

I. РЕГИОНАЛЬНЫЙ ПРОГНОЗ. МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ

УДК 51:599.73(571.621)

ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ПЛОТНОСТНО-ЗАВИСИМЫХ ФАКТОРОВ НА ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТИ ПРОМЫСЛОВЫХ ВИДОВ ЖИВОТНЫХ, ОБИТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ СРЕДНЕГО ПРИАМУРЬЯ

Г.П. Неверова

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
ул. Шолом-Алейхема 4, г. Биробиджан, 679016,
e-mail: galina.nev@gmail.com

Простая по структуре популяционная модель, обладающая большим спектром динамических режимов, применена для описания и анализа некоторых особенностей динамики численности природных популяций. Параметры модели (коэффициенты рождаемости и выживаемости) представлены экспоненциальными функциями численностей обеих возрастных групп, и таким образом осуществляется плотностно-зависимая регуляция роста популяции. Для различных промысловых видов животных в зависимости от типа плотностной регуляции получены оценки демографических параметров. Показано, что воздействие плотностно-зависимых факторов может привести к возникновению колебаний численности.

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

Анализ характера и механизмов колебаний численности природных популяций является одной из центральных проблем математической экологии. Как правило, причиной флуктуаций считается воздействие плотностно-зависимых (лимитирующих) факторов. 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 [19] и Морана [21, 22], где наличие связи между плотностью и демографическими параметрами было строго доказано (так называемая плотностная регуляция). В большинстве работ, посвященных математическому моделированию популяционной динамики, плотностная регуляция, как правило, описывается функциональной зависимостью того или иного демографического параметра от общей численности популяции либо от численности одной возрастной группы, связанной с этим демографическим параметром [13, 15, 16, 17]. При таком подходе обычно не учитывается, что возрастные группы могут конкурировать с разной интенсивностью за один и тот же ресурс. Однако в природных популяциях такая ситуация наблюдается достаточно часто [8, 9]. Детальное исследование влияния плотностно-зависимых факторов и внутривидовой конкуренции на динамику численности популяций было проведено в [7, 14]. Целью данной работы является апробация математических моделей, предложенных в [7, 14], на данных о численности промысловых видов животных, обитающих на территории Среднего Приамурья.

Уравнения динамики

В жизненном цикле любого организма можно выделить либо несколько стадий развития, либо несколько воз-

растных ступеней, определяемых в некоторых единицах времени, например в годах. Тогда популяция естественно распадается на некоторое число возрастных групп. В данной работе в основу деления популяции на классы легла репродуктивная функция [12]. Следовательно, к началу очередного сезона размножения популяция рассматривается как совокупность двух возрастных классов: младшего, включающего неполовозрелых особей, и старшего, состоящего из особей, участвующих в размножении. Специфика решаемой задачи заключается в том, что в изучаемой популяции в связи со сложной возрастной структурой за один шаг во времени не все особи из младшего возрастного класса, повзрослев, переходят в старшую группу, часть остается в нем. Популяциям такого типа с учетом лимитирующих факторов соответствует модель (1):

$$\begin{cases} x_{n+1} = a(x_n, y_n)y_n + dx_n \\ y_{n+1} = s(x_n, y_n)x_n + \nu y_n \end{cases}, \quad (1)$$

где x – численность младшего возрастного класса, y – численность старшего возрастного класса, составляющего репродуктивную часть популяции, n – номер периода размножения, $a(x, y)$ – функция, характеризующая зависимость рождаемости от численности, $s(x, y)$ – функция, описывающая долю численности молоди, перешедшую в половозрелую группу в зависимости от численности популяции. Функции $a(x, y)$, $s(x, y)$ монотонно убывают и стремятся к нулю при бесконечном возрастании аргументов. Параметр d опи-

сывает ту часть класса, которая, повзрослев, остается в нем же, ν – параметр выживаемости репродуктивных особей.

В данной работе внимание акцентировано на наиболее часто встречающихся в природе типах плотностной регуляции: лимитирование рождаемости репродуктивных особей и лимитирование выживаемости молоди. Каждому типу регуляции соответствует определенный частный случай модели (1):

1. Лимитирование рождаемости:

$$\begin{aligned} a(x, y) &= a_0 \cdot e^{-\alpha \cdot x - \beta \cdot y}, \\ s(x, y) &= s, \\ s + d &\leq 1. \end{aligned} \Rightarrow \begin{cases} x_{n+1} = a_0 \cdot e^{-\alpha \cdot x - \beta \cdot y} y_n + dx_n, \\ y_{n+1} = sx_n + \nu y_n \end{cases}, \quad (2)$$

2. Лимитирование выживаемости молоди:

$$\begin{aligned} a(x, y) &= a, \\ s(x, y) &= s_0 e^{-\alpha \cdot x - \beta \cdot y}, \\ s_0 e^{-\alpha \cdot x - \beta \cdot y} + d &\leq 1. \end{aligned} \Rightarrow \begin{cases} x_{n+1} = a y_n + dx_n \\ y_{n+1} = s_0 e^{-\alpha \cdot x - \beta \cdot y} x_n + \nu y_n \end{cases}, \quad (3)$$

где в условиях неограниченности ресурсов a_0 – репродуктивный потенциал популяции, s_0 характеризует ту часть младшего класса, которая, повзрослев, перешла в старшую группу. Параметры a , s имеют тот же смысл, что и a_0 , s_0 только с учетом воздействия лимитирующих факторов. α и β – коэффициенты, характеризующие интенсивности воздействия особей неполовозрелого и половозрелого возрастного класса на соответствующий демографический параметр. Функции, характеризующие зависимость значений параметров от численности возрастных классов популяции, выбраны по аналогии с моделью Рикера [23]. На коэффициенты модели действуют следующие ограничения: $a > 0$, $0 < \nu \leq 1$,

$$0 < s \leq 1, 0 < d \leq 1, s + d \leq 1 [6].$$

Полное аналитическое и численное исследование модели (1) представлено в работах [7, 14]. Задача по оценке значений коэффициентов системы (1) в зависимости от типа плотностной регуляции решена численно методом Левенберг-Маркварда [1].

Материалы исследования

Предложенные теоретические модели применены к анализу и описанию динамики численности природных популяций. Оценка параметров моделей проведена на основе годовых отчетов по зимнему маршрутному учету численности основных промысловых животных, обитающих на территории Еврейской автономной области (ЕАО). Проанализированы данные учета на территориях ЕАО с 1994 по 2009 гг. – Облученского, Октябрьского и Биробиджанского районов, общества охотников и рыболовов ЕАО (ООиР) с 1999 по 2009 гг.; ООО «Ирбис» и общественной региональной организации (ОРО) «Диана» с 2003 по 2009 гг., заповедника «Бастак» с 1992 по 2009 гг.

Верификация моделей проведена на данных о численности следующих видов животных: хищные звери – медведь бурый уссурийский (*Ursus arctos lasiotus* Gray, 1867), волк сибирский лесной (*Canis lupus altaicus* Noak, 1911), норка американская (*Neovison vison*); копытные – изюбр (*Cervus elaphus xanthopigus* Milne-Edwards, 1867), кабан уссурийский (*Sus scrofa ussuricus* Heude, 1888); грызуны и зайцеобразные – белка сахалино-амурская (*Sciurus vulgaris rupestris* Thomas, 1907), заяц маньчжурский (*Lepus mandschuricus mandschuricus* Radde, 1861). Основные количественные аспекты биологии перечисленных промысловых видов животных представлены в табл. [4, 5].

Приведенные биологические характеристики позволяют сравнить результаты численных экспериментов с оценками, полученными методом наблюдения.

Т а б л и ц а

Характеристики промысловых видов животных, обитающих на территории ЕАО

Вид	Количество детенышей в помете	Достижение половой зрелости	Количество пометов в сезоне	Особенности
Норка	2–3	10–12 мес.	1	
Белка	3–10	9–12 мес.	1–2 (иногда 3)	75–85 % бельчат не переживают свою 1-ую зиму
Заяц маньчжурский	1–9	Обычно на следующую весну	3	Иногда самки приступают к размножению в то же лето
Волк	от 3 до 10–13	Самки на 2 год жизни, самцы в 3 года	Размножаются только один раз в год	Волкам свойственен каннибализм
Медведь	2–3 (до 5)	В 4–6 лет	1	Самки приносят потомство раз в 2–4 года
Кабан	4–6, макс. – 10–12	Самки достигают в 8–10 мес., самцы – в 18–20 мес.	1	
Изюбрь	1–2	Самцы в 5–6 лет, самки к 3 годам, иногда раньше	1	

Применение модели (2) к анализу влияния плотностно-зависимых факторов на рождаемость репродуктивных особей

Рождаемость многих животных, особенно мелких млекопитающих, заметно снижается по мере увеличения численности популяции. Это обычно является основным проявлением стресс-синдрома, приводящего к снижению половой активности и уменьшению плодовитости особей [2]. В первую очередь от плотности популяции зависит поведение животных. У многих видов в условиях скученности повышается уровень агрессивности, меняется реакция на особей противоположного пола, молодняк и т.д. У самок в популяции учащаются нарушения овуляции, резорбция эмбрионов, рано прекращается лактация, угасают инстинкты заботы о потомстве и т.п., уменьшается число выводков и количество в них молодых (стресс-реакция). В конечном счете, все это приводит к торможению роста популяции. Стресс-реакция как механизм, регулирующий рождаемость, особенно отчетливо проявляется у животных с хорошо выраженной системой иерархического подчинения в группах (волк). Реакция напряжения свойственна подчиненным животным; у них также тормозится воспроизводительная функция. Доминирующие особи стресс-реакции не проявляют.

Согласно результатам моделирования, регуляция численности осуществляется путем снижения рождаемости из-за внутривидовой конкуренции у следующих видов: заяц маньчжурский, волк, медведь, изюбрь.

Популяционная динамика зайца характеризуется значительными длиннопериодическими колебаниями. Одной из причин, приводящей к флуктуациям численности, является быстрая «пополняемость» репродуктивного класса, поскольку зайцы начинают участвовать в размножении на следующий год после рождения ($d = 0$). Таким образом, быстрый рост численности половозрелых особей ведет к увеличению внутривидовой конкуренции за ресурсы и в силу физиологических причин – снижению рождаемости особей [10]. Действительно, в

соответствии с оценками численных экспериментов плотностное лимитирование рождаемости маньчжурского зайца преимущественно зависит от количества особей старшего возраста, динамика фактических и модельных данных представлена на рис. 1 а. На параметрическом портрете точка L , соответствующая оценкам коэффициентов модели, находится на границе области устойчивости (рис. 1 б), что позволяет предположить существенную роль внешних факторов в поддержании наблюдаемых колебаний численности зайца.

В соответствии с результатами численных экспериментов регуляция численности волка также осуществляется плотностным лимитированием рождаемости, уровень которой определяется численностью особей, участвующих в размножении (рис. 2 а). Действительно, для популяции волка характерно, что при большой плотности в размножении преимущественно участвуют доминирующие особи, что ведет к снижению числа пар, которое может дать потомство. Следует отметить, что полученные оценки параметров модели корректны, поскольку сумма коэффициентов $s + d$ меньше 1. С другой стороны, низкое значение выживаемости молоди отражает факт высокой смертности щенков на ранних этапах развития, что и объясняет положение популяционных параметров в устойчивой зоне (рис. 2 б).

Дополнительно верификация модели (2) была проведена на основе данных о численности популяций медведя и изюбря. В отличие от двух предыдущих видов здесь плотностное лимитирование рождаемости существенно зависит от числа неполовозрелых особей. Полученные оценки параметров являются биологически содержательными. Так, низкий репродуктивный потенциал в популяции медведя объясняется тем, что самки приносят потомство раз в 2–4 года. Точка L , соответствующая найденным параметрам, расположена в области устойчивости (рис. 3 б). Естественно, что изменение значений параметров модели, при котором произойдет бифуркационный переход в область устойчивости тривиального равновесия (не залитый треугольник), будет сопровож-

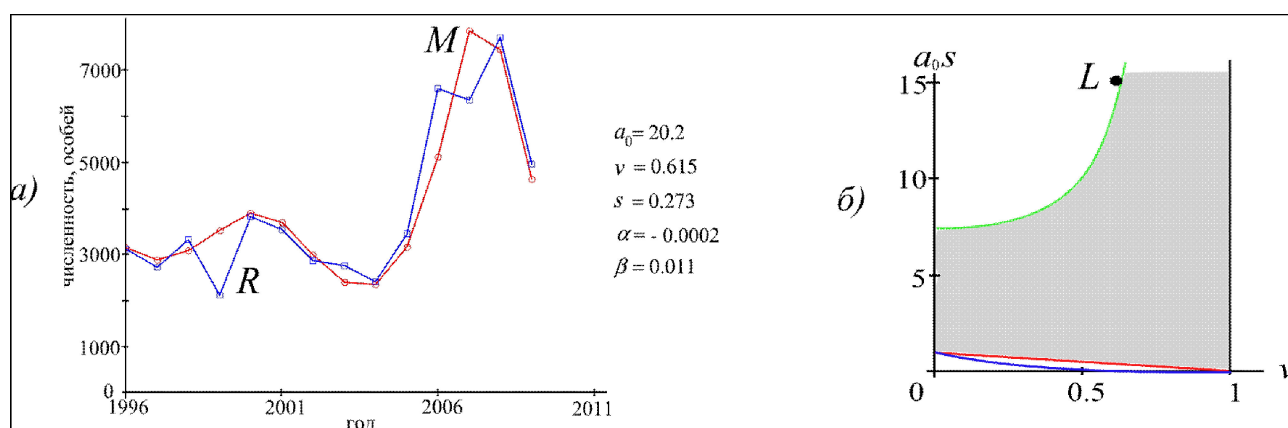


Рис. 1. (а) Динамика численности популяции зайца на территории ЕАО при плотностном лимитировании рождаемости, где R – реальные данные, M – модельная численность и соответствующие ей оценки параметров модели, $d=0$. (б) Область устойчивости равновесного решения в плоскости параметров $(v, a_0 s)$. Точка L соответствует найденным оценкам параметров

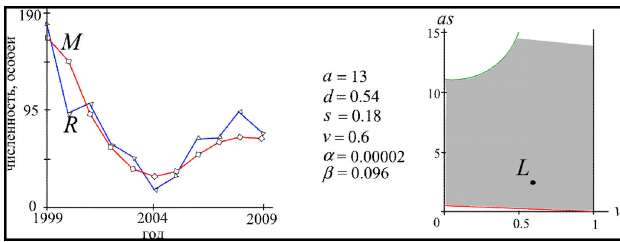


Рис. 2. (а) Динамика численности волка в Облученском районе при плотностном лимитировании рождаемости, где R – реальные данные, M – модельная численность и соответствующие ей оценки параметров модели. (б) Область устойчивости равновесного решения в плоскости параметров (v, a_s) . Точка соответствует найденным оценкам параметров

даться снижением численности популяции, вплоть до полного вырождения.

Динамика модельных и реальных численностей популяции изюбра на территории ООиР представлена на рис. 3 в. Следует отметить, что в последние четыре года наблюдается тенденция роста. Оценка репродуктивного потенциала в условиях неограниченности ресурсов не противоречит действительности, поскольку самки рожают, как правило, одного оленёнка, редко двух. На наш взгляд, существенная зависимость рождаемости от коли-

чества молоди связана с территориальностью этого вида. Природным врагом являются волки, основной добычей которых становятся молодые оленята или ослабленные и больные особи. На территории ЕАО ведется интенсивный промысел изюбра [11], что объясняет достаточно низкое значение выживаемости старшего возрастного класса. Однако в целом оценки параметров располагаются в неустойчивой зоне, что позволяет говорить о существенной роли плотностной регуляции в поддержании популяционных колебаний этого вида.

Применение модели (3) к анализу влияния плотностно-зависимых факторов на выживаемость молоди

Наиболее распространенным механизмом регулирования уровня численности является уменьшение выживаемости неполовозрелых особей. Для многих животных выживаемость молоди определяется не только (и не столько) численностью молоди, но зависит и от численности взрослых особей. Крайним случаем здесь является каннибализм (например, у некоторых видов рыб), когда взрослые особи частично питаются собственным приплодом, снижая тем самым численность своих популяций. Другой интересный пример зависимости выживаемости приплода от плотности репродуктивной части популяции особей характерен для полевок, обитающих на севере Скандинавии. Оказалось, что «качество потомства», определяющее его выживаемость, существенно

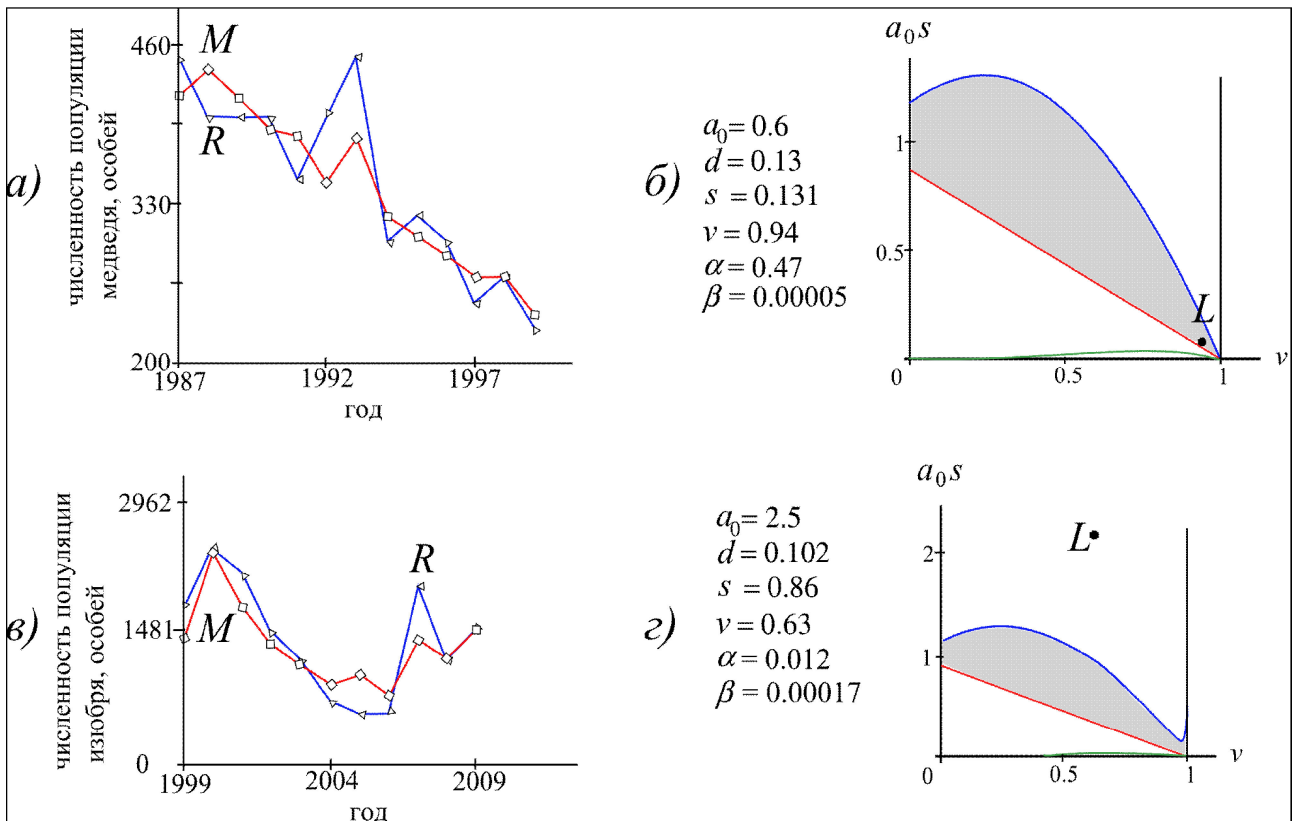


Рис. 3. (а) Динамика численности медведя (территория ООиР) и (в) изюбра (территория Облученского района), где R – реальные данные, M – модельная численность и соответствующие ей оценки параметров модели. (б) и (г) Области устойчивости с оцененными коэффициентами. Точки соответствуют найденным оценкам параметров

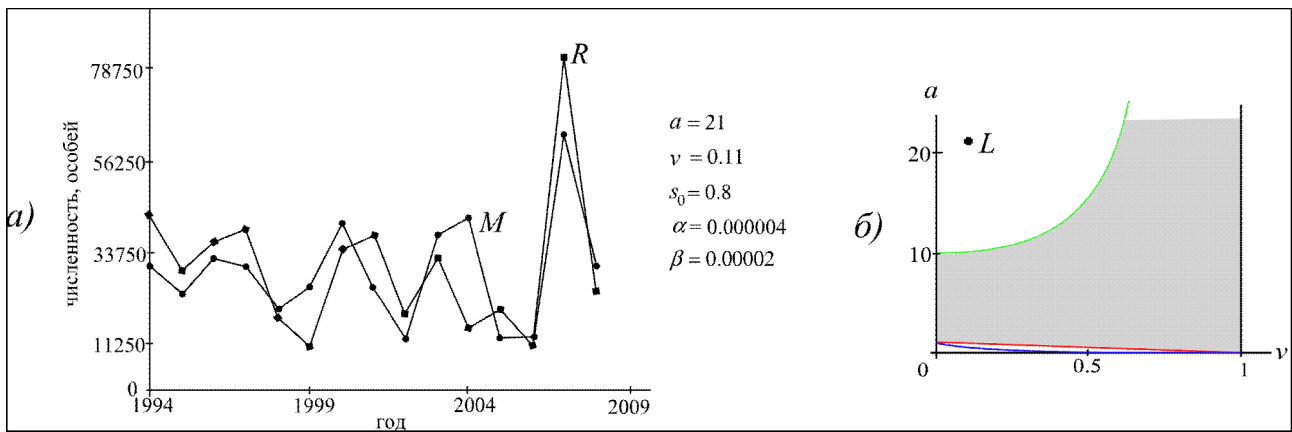


Рис. 4. (а) Динамика численности популяции белки на территории ЕАО при плотностном лимитировании выживаемости молоди, где R – реальные данные, M – модельная численность и соответствующие ей оценки параметров модели, $d=0$. (б) Область устойчивости равновесного решения в плоскости параметров (v, a) . Точка L имеет координаты $(0.11, 21)$ и соответствует найденным оценкам параметров

зависит от численности взрослых особей и падает с ее увеличением из-за дефицита ресурсов жизнедеятельности у самок в период беременности и лактации (материнский эффект) [20].

В численности популяции белки (*Sciurus vulgaris mantchuricus*), обитающей на территории ЕАО, наблюдаются выраженные короткопериодические колебания. Как известно, существенные всплески численности белки связаны с наличием кормовых запасов, в частности урожайностью кедровых [14]. По результатам численных экспериментов, не малую роль в этих колебаниях играет плотностная регуляция выживаемости молоди (рис. 4 а). На параметрическом портрете точка, соответствующая найденным оценкам коэффициентов модели, находится далеко от границы области устойчивости (рис. 4 б), что позволяет говорить о существенной роли плотностной регуляции в поддержании популяционных колебаний этого вида.

Как видим, полученные коэффициенты являются биологически содержательными. Так маленький коэффици-

ент выживаемости старших особей отражает факт низкой продолжительности жизни этого вида. Репродуктивный потенциал также находится в допустимых рамках.

Показано, что для популяции норки, обитающей на территории ООиР, наблюдается тенденция снижения численности с последующим выходом на некоторый равновесный уровень (рис. 5 а). На параметрическом портрете точка, соответствующая вычисленным оценкам коэффициентов модели, находится в области устойчивости, что также говорит о некоторой стабилизации процессов воспроизводства (рис. 5 б).

Согласно результатам моделирования, регуляция численности популяции норки осуществляется за счет воздействия внутривидовой конкуренции на выживаемость молоди. Зверьки ведут преимущественно одиночный территориальный образ жизни, что объясняет подавляющее воздействие половозрелых особей на выживаемость молоди. Конкуренция внутри младшего класса несущественна и поэтому не влияет на его смертность. Оценки параметров находятся в устойчивой зоне, и, сле-

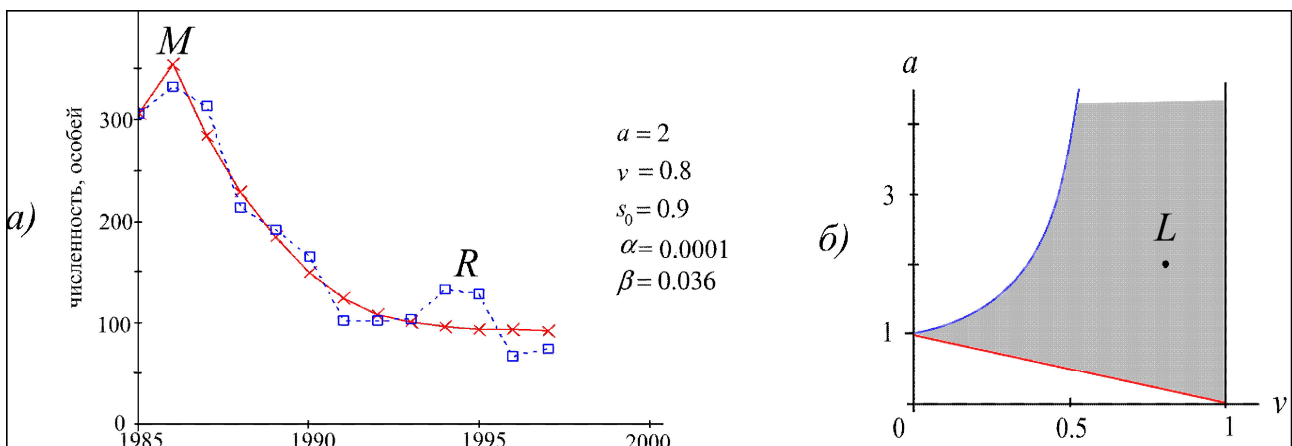


Рис. 5. (а) Динамика численности популяции норки на территории ООиР при плотностном лимитировании выживаемости молоди, где R – реальные данные, M – модельная численность и соответствующие ей оценки параметров модели, $d=0$. (б) Область устойчивости равновесного решения в плоскости параметров (v, a) . Точка L имеет координаты $(0.8, 2)$ и соответствует найденным оценкам параметров

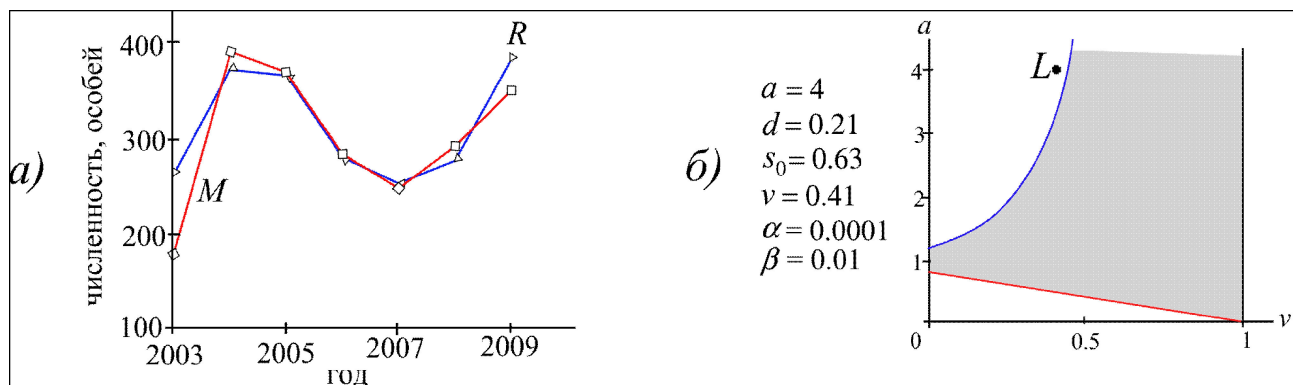


Рис. 6. (а) Динамика численности кабана обитающего на территории «Ирбис», при плотном лимитировании выживаемости молоди, где R – реальные данные, M – модельная численность и соответствующие ей оценки параметров модели. (б) Область устойчивости равновесного решения в плоскости параметров (v, a) . Точка имеет координаты $(0.41, 4)$ и соответствует найденным оценкам параметров

довательно, возникающие колебания численности по большей части обусловлены влиянием внешних факторов.

Результаты моделирования динамики численности кабана представлены на рис. 6.

Согласно полученным оценкам параметров, можно заключить, что динамика численности кабана существенно регулируется за счет плотного лимитирования выживаемости молоди. Следует отметить, что найденные оценки параметров модели являются биологически содержательными. Так, например, репродуктивный потенциал составляет 4, а это означает, что при равном половом соотношении в популяции на одну самку приходится около 8 поросят, в то время как максимальное количество 10–12 (табл.). Положение популяционных параметров на границе области устойчивости позволяет предположить наличие внешних воздействий, приводящих к выраженным колебаниям численности этой популяции. Действительно, состояния кормовой базы и климатических условий (наличие и высота снежного покрова) приводят к популяционным флуктуациям. Так выпадение глубоких снегов (хотя бы 30–40 см) и сильное промерзание почвы ведет к тому, что от бескормицы свиноматки вымирают в больших количествах или становятся легкой добычей хищников. Обычно голод повторяется раз в три года. Однако благодаря высокой плодовитости поголовье кабана восстанавливается через три – четыре года [9].

Заключение

Проведенный анализ показал, что возникающие колебания численности зверей, как правило, обусловлены воздействием либо плотно-зависимых, либо внешних факторов. Однако какой бы ни была основная причина, приводящая к флуктуациям численности, в любой популяции существуют процессы саморегуляции (внутривидовая конкуренция), оказывающие влияние на ее развитие. В данной работе выполнен количественный анализ влияния плотно-зависимых факторов на изменение численности основных охотничье-промысловых видов животных. Показано, что предложенная модель может успешно применяться к описанию и анализу динамики

численности популяций с различной возрастной структурой. Следует отметить, что достаточно часто в результатах численных экспериментов наблюдается ситуация, когда оценки параметров попадают в неустойчивую зону, но при этом находятся вблизи границы устойчивости. Таким образом, в большинстве случаев нерегулярная динамика численности реальных популяций вызвана внешними причинами и незначительное изменение демографических параметров может привести к стабилизации численности.

Исследования проведены при частичной финансовой поддержке ДВО РАН (конкурсные проекты № 09-И-ОБН-12, № 09-И-А-09-498, № 09-И-П23-13) и РФФИ (проект № 09-04-00146а, № 11-01-98512-р_восток_а).

ЛИТЕРАТУРА:

1. Гилл Ф., Мюррей У., Райт М. Практическая оптимизация. М.: Мир, 1985. 509 с.
2. Дажо Р. Основы экологии. М.: Прогресс, 1975. 416 с.
3. Кузнецов С.П. Динамический хаос. М.: Физматлит, 2001. 296 с.
4. Куренцов А.И. Животный мир Приамурья и Приморья. Хабаровск: Хабаровское кн. изд-во, 1959. 264 с.
5. Кучеренко С.П. Звери у себя дома. Хабаровск: Кн. изд., 1979. 432 с.
6. Логофет Д.О. Три источника и три составные части формализма популяции с дискретной стадийной и возрастной структурами // Математическое моделирование. 2002. Т. 14, № 12. С. 11–22.
7. Неверова Г.П. Применение двухкомпонентной модели к описанию демографической динамики // Информатика и системы управления. 2010. № 4 (26). С. 22–35.
8. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
9. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
10. 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.
11. Ревуцкая О.Л., Неверова Г.П., Фрисман Е.Я. Мате-

- математическое моделирование динамики численности и оценка репродуктивного потенциала популяции изюбра, обитающей на территории Среднего Приамурья // Региональные проблемы. 2007. № 8. С. 30–37.
12. Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
 13. Фрисман Е.Я., Луппов С.П., Скокова И.Н., Тузинкевич А.В. Сложные режимы динамики численности популяции, представленной двумя возрастными классами // Математические исследования в популяционной экологии. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 4–18.
 14. Фрисман Е.Я., Неверова Г.П., Ревуцкая О.Л., Кулаков М.П. Режимы динамики модели двухвозрастной популяции // Изв. вузов «ПНД». 2010. Т. 18, № 2. С. 111–130.
 15. Фрисман Е.Я., Скалецкая Е.И. Странные аттракторы в простейших моделях динамики численности биологических популяций // Обозрение прикладной и промышленной математики. 1994. Т. 1, № 6. С. 988–1008.
 16. Шапиро А.П. К вопросу о циклах в возвратных последовательностях // Управление и информация. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972. Вып. 3. С. 96–118.
 17. Шапиро А.П. Роль плотностной регуляции в возникновении колебаний численности многовозрастной популяции // Исследования по математической популяционной экологии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983. С. 3–17.
 18. Шапиро А.П., Луппов С.П. Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии. М: Наука, 1983. 132 с.
 19. Haldone J.B.S. Animal population and their regulation // *New Biology*. 1953. Vol. 15. P. 9–24.
 20. Inchausti P. and Ginzburg L. R. Small mammals cycles in northern Europe: patterns and evidence for the maternal effect hypothesis // *Journal of Animal Ecology*. 1998. Vol. 67. P. 180–194.
 21. Moran P.A.P. Some remarks on animal population dynamics // *Biometrics*. 1950. Vol. 6. P. 250–258.
 22. Moran P.A.P. *The statistical processes of evolutionary theory*. London: Oxford University Press, 1962. 204 p.
 23. Ricker W.E. Stock and recruitment // *J. Fish. Res. Board Can.* 1954. Vol. 11, N 5. P. 559–623.

A simple population model, with a large range of dynamical modes, is used to describe and analyze some features of the population size dynamics. The model parameters (birth rate and survival rates) represent the exponential functions of both age groups numbers. According to this supposition, density-dependent factors restrict the population development. The demographic parameters are estimated for some species of animals, living in Middle Priamurye. It is shown that density-dependent factors may cause fluctuations in numbers.

Key words: discrete time model, age structure, density-dependent factors, stability, fluctuations, estimation of parameters.