaya O.L. Analysis of the influence of food supplies on the dynamics of the squirrel population (using the example of the Jewish Autonomous Region). *Regional'nye problemy*, 2010, vol. 13, no. 2, pp. 37–44. (In Russ.).
17. Revutskaya O.L., Fetisov D.M. The influence of habitat structure on the spatial distribution of game mammals in the Jewish Autonomous Region. *Regional'nye problemy*, 2016, vol. 19, no. 2, pp. 20–30. (In Russ.).
18. Severtsov S.A. *Dinamika naseleniya i prisposobitel'naya evolyutsiya zhivotnykh* (Population dynamics and adaptive evolution of animals). Moscow; Leningrad: USSR Academy of Sciences, 1941. 316 p. (In Russ.).
19. Frisman E.Ya., Revutskaya O.L., Neverova G.P. Analysis of population dynamics of commercial mammals in the Middle Amur region of Russia: mathematical modeling and assessment of resource potential, in *Biologicheskie resursy Dal'nego Vostoka: kompleksnyi regional'nyi projekt DVO RAN* (Biological resources of the Far East: a comprehensive regional project of the

- Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences). Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2007, pp. 184–202. (In Russ.).
20. Frisman E.Ya., Neverova G.P., Revutskaya O.L., Kulakov M.P. Dynamic modes of two-age population model. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*, 2010, vol. 18, no. 2, pp. 113–130. (In Russ.). DOI: 10.18500/0869-6632-2010-18-2-113-130.
 21. Frisman E.Ya., Revutskaya O.L., Neverova G.P. Basic Trends of Game Mammal Population Dynamics in the Russian Middle Amur River Area: The Observation and Simulation Results. *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2015, no. 3, pp. 103–114. (In Russ.). DOI: 10.15372/SJFS20150310.
 22. Frisman E.Y., Neverova G.P., Revutskaya O.L. Complex dynamics of the population with a simple age structure. *Ecological Modelling*, 2011, vol. 222, no. 12, pp. 1943–1950. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2011.03.043.
 23. Haldane J.B.S. Animal population and their regulation. *New Biology*, 1953, vol. 15, pp. 9–24.
 24. Moran P.A.P. Some remarks on animal population dynamics. *Biometrics*, 1950, vol. 6, pp. 250–258.
 25. Moran P.A.P. *The statistical processes of evolutionary theory*. London: Oxford University Press, 1962. 204 p.
 26. Zakharov E.S., Safronov V.M., Zakharova N.N., Petrov R.E., Filippova V.V., Koryakina L.P., Kruse S. Abundance dynamics of the Siberian weasel (*Mustela sibirica*) and their determinants on the northeastern periphery of its geographic range (Yakutia, Russia). *Russian J. Theriol.*, 2022, vol. 21 (2), pp. 153–161.

MODEL ANALYSIS OF DEMOGRAPHIC PROCESSES IN THE POPULATIONS OF FUR-BEARING HUNTING ANIMALS INHABITING THE JEWISH AUTONOMOUS REGION

O.L. Revutskaya, G.P. Neverova

Among biological resources, hunting animals, including fur-bearing species, take a special place. The study of such populations dynamics is a crucial stage in fur harvesting planning and organizing. This work aims to describe and analyze by mathematical modeling methods the dynamics of fur-bearing animal populations inhabiting the Jewish Autonomous region. We consider the populations whose newborn individuals reach maturity by the next breeding season, for example, squirrel, white hare, Manchurian hare, raccoon dog, and weasel. The study is based on the discrete-time model of population dynamics with a simple stage structure. To take into account density-dependent regulation of population growth in the model, birth or survival rates of the immature class are represented by exponential functions of the total population size. To estimate the model parameters, we propose the use of data corresponding to the total population size. The obtained point estimates, based on this approach, are demonstrated to be within the range of biologically meaningful parameter values and exhibit the population dynamics similar to those observed in nature. Specifically, according to the model estimates, squirrel and hare populations are characterized by unstable dynamics with sharp annual fluctuations. In general, the proposed approach for parameter estimation allows for analyzing and modeling the age composition of the animal population, as well as determining demographic parameters that characterize the animal population dynamics based on the total population size data.

Keywords: game animals, stage structure, density-dependent factors, discrete-time models, stability, population fluctuations, parameter estimation.

Reference: Revutskaya O.L., Neverova G.P. Model analysis of demographic processes in the populations of fur-bearing hunting animals inhabiting the Jewish Autonomous Region. *Regional'nye problemy*, 2024, vol. 27, no. 1, pp. 5–20. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-20224-27-1-5-20.

Поступила в редакцию 28.02.2024

Принята к публикации 22.03.2024