
РЕГИОНАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ

Институт комплексного анализа
региональных проблем
Дальневосточного отделения
Российской академии наук

Том 27 № 1
2024

Журнал основан в 1995 г.
Выходит 4 раза в год
ISSN 2618-9593

Главный редактор
чл.-корр. РАН Е.Я. Фрисман

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

зам. гл. редактора: к.г.н. Д.М. Фетисов; ответственный секретарь: к.г.н. Е.В. Стельмах;
члены редколлегии: к.г.н. А.В. Аношкин, чл.-корр. РАН Б.А. Воронов, д.э.н. Н.В. Гальцева,
к.б.н. Е.А. Григорьева, к.э.н. В.С. Гуревич, д.ф.-м.н. О.Л. Жданова, акад. РАН Ю.Н. Журавлёв,
к.г.н. В.Б. Калманова, к.г.н. Т.М. Комарова, д.г.н. Б.А. Красноярова, д.г.н. З.Г. Мирзеханова,
к.э.н. С.Н. Мищук, д.г.н. А.В. Мошков, д.э.н. С.Н. Леонов, к.б.н. Т.А. Рубцова,
к.с.н. С.А. Соловченков, д.э.н. С.А. Сукнёва, д.б.н. Л.В. Фрисман, д.ф.н. А.М. Шкуркин,
д.э.н. А.Г. Шеломенцев, проф. Алтэн-Аоцир, проф. Ван Цзюанлэ, проф. Син Гуанчэн

*Научный журнал «Региональные проблемы» зарегистрирован Федеральной службой по надзору
в сфере связи, информационных технологий и массовых коммуникаций 1 апреля 2019 г. ЭЛ № ФС77-75434*

С а й т ж у р н а л а: **regional-problems.ru, региональныепроблемы.рф**

А д р е с р е д а к ц и и: 679016, г. Биробиджан, ул. Шолом-Алейхема, 4
ИКАРП ДВО РАН, тел./факс: 8(42622) 4-15-71, 6-00-97, <http://икарп.рф>
E-mail: **reg.probl@yandex.ru**

СОДЕРЖАНИЕ

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ. БИОЛОГИЯ.....	5
Ревуцкая О.Л., Неверова Г.П. Модельный анализ демографических процессов в популяциях пушных охотничьих животных (на примере Еврейской автономной области)	5
Жданова О.Л., Кузин А.Е., Фрисман Е.Я. Анализ структуры промысла и динамики роста стада Северного морского котика (<i>Callorhinus ursinus</i>) острова Тюлений в период эксплуатации и после её завершения	21
Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. О первичной генетической дивергенции в системе популяций на кольцевом ареале.....	36
Суходоев И.Г., Кулаков М.П., Курилова Е.В., Фрисман Е.Я. Особенности синхронизации динамики численности в системе трех миграционно связанных популяций	50

Курилова Е.В., Фрисман Е.Я. <i>Моделирование динамики взаимодействующих популяций типа «хищник–жертва» при постоянной миграции особей с сопредельных территорий</i>	62
Медведева Л.А. <i>Дополнительные материалы к флоре диатомовых водорослей (Bacillariophyta) заповедника «Бастак»</i>	78
ГЕОЛОГИЯ. ГЕОЭКОЛОГИЯ	88
Степанов В.А., Мельников А.В. <i>Перспективы Соловьевского золотороссыпного центра Приамурской провинции</i>	88
Нигай Е.В. <i>Геохимические особенности габброидов и гранитоидов Нятыгранского комплекса (Буреинский массив)</i>	103
Жучков Д.В., Фетисов Д.М. <i>Оценка современного состояния растительного покрова г. Облучье по мультиспектральным данным</i>	112
ЭКОНОМИКА	125
Гуревич В.С. <i>Туристическая привлекательность как фактор диверсификации экономики Еврейской автономной области</i>	125

REGIONAL PROBLEMS

Institute for Complex Analysis
of Regional Problems
Far Eastern Branch
Russian Academy of Sciences

Volume 27 Number 1
2024

Established in 1995
Published 4 times a year
ISSN 2618-9593

CONTENTS

MATHEMATICAL MODELING. BIOLOGY	5
Revutskaya O.L., Neverova G.P. <i>Model analysis of demographic processes in the populations of fur-bearing hunting animals inhabiting the Jewish Autonomous Region</i>	5
Zhdanova O.L., Kuzin A.E., Frisman E.Ya. <i>Analysis of harvest structure and growth dynamics of the Northern fur seal herd (<i>Callorhinus ursinus</i>) on Tyuleniy Island during the exploitation and after its ban</i>	21
Kulakov M.P., Frisman E.Ya. <i>On primary genetic divergence in a system of populations in a ring area</i>	36
Sukhodoev I.G., Kulakov M.P., Kurilova E.V., Frisman E.Ya. <i>Features of population dynamics synchronization in the system of three populations related by migration</i>	50
Kurilova E.V., Frisman E.Ya. <i>Modeling the dynamics of interacting predator-prey populations with constant migration of individuals from adjacent territories</i>	62
Medvedeva L.A. <i>Additional data to the Bastak Reserve diatom algae flora (<i>Bacillariophyta</i>)</i>	78

GEOLOGY. GEOECOLOGY	88
Stepanov V.A., Melnikov A.V. <i>Prospects of the Solovyovsky gold mining center at the Amur province</i>	88
Nigai E.V. <i>Geochemical features of gabbroids and granitoids from the Nyatygransky Complex (Bureya Massif)</i>	103
Zhuchkov D.V., Fetisov D.M. <i>Assesment of the vegetation cover modern state at Obluchye by using multispectral data</i>	112
ECONOMICS	125
Gurevich V.S. <i>Tourist attraction as a factor for economy diversifying at the Jewish Autonomous Region</i>	125

Технический редактор *Г.В. Матвейчикова*
Перевод *А.Л. Воронина*

*Системные требования: PC не ниже класса Pentium III; 256 Mb RAM;
свободное место на HDD 32 Mb; Windows 98/XP/7/10; Adobe Acrobat Reader;
дисковод CD-ROM 2X и выше; мышь*

Объем данных (15 107 Кб)
Дата размещения на сайте: 25.03.2024 г.
Дата подписания к использованию: 22.03.2024 г.

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 возрастной состав 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 колонок.

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-

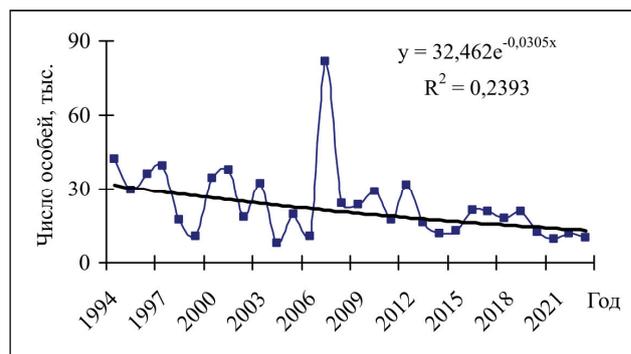


Рис. 1. Данные учета численности белки на территории Еврейской автономной области с 1994 по 2023 гг. и соответствующий экспоненциальный тренд

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

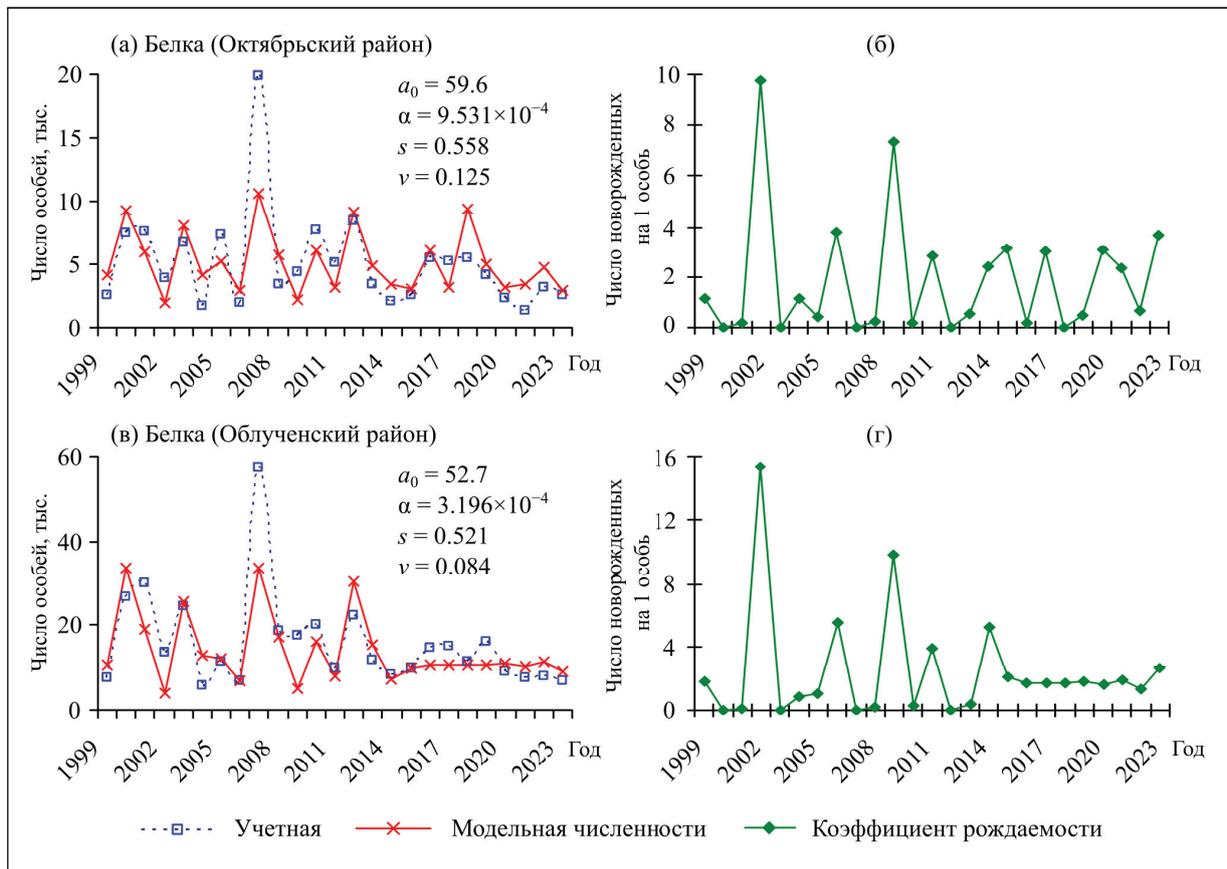


Рис. 2. Учетная и модельная численности и коэффициент рождаемости популяции белки в Октябрьском (а, б) и Облученском (в, г) районах Еврейской автономной области в 1999–2023 гг.

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].

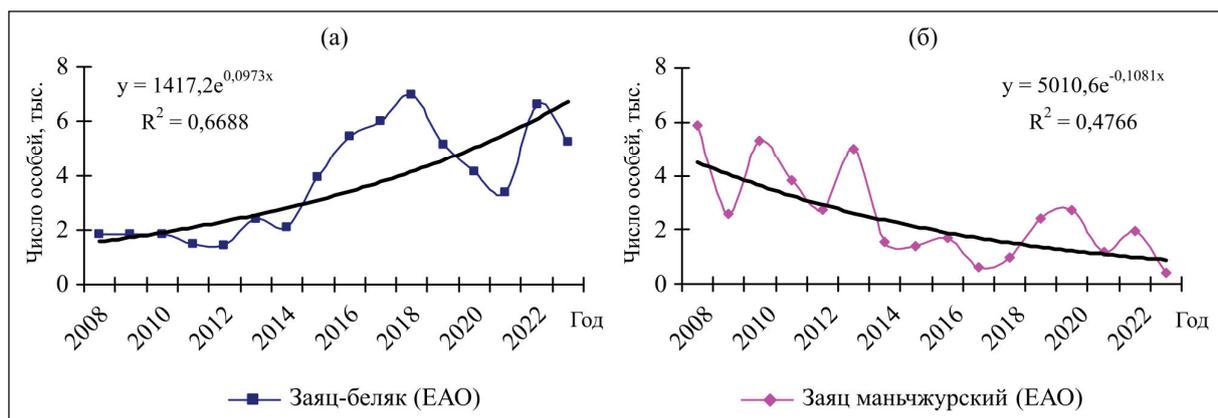


Рис. 3. Данные учета численности популяции зайцев – беляка (а) и маньчжурского (б) на территории ЕАО с 2008 по 2023 гг. и соответствующие экспоненциальные тренды, демонстрирующие тенденцию изменения

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

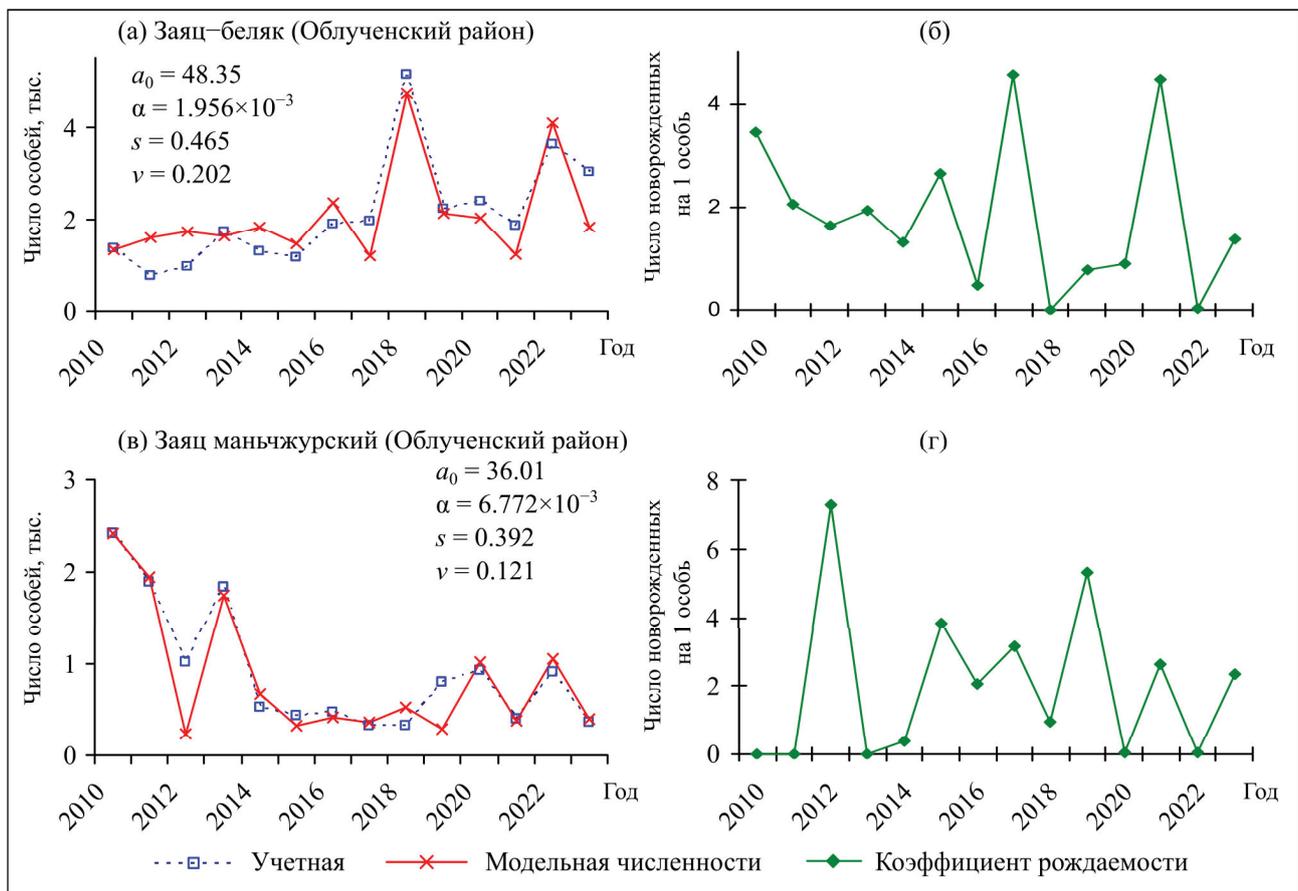


Рис. 4. Учетная и модельная численности и коэффициент рождаемости популяции зайца-беляка (а, б) и зайца маньчжурского (в, г) в Облученском районе Еврейской автономной области в 2010–2023 гг.

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

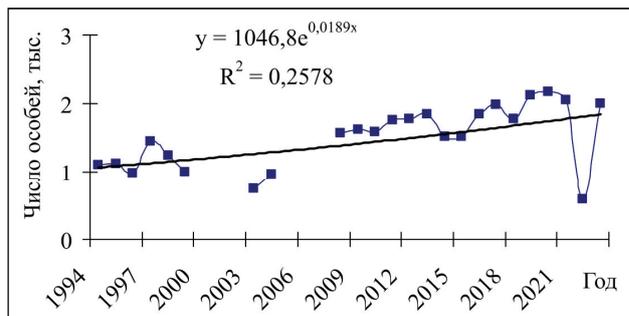


Рис. 5. Данные учета численности популяции енотовидной собаки на территории Еврейской автономной области с 1994 по 2023 гг. и соответствующий экспоненциальный тренд

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.

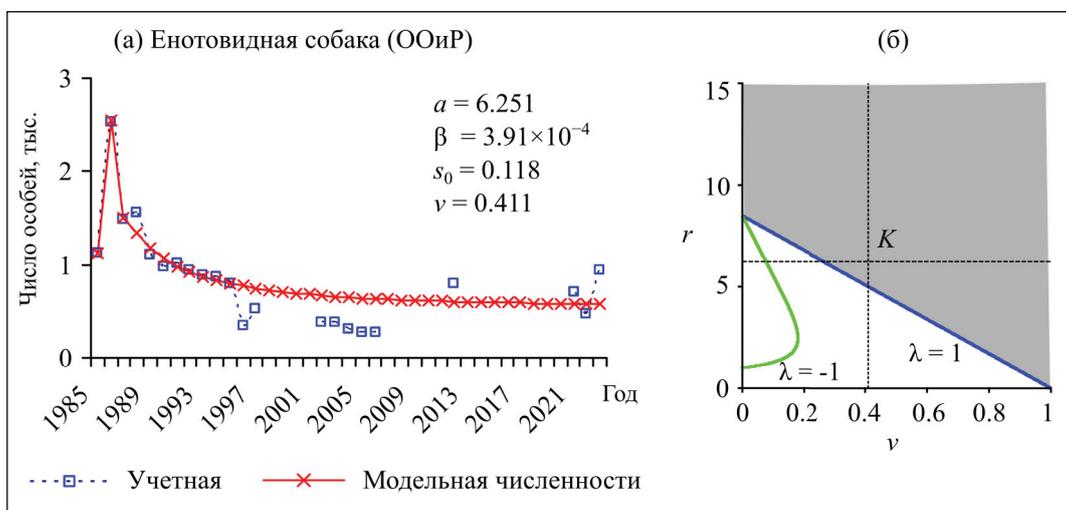


Рис. 6. (а) Учетная и модельная численности популяции енотовидной собаки на территории ООиР при плотностном лимитировании выживаемости молоди и соответствующие ей оценки параметров модели (10). (б) Область устойчивости равновесного решения (выделена заливкой) на плоскости параметров (v , a). Точка K 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-

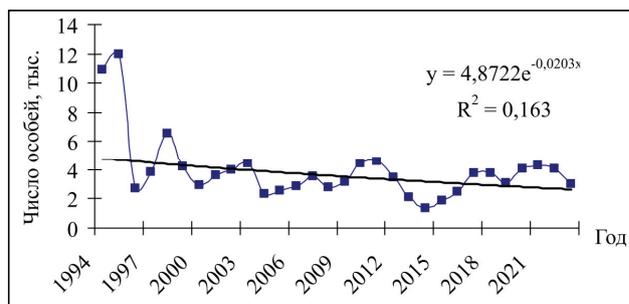


Рис. 7. Данные учета численности популяции колонка на территории Еврейской автономной области с 1996 по 2023 гг. и соответствующий экспоненциальный тренд

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

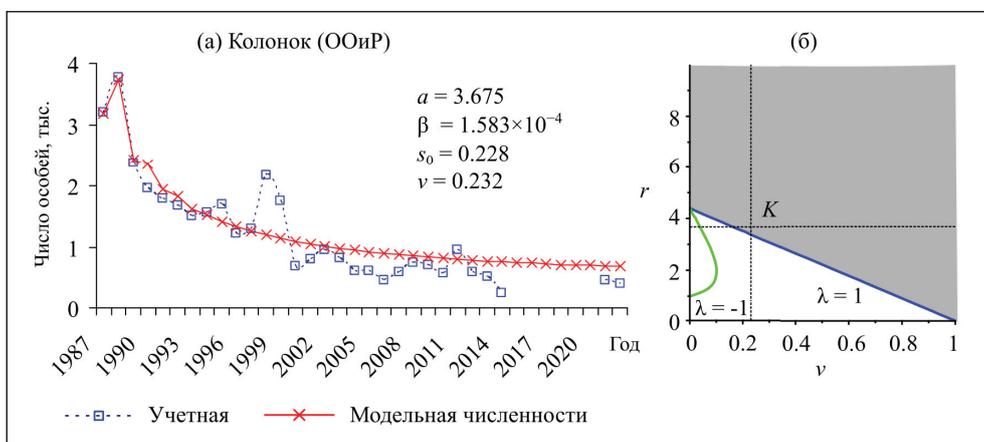


Рис. 8. (а) Учетная и модельная численности популяции колонка на территории ООиР при плотностном лимитировании выживаемости молоди и соответствующие ей оценки параметров модели (10). (б) Область устойчивости равновесного решения (выделена заливкой) на плоскости параметров (v, a) . Точка K имеет координаты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

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ. БИОЛОГИЯ

Научная статья
УДК 591.526:51

АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ ПРОМЫСЛА И ДИНАМИКИ РОСТА СТАДА СЕВЕРНОГО МОРСКОГО КОТИКА (*CALLORHINUS URSINUS*) ОСТРОВА ТЮЛЕНИЙ В ПЕРИОД ЭКСПЛУАТАЦИИ И ПОСЛЕ ЕЁ ЗАВЕРШЕНИЯ

О.Л. Жданова^{1,3}, А.Е. Кузин², Е.Я. Фрисман³

¹Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН,
улица Радио д. 5, г. Владивосток, 690041,

e-mail: axanka@iacp.dvo.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3090-986X>;

²Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО»),
пер. Шевченко 4, г. Владивосток, 690091,

e-mail: mormlek@tinro-center.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3693-5751>;

³Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
ул. Шолом-Алейхема 4, г. Биробиджан, 679016,

e-mail: frisman@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1629-2610>

На основе длинных временных рядов данных биологического мониторинга стада северных морских котиков о-ва Тюлений, а также подробной информации о характере промысла из этой популяции проанализированы тенденции ее роста. Представлены результаты исследования изменений величины среднего репродуктивного успеха секача и возрастной структуры самцов северного морского котика о-ва Тюлений как показателей влияния промысла на репродуктивный потенциал популяции. Получено достаточно убедительное обоснование гипотезы о том, что промысел носил селективный характер: из популяции изымались наиболее продуктивные производители. Это привело к существенной перестройке возрастной структуры популяции и резкому замедлению роста ее численности, даже на фоне небольшого увеличения естественной выживаемости практически всех возрастных групп. Выявленная достаточно затяжная в последние годы близость индикатора потенциального роста к критическому единичному значению приводит к неутешительному прогнозу. Дальнейший рост численности популяции северного морского котика если и произойдет, то будет не быстрым. Для его ускорения необходима новая естественная перестройка структуры популяции: улучшение ее качественного состава и увеличение доли самцов с высоким репродуктивным успехом.

Ключевые слова: *Callorhinus ursinus*, результаты промысла, математическое моделирование, матричная модель, индекс потенциального роста.

Образец цитирования: Жданова О.Л., Кузин А.Е., Фрисман Е.Я. Анализ структуры промысла и динамики роста стада Северного морского котика (*Callorhinus ursinus*) острова Тюлений в период эксплуатации и после её завершения // Региональные проблемы. 2024. Т. 27, № 1. С. 21–35. DOI: 10.31433/2618-9593-2024-27-1-21-35.

Введение

Северный морской котик (*Callorhinus ursinus*), обитающий в северной части Тихого океана на островах Прибылова в Беринговом море, на Командорских и Курильских островах, а также острове Тюлений в Охотском море, долгое время был ценным промысловым объектом. Коммерческий промысел северных морских ко-

тиков значительно сократил их численность на всем ареале обитания. Охота на них началась в конце 18 века на Командорских островах и вскоре после этого распространилась на Прибыловские, а также о. Тюлений. История коммерческого промысла на северных морских котиков хорошо документирована [7, 10, 15, 27, 38–39 и др.] и демонстрирует значительно изменяющуюся тактику

эксплуатации, начиная от охоты без половой избирательности (промысел как самцов, так и самок) до экстренных мер по восстановлению катастрофически сокращающихся запасов. В 50–60-е гг. прошлого века на Прибыловских и Командорских островах в целях снижения плотности популяции котиков стратегия промысла позволяла изъятие части самок. Данное решение вскоре привело к резкому снижению численности популяции морского котика на этих островах [1, 7, 30, 35, 43]. Более щадящим режимом эксплуатации представлялось изъятие самцов-холостяков этого вида, которое начали практиковать на островах Прибылова с 1835 г. [36, 38], на Командорских островах с 1871 г. и на о. Тюлений с 1891 г. [2].

В середине прошлого века государства, на территориях которых простирается ареал обитания северного морского котика (это Канада, Япония, СССР и США), заключили четырехстороннюю международную Конвенцию по сохранению котиков северной части Тихого океана. В ходе её реализации проводились масштабные исследования биологии этих животных с ежегодной оценкой численности половых и возрастных групп на каждом из их крупных лежбищ, а также определялись условия и размер допустимой добычи. Однако на фоне многолетнего регулируемого промысла (несмотря на его предполагаемую биологическую обоснованность и оптимальность) в популяции морского котика о-ва Тюлений появились признаки депрессии [8, 9], наиболее явным проявлением которой стало уменьшение продукции новорожденных щенков к концу 80-х годов практически вдвое относительно средних значений предыдущего периода. Аналогичная картина наблюдалась и в других популяция морского котика северной части Тихого океана: Командорской и Прибыловской [7, 30, 35, 43, 45]. Промысел на о-ве Тюлений был значительно ограничен к 90-м годам, а после 2008 г. полностью прекращен, однако ожидаемого восстановления популяции не произошло, можно отметить только стабильный рост численности секачей, количество которых уже превысило максимум предыдущих периодов, при этом численность новорожденных щенков находится ниже уровня середины 60-х гг. прошлого века. Такая тенденция позволяет предположить, что на фоне промысла в популяции произошли значительные изменения, связанные с перестройкой внутривидовых параметров, результатом которых стало снижение репродуктивного потенциала стада морских котиков. Более детально изучить имеющиеся данные наблюдений и выявить те внутривидовые

параметры, которые могут быть ответственны за стагнацию в этой популяции, является задачей настоящего исследования.

Известно, что основные факторы, определяющие динамику популяции, это рождаемость, смертность, иммиграции и эмиграции; учитывая крайнюю изолированность популяции о-ва Тюлений [14, 23], два последних фактора можно исключить из рассмотрения и связывать динамику популяционного роста только с соотношением величин рождаемости и выживаемости. Оценкам выживаемости различных половозрастных групп северного морского котика на основе доступных данных наблюдений за более чем полувековой период посвящена серия наших предыдущих исследований [3–5]. Помимо данных учётов ежегодной численности секачей и суммарного объема промысла, численности новорожденных щенков на лежбище (1958–2013 гг.) использовалась информация о возрастном составе животных, добытых в ходе берегового промысла (1958–2008 гг.), а также данные учета физиологического состояния и возрастного состава самок в морских пробах (доступных за период 1958–1988 гг.). Наши расчеты [4] показали, что весь наблюдаемый период (с 1958 по 1988 гг.) в поселении снижалась выживаемость самок младших возрастных групп, уменьшалась их общая численность, а также происходило старение женской части популяции. Позже (после 1988 г.) ситуация изменилась: ювенильная выживаемость самок значительно увеличилась, демонстрируя положительные тенденции динамики их численности. Последний вывод представляет собой результат численных экспериментов, в ходе которых были получены оценки минимально допустимых выживаемостей самок, необходимых для достижения ими того уровня численности, при котором они могли бы произвести наблюдаемое на лежбище количество новорожденных щенков в позднем периоде. Подчеркнем, что реальных учётов численности самок этой популяции после 1988 г. не производилось, поэтому мы вынуждены использовать наблюдаемую численность новорожденных щенков как единственно доступную нижнюю границу оценки численности половозрелых самок. Значительно больше данных наблюдений имеется для самцовой части популяции, кроме того, она была подвержена длительному коммерческому промыслу. Наши расчёты [48] показали, что выживаемость ювенильной группы самцов не демонстрирует видимого снижения на протяжении всего периода наблюдений, а выживаемости их старших групп даже имеют тенденцию к росту (рис. 1а), од-

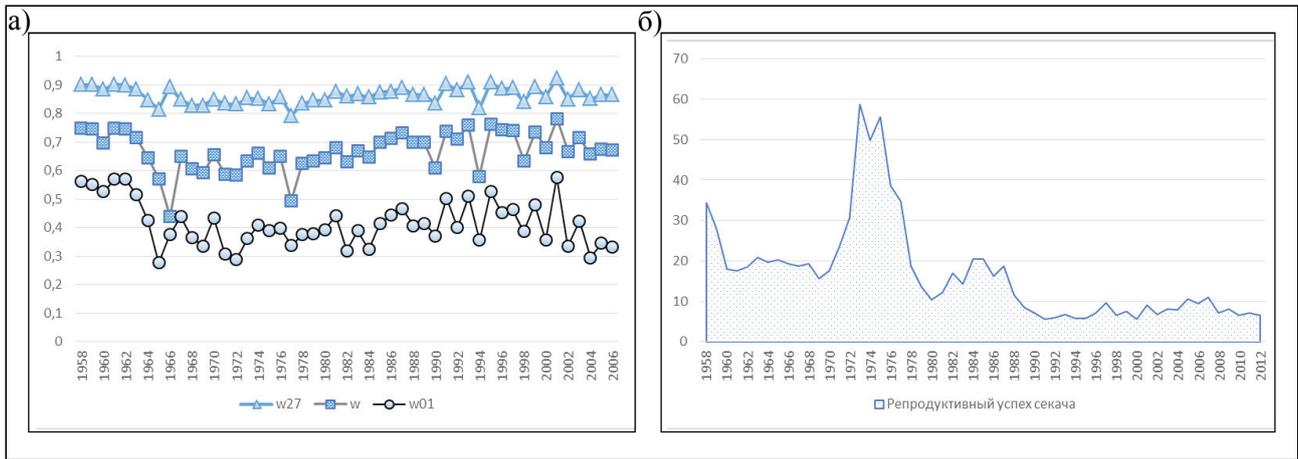


Рис. 1. (а) Расчётная динамика выживаемостей различных возрастных групп самцов (w_{01} – ювенильной, w_{27} – холостяков и w – секачей). (б) Наблюдаемая динамика репродуктивного успеха секача ($P(n+1)/M_{7+}(n)$)

Fig. 1. The calculated dynamics of survival rates for different age groups of males w_{01} – juvenile, w_{27} – subadults, and w – bulls. (б) Observed dynamics of the bulls reproductive success

нако значительно снизился репродуктивный успех секача, который можно представить как среднее количество новорожденных щенков, появившихся в следующем году, на одного секача текущего года ($P(n+1)/M_{7+}(n)$) (рис. 1б). Все это может говорить об изменении генофонда популяции и более остро ставит вопрос об изучении эволюционных последствий промысла.

В данной работе на базе матричной модели динамики наблюдаемой части популяции (самцов) мы оценим среднюю скорость роста и стационарный возрастной состав этой части популяции по средним оценкам рождаемости и выживаемости для периодов различной динамики; проанализируем динамику промысла: изменение общего объема и возрастного состав промысловых животных в разные периоды времени. Это исследование приблизит нас к пониманию основных причин затяжной депрессии и прояснит возможности ее преодоления.

Модель динамики численности и возрастной структуры самцов популяции северного морского котика о-ва Тюлений

На данном этапе, используя оценки выживаемости каждой возрастной группы самцов и среднего репродуктивного успеха секача (рис. 1), даже не рассматривая явно динамику самок, мы можем провести подробный модельный анализ динамики численности и возрастной структуры самцовой части популяции. Для этого естественно воспользо-

ваться хорошо разработанным, мощным аппаратом матричных моделей [12, 19]. Представим жизненный цикл самцов популяции северного морского котика в идее графа, приведенного на рис. 2.

В соответствии с этим графом динамику численности и возрастного состава рассматриваемой части популяции описывает модель Лесли-Лэфковича:

$$M(n+1) = A \cdot M(n) \tag{1}$$

Вектор-столбец $M(n) = (M_0(n), M_1(n), M_2(n), M_3(n), M_4(n), M_5(n), M_6(n), M_{7+}(n))^T$ представлен численностями самцов соответствующего возраста в n -м году.

Заметим, что численность новорожденных самцов $M_0(n)$ равна половине численности всех новорожденных щенков $P(n)$, а репродуктивная группа секачей (M_{7+}) представлена половозрелыми самцами всех возрастов от семи лет и старше.

Проекционная матрица A , состоящая из коэффициентов модели, имеет следующий вид:

$$A = \begin{pmatrix} 0 & \dots & \dots & 0 & b \\ w_0 & 0 & \dots & \dots & 0 \\ 0 & w_1 & \ddots & \vdots & \vdots \\ \vdots & 0 & \ddots & 0 & 0 \\ 0 & \dots & 0 & w_6 & w \end{pmatrix} \tag{2}$$

где w_{ij} – выживаемость между i и j годами жизни, w – средняя выживаемость секачей, b – коэффициент «размножения», зависит от «репродуктивного успеха секача».

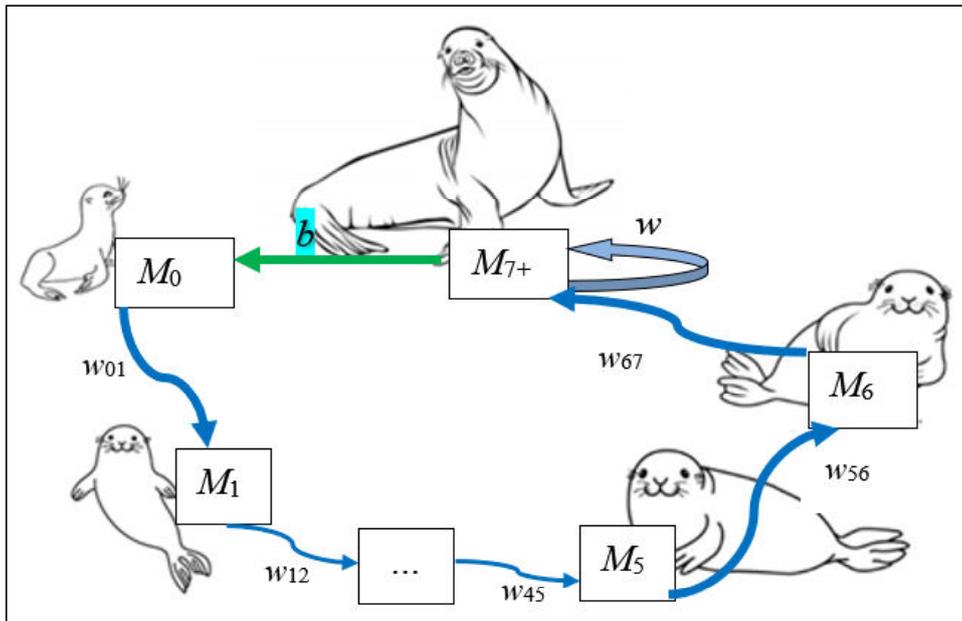


Рис. 2. Граф жизненного цикла самцов северного морского котика

Fig. 2. Life cycle graph for Northern fur seal males

Покажем, что матрица вида (2) является неразложимой и примитивной.

1. Неразложимость матрицы A вида (2) следует из того, что старший возрастной класс имеет ненулевой вклад в рождаемость (другими словами, здесь нет пострепродуктивной группы), что обеспечивает сильную связность ассоциированного с проекционной матрицей орграфа (т. е. для любой пары различных вершин графа существует ориентированный путь из одной вершины в другую).

2. Примитивность матрицы A вытекает из следующей теоремы [25]: неразложимая неотрицательная матрица A примитивна тогда и только тогда, когда $A^m > 0$ для некоторого $m \geq 1$. Причем наименьший из таких m находится как: $\min(m) = n + s(n-2)$, где n – это размерность матрицы A (число возрастных групп), s – длина кратчайшего из простых (т. е. без самопересечений) циклов в орграфе A . В данном случае: $n=8$, $s=1$, следовательно, $\min(m) = 14$. Все элементы матрицы A^{14} действительно оказываются положительными при условии, что все коэффициенты выживаемости и рождаемость положительны $\{w_{01}, w_{12}, \dots, w_{67}, w, b > 0\}$.

Следовательно, здесь применима классическая теорема Перрона-Фробениуса для неотрицательных матриц [11], из которой следует, что в спектре неразложимой матрицы A имеется положительное число $\lambda_1 = \rho(A)$ (доминантное собственное число), совпадающее со спектральным

радиусом матрицы $\rho(A) \geq |\lambda_j|$, $j = 1, \dots, n$ и имеющее алгебраическую кратность 1; причем для всех λ_j кроме λ_1 неравенство строгое (т. к. проекционная матрица примитивная). Доминантному собственному числу соответствует положительный собственный вектор $x^* > 0$: $Ax^* = \lambda_1 x^*$, который называется Перроновым вектором, при условии нормировки: сумма его компонент равна 1. В математической популяционной биологии такой вектор называется относительной возрастной структурой популяции. Кроме того, из примитивности проекционной матрицы следует, что отображение имеет неподвижную точку, которой и является Перронов вектор – единственный (в проективном пространстве) положительный собственный вектор неразложимой неотрицательной матрицы. Это значит, что для всех x из положительного n -мерного полупространства (R_n^+) имеет место сходимость:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{L^t x}{\lambda_1^t} = C x^*.$$

Таким образом, существует единственная асимптотическая относительная структура x^* , глобально устойчивая в R_n^+ . Это соответствует эргодичности процесса и интерпретируется как отсутствие памяти о начальном состоянии популяции в череде поколений. Асимптотически $x(t)$ в матричном уравнении динамики представляет собой геометрический рост со скоростью λ_1 , и поэтому λ_1 считается аналогом мальтузианского па-

раметра в моделях роста (неструктурированных) популяций.

Собственные числа матрицы A определяются из характеристического уравнения: $|A - \lambda I| = 0$ или

$$p(\lambda, A) = \lambda^8 - w\lambda^7 - b \cdot w_{01} \cdot w_{12} \cdot w_{23} \cdot w_{34} \cdot w_{45} \cdot w_{56} \cdot w_{67} = 0. \quad (3)$$

Далее, используя имеющиеся оценки коэффициентов выживаемости возрастных групп самцов северного морского котика, а также коэффициент репродуктивного успеха секача, можно найти мальтузианский параметр этой популяции (который характеризует доминантное собственное число λ_1 матрицы A), что позволит понять, растет ли популяция и как изменилась скорость ее роста. Кроме того, вычислив Перронов вектор проекционной матрицы, можно определить естественную стационарную относительную возрастную структуру этой популяции, установлению которой наверняка препятствовал многолетний промысел вплоть до 2008 г.

Ранее было показано [3], что адекватные оценки коэффициентов выживаемости возрастных классов самцов удается получить для выживаемости новорожденных щенков до двух лет – w_{02} и соответствующих среднегодовых коэффициентов выживаемости от двух до семи лет – w_{27} , а также среднегодовой выживаемости секачей – w . Учитывая это, будем полагать, что для каждого рассматриваемого периода выживаемости w_{23} , w_{34} , w_{45} , w_{56} , w_{67} равны между собой и равны w_{27} . Выживаемости новорожденных щенков до двух лет представим в виде произведения выживаемостей на первом и втором годах жизни: $w_{02} = w_{01} w_{12}$. Известно, что наименьшая выживаемость у самцов на первом году жизни. Далее вплоть до семи лет, когда самцы вступают в размножение, их выживаемость достаточно высока и меняется мало; поэтому будем считать, что выживаемость на втором году жизни равна средней выживаемости холостяков: $w_{12} = w_{27}$. Далее можно определить выживаемость на первом году жизни $w_{01} = w_{02}/w_{27}$, а рождаемость b принять как половину от коэффициента репродуктивного успеха секача, поскольку самок и самцов рождается фактически поровну. Проекционная матрица A в этом случае преобразуется к виду

$$A = \begin{pmatrix} 0 & \dots & \dots & 0 & b \\ w_0 & 0 & \dots & \dots & 0 \\ 0 & w_2 & \ddots & \vdots & \vdots \\ \vdots & 0 & \ddots & 0 & 0 \\ 0 & \dots & 0 & w_2 & w \end{pmatrix} \quad (4)$$

и ей соответствует следующее характеристическое уравнение:

$$p(\lambda, A) = \lambda^8 - w\lambda^7 - bw_{01}w_{27}^6 = 0. \quad (5)$$

Далее для каждого года по уравнению (5) можно численно рассчитать максимальное по модулю собственное число проекционной матрицы (λ_1). Как уже отмечалось, оно в данном случае действительное и положительное. Затем вычислить Перронов вектор (x^*) проекционной матрицы, определяющий естественную стационарную относительную возрастную структуру рассматриваемой популяции для каждого года наблюдений; он определяется как решение следующего уравнения: $Ax^* = \lambda_1 x^*$

$$\sum_{i=1}^8 x_i^* = 1, \quad x_i^* > 0.$$

Однако прежде чем переходить к расчётам этих характеристик, отметим, что для ответа на вопрос «Растет популяция, убывает или остается в равновесии?», не обязательно находить доминантное собственное значение проекционной матрицы (4), достаточно найти значение функции ИПР (индикатор потенциального роста, [11]) при $\lambda=1$:

$$\text{ИПР} = 1 - p(\lambda, A) = w + bw_{01}w_{27}^6. \quad (6)$$

Значения ИПР однозначно определяют динамику популяции: при ИПР больше единицы популяция растет; при ИПР меньше единицы убывает. Следовательно, можно вывести соотношение параметров модели, выполнение которого необходимо для роста популяции: $b > (1 - w)(w_0 w_2^6)$.

На рис. 3а представлена динамика ИПР для каждого года наблюдений, также мы привели наблюдаемую динамику репродуктивного успеха секача (выраженного в количестве новорожденных щенков в расчете на одного секача), чтобы визуальнo оценить, насколько согласованно изменение этих показателей.

Можно заметить, что в самые ранние годы наблюдений, когда промысел только начинался и вряд ли как-то повлиял на состояние популяции, значения ИПР были очень высоки и далеки от критического уровня (равного 1). Далее динамика этого показателя значительно изменялась и напоминает сходящиеся колебания. Причём начиная с 80-х годов прошлого века средний уровень стабилизировался вблизи единицы. Качественно похожа динамика ИПР и другого показателя – репродуктивного успеха секача; коэффициент корреляции Пирсона = 0.776 высоко значим ($p\text{-value} = 5.867e-11$); однако по диаграмме рассеяния (рис. 3б) хорошо видна неоднородность данных, что требует выделения периодов с более одно-

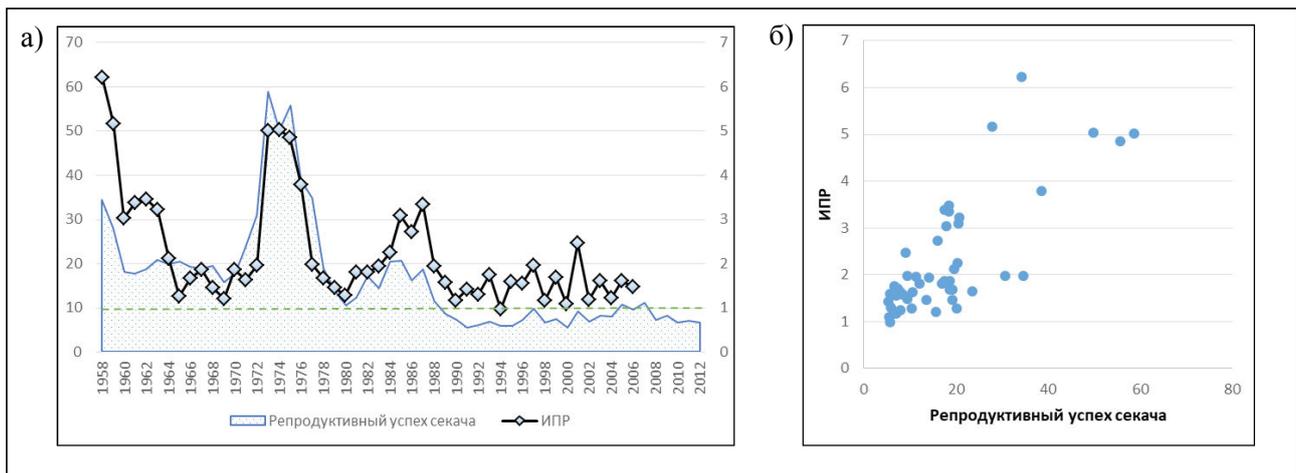


Рис. 3. (а) Динамика ИПР и репродуктивного успеха секача ($P(n+1)/M_{7+}(n)$). (б) Диаграмма рассеяния этих показателей

Fig. 3. (a) Dynamics of the potential growth index (PGI) and reproductive success of adult males ($P(n+1)/M_{7+}(n)$). (b) Scatter plot of these indicators

родной динамикой. Одной из наиболее вероятных причин изменения динамики этих показателей представляется характер промысла, которому подверглась рассматриваемая популяция. Далее мы проанализируем изменение его объёма и структуры, чтобы в зависимости от характера эксплуатации самцовой части этой популяции попытаться выделить более-менее однородные временные периоды, внутри которых можно рассчитать средние оценки характеристик популяционного роста и возрастной структуры.

Динамика промысла

Анализ данных учёта численности и возрастного состава животных, добытых в ходе берегового промысла, показывает, что динамика изъятия менялась на протяжении всего периода эксплуатации рассматриваемой популяции.

Объёмы промысла в раннем (1958–1972 гг.) и позднем (1973–2008 гг.) периодах отличаются более чем в два раза (рис. 4). Кроме того, отличается и возрастной состав добытых животных. На начальном этапе в период интенсивного промысла изымались не только холостяки, но и секачи. Такая практика была введена для «оздоровления» популяции – выбивали визуально слабых, больных животных. Доля выбитых секачей от общего их количества составляла десятки процентов, а в отдельные годы доходила до 40–50%. Отметим, что такая стратегия изъятия не согласуется с представлениями об оптимальном промысле, при котором основное изъятие должно быть сконцентрировано на молодых неполовозрелых самцах. Кроме того,

характер промысла холостяков тоже не укладывается в теоретическую схему, которая предписывала преимущественное изъятие 3–4-летних самцов. Здесь нельзя не отметить вклад добычи 2-леток, которые на протяжении всего периода промысла (за исключением первых 5–6 лет) составляли заметную часть от общего изъятия, и на протяжении многих лет их было забито даже больше, чем 4-леток (рис. 4, низ). Вряд ли это было преднамеренным нарушением предписанной стратегии, поскольку точный возраст самца определяли лишь у убитых особей по зубным кольцам. Принимали же решение о забое по внешнему виду животного, при этом наиболее крупные двухлетки могли быть ошибочно приняты за трёх- или даже четырёхлетних самцов, которые и были целевой группой изъятия. Именно этот факт наиболее настораживает, так как он свидетельствует о том, что промысел, задуманный как неселективный, по-видимому, был селективным, и уже в двухлетнем возрасте самцовой частью популяции могла лишиться своих наиболее крупных и активных особей с большой тягой к лежбищу.

К 1972 г. стало понятно, что популяцию переэксплуатировали, так как непродолжительный период роста численности секачей сменился её резким падением, она уменьшилась более чем вдвое относительно максимальных значений этого периода; 1973–1975 гг. характеризуются катастрофически низкой численностью секачей. Начиная с 1972 г. стратегия промысла значительно изменилась: изъятие секачей было практически

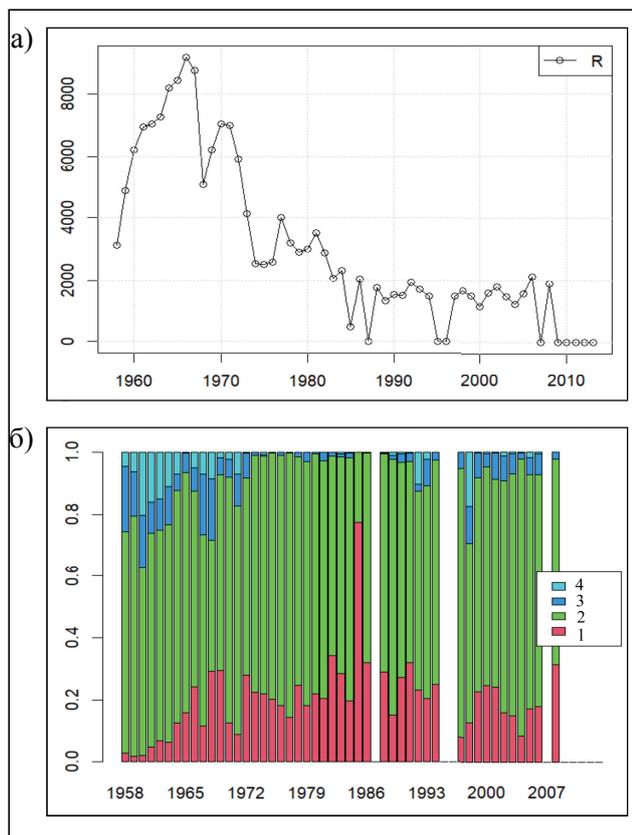


Рис. 4. (верх) Динамика общего количества добытых самцов северного морского котика (R). **(низ)** Возрастной состав добытых животных: представлены доли от общего изъятия для следующих возрастных групп: R_2/R – двухлетних самцов (1), $(R_3 + R_4)/R$ – трёх и четырёхлетних (2), $(R_5 + R_6)/R$ – пяти- и шестилетних (3), R_{7+} – секачей (4)

Fig. 4. (top) Dynamics of the total number of harvested Northern fur seal males (R). **(bottom)** Age composition of harvested animals: the proportions of the total harvest are shown for the following age groups: R_2/R – two-year-old males (1), $(R_3 + R_4)/R$ – three and four-year-olds (2), $(R_5 + R_6)/R$ – five and six-year-olds (3), R_{7+} – bulls (4)

прекращено и заметно снижен общий объем промысла, но доля изымаемых двухлеток по-прежнему оставалась высокой, т.е. промысел оставался селективным. Отметим, что снижение объемов изъятия довольно быстро привело к восстановлению численности секачей и их дальнейшему росту, а количество новорожденных щенков продолжило снижаться вплоть до 1988 г. С начала 90-х гг. прошлого столетия наблюдаемое поголовье секачей на лежбище о. Тюлений стабильно выше всех значений предыдущего периода, поэтому слабый

рост числа новорожденных щенков, очевидно, является результатом снижения рождаемости в этой популяции и может быть связан с изменением качества секачей.

Проведённый анализ стратегии промысла позволяет выделить следующие периоды: 1959–1973 гг. – период интенсивного промысла (включая секачей и полусекачей), 1974–1988 гг. – практически мораторий на изъятие секачей и полусекачей при резком снижении общего объема изъятия; после 1988 г. – очередное снижение объема изъятия и отмена моратория на изъятие половозрелых самцов на фоне значительного восстановления их численности. Отметим, что внутри второго периода 1974–1988 гг. показатель репродуктивного успеха секача значительно изменялся, в частности, 1973–1977 гг. характеризуются крайне высокими значениями рождаемости в популяции; поэтому при расчёте средних показателей, чтобы достичь большей их однородности, мы выделим эти годы интенсивного восстановления популяции в отдельный период.

Характеристики динамики популяции на фоне меняющейся стратегии промысла

Результаты расчётов по уравнению (5) для выделенных периодов приведены в табл.; они показывают, что в позднем периоде популяция все еще растет, хотя скорость роста значительно замедлилась: от 14–25% в год в раннем периоде до 8% в позднем. При этом выживаемость всех возрастных групп (щенков на первом году жизни, холостяков и секачей) выше, чем в предыдущие периоды, т.е. замедление темпа роста популяции связано со значительным уменьшением репродуктивного успеха секача. Также заметны изменения стационарного возрастного состава популяции: доля щенков уменьшилась от 38–47% в раннем периоде до 30% в позднем, а доля секачей выросла от 2–5% до 9% соответственно.

Зависимость ИПР от репродуктивного успеха секача (в рассматриваемой модели выраженного через параметр $b = 0.5 * P / M_{7+}$) представлена на рис. 5. Значения других параметров зафиксированы так, чтобы понять, какой уровень воспроизводства обеспечил бы рост популяции даже в случае минимальной (из наблюдаемых) выживаемости ювенильной группы. В качестве w_{01} зафиксировано его минимальное значение за период, w_{27} выбрано в соответствии с минимальным w_{01} , w – среднее для периода. На рис. 5 выделенные периоды отличаются цветом линии: 1959–1973 – линия голубого цвета, 1974–1978 – черная, 1979–1988 – зеленая и после 1988 г. – серая. На линии

Таблица
 Результаты расчетов. Стационарная возрастная структура (компоненты вектора x^*) и скорость популяционного роста (λ_1)

Table
 Calculation results. Stationary age structure (components of the vector x^*) and population growth rate (λ_1)

	1959– 1973	1974– 1978	1979– 1988	после 1988
0	0.40	0.47	0.38	0.30
1	0.18	0.19	0.17	0.15
2	0.13	0.12	0.13	0.13
3	0.09	0.08	0.10	0.11
4	0.07	0.05	0.07	0.09
5	0.05	0.04	0.06	0.07
6	0.04	0.02	0.04	0.06
7+	0.04	0.02	0.05	0.09
λ_1	1.14	1.25	1.15	1.08

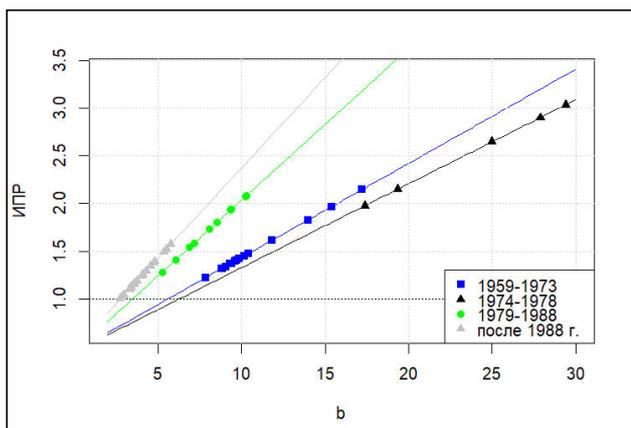


Рис. 5. Зависимость ИПР от параметра b при фиксированных значениях других параметров (w , w_{01} и w_{21}) для каждого выделенного периода: 1959–1973 – линия голубого цвета, 1974–1978 – черная, 1979–1988 – зеленая и после 1988 г. – серая. На линии нанесены точки – наблюдаемые значения b для каждого периода (соответствующего цвета)

Fig. 5. Dependence of the PGI on the parameter b with fixed values of the other parameters (w , w_{01} , and w_{21}) for each period: 1959–1973 – blue line, 1974–1978 – black, 1979–1988 – green, and after 1988 – gray. At the lines, the observed values of b for each period are plotted (in the corresponding color)

нанесены точки – наблюдаемые значения b для каждого периода (соответствующего цвета).

Как видно на этом рис. 5, в позднем периоде репродуктивный успех секача настолько низкий (серые кружки), что если бы такой же успех имел место и в более ранних периодах, то его было бы явно недостаточно для преодоления границы ИПР=1. Только произошедшее увеличение как средних, так и минимальных значений выживаемости позволяет популяции расти даже при таком уровне репродуктивных возможностей самцов, однако рост этот нельзя назвать стабильным.

Обсуждение и заключение

Современные исследования в демографии и популяционном моделировании показывают, что у долгоживущих видов популяционный рост обычно в большей степени связан с увеличением выживаемости половозрелых групп [24, 33, 40], а уровень воспроизводства имеет меньшее значение. Тем не менее, в самцовой части популяции северного морского котика (как показывают результаты матричной модели (2)) рост выживаемости не компенсирует падение рождаемости. Произошла существенная перестройка возрастной структуры популяции и резкое замедление ее роста, даже на фоне небольшого увеличения естественной выживаемости практически всех возрастных групп. Результаты моделирования выявили старение мужской части популяции: доля щенков в стационарном возрастном составе позднего периода наблюдений значительно уменьшилась, а доля секачей выросла примерно в 2 раза. Позитивный результат состоит в том, что популяция всё-таки растёт. Хотя, если полагать, что причина наблюдаемого снижения продукции гаремов – результат селективного промысла, то и дальнейший рост популяции северного морского котика будет весьма медленным. По-видимому, для его ускорения необходима новая перестройка качественного состава популяции: увеличение доли самцов с высоким репродуктивным успехом. Эта перестройка наверняка уже идет в популяции под действием естественного отбора после прекращения промысла, но позитивные процессы естественного отбора могут потребовать большого количества времени. Получение объективных количественных оценок как о современной степени дифференциации секачей по величине репродуктивного успеха, так и об интенсивности ее изменения требует обстоятельных дополнительных исследований.

Поскольку из рассматриваемой популяции изымались только самцы, представляется разумным ожидать изменения прежде всего в этой ча-

сти популяции. Наше исследование показывает, что изменения среднего репродуктивного успеха секача значительно согласуются с характером промысла. Другим объяснением снижения рождаемости в популяции может быть недостаток репродуктивных самок. Отметим, что коммерческий промысел самок из этой популяции не производился (исключая морские пробы с научно-исследовательской целью, которые были сравнительно малы по отношению к общему числу самок в популяции); а влиянию неблагоприятных факторов окружающей среды подвержены как самки, так и самцы; т.е. изменение внешних условий, позволившее самцам увеличить свою выживаемость и в результате получить рост количества секачей, закономерно должен сопровождаться увеличением и количества репродуктивных самок (что согласуется с наблюдаемым ростом их численности на лежбищах) [6]. Тем не менее, остаётся вопрос о том, какие естественные причины могли бы повлиять на популяционные процессы так, чтобы рост популяции мог быть настолько неравномерен у самцов и самок.

Скудное количество наблюдений для оценки выживаемости и других физиологических характеристик самок в естественных популяциях ластоногих – общая проблема [17], с которой мы также столкнулись, не имея адекватных данных для прямого сравнения выживаемости самцов и самок этой популяции. Тем не менее, принято считать, что самки млекопитающих живут дольше самцов [20, 37], что объясняется их большей выживаемостью. Это убеждение было основано на исследованиях, проведенных среди человеческих популяций, небольшом количестве тематических исследований диких млекопитающих или записях о млекопитающих, содержащихся в неволе [18]. Хотя продолжительность жизни и модели старения часто не репрезентативны для сородичей в дикой природе [42], недавнее исследование на основе демографических данных по 134 популяциям млекопитающих, охватывающих 101 вид [31], показало, что *и в дикой природе* средняя продолжительность жизни самок в среднем на 18,6% больше, чем у самцов того же вида. Высокая степень конкуренции самцов между собой, как правило, сопровождает крайнюю полигинию и часто приводит к более низкой продолжительности жизни по сравнению с видами с меньшей степенью полигамии или моногамии [20, 41]. Отметим, что северный морской котик относится к видам с экстремальной степенью полигинии по классификации Le Voeuf [28], поэтому отношение

естественной смертности самцов к смертности самок должно быть высоким. Всё это не добавляет убедительности гипотезе о нехватке репродуктивных самок в популяции этого вида на о. Тюлений.

С другой стороны, эволюционные изменения наблюдаются у многих видов, подвергшихся селективному промыслу (напр., [22, 29, 34]). Выборочный по размеру промысел, при котором преимущественно отбираются крупные особи определенного вида, обычен как в морских, так и в наземных местообитаниях. Исследования показали, что преимущественное удаление более крупных особей вида оказывает негативное влияние на его демографию, историю жизни и экологию, и эмпирические исследования все чаще документируют такое воздействие [22]. Размер тела считается одной из наиболее важных характеристик организма, поскольку он коррелирует со многими аспектами его биологии, от жизненного цикла до экологических характеристик. При этом отбор крупных особей – это искусственный отбор, действующий в направлении, противоположном естественному отбору. Его результат незамедлительно проявляется в наблюдаемом уменьшении размера особей [16] и множестве других менее очевидных последствий. В качестве одного из, по-видимому, наиболее контринтуитивных признаков, на который влияет выборочный отбор по размеру, можно упомянуть качество потомства. Появляется все больше доказательств такого эффекта как у морских, так и у наземных видов. Например, выборочный по размеру промысел атлантической атерины (*Menidia menidia*) привел к снижению скорости роста личинок, потребления пищи и эффективности пищеварения, а также уменьшению количества позвонков [21, 47]. Среди наземных животных в некоторых популяциях копытных, на которых ведется избирательная охота по полу (и избирательно по размеру), наблюдается снижение веса потомства. У лося (*Alces alces*) и северного оленя (*Rangifer tarandus*) может наблюдаться снижение веса потомства, когда самки вынуждены спариваться с молодыми самцами, т.к. в результате охоты снижается количество более старых. У медведей гризли (*Ursus arctos*) и африканских львов (*Panthera leo*) на крупных и социально доминирующих самцов также выборочно охотятся в качестве трофеев, что имеет побочный эффект в виде снижения выживаемости молодых особей из-за усиления инфантицидного поведения менее доминирующих самцов [32, 46]. Кроме того, у долгоживущих видов с низким уровнем естественной смертности взрослых особей селектив-

ный по размеру промысел может влиять на вклад половозрелых особей в воспроизводство. Ожидаемый вклад особи в рост популяции (репродуктивная ценность) изменяется с возрастом, поскольку молодые половозрелые особи имеют низкую репродуктивную ценность, а более старшие зрелые особи высокую, причём у долгоживущих организмов репродуктивная ценность очень медленно снижается с возрастом [27]. Естественно, что выборочный отбор по размеру старших половозрелых особей с самой высокой репродуктивной ценностью может привести к снижению темпов роста популяции.

Не менее важно учитывать способность промысла влиять на поведенческие признаки в эксплуатируемых популяциях [44], поскольку искусственный отбор может привести к эволюции поведения, отличного от того, которому способствует естественный отбор [29]. Например, были зафиксированы изменения в поведении из-за выборочного по размеру промысла у данио-рерио (*Danio rerio*) [44]. Адаптируясь к высокому селективному давлению промысла, эти рыбки достигали меньшего размера тела и оказывались менее любопытными и смелыми. Фенотипические изменения казались незначительными, но сопровождалось генетическими изменениями функциональных локусов. При этом также было показано, что наблюдаемые изменения жизненного цикла увеличивают темпы роста популяции в условиях промысла, но замедляют ее восстановление в условиях смоделированного моратория на изъятие. Следовательно, эволюционные последствия промысла, селективного по размеру, могут проявиться в виде поддержания продуктивности популяций в эксплуатируемых условиях, но оставить её в невыгодном положении в условиях естественного отбора, часто благоприятствующего крупным размерам тела и другому типу поведения.

В заключение отметим, что всех описанных выше эффектов селективного промысла, по-видимому, не избежала и популяция северного морского котика о. Тюлений. На фоне активного изъятия секачей в первые годы интенсивного промысла произошло резкое падение их численности, а её восстановление происходило уже за счёт молодых (только вступающих в репродуктивный возраст) особей с низкой репродуктивной ценностью, уже испытавших на себе (начиная с двухлетнего возраста) селективный отбор, наверняка внесший правки в их генофонд. И это вполне может объяснить первую фазу снижения репродуктивного успеха секачей после начала восстановления их

численности. Последовавшее снижение объема промысла и прекращение изъятия секачей не изменило его селективности по размеру (что видно по значительной доле изъятых двухлетних самцов) и наверняка по поведению – наиболее стремящиеся к лежбищу самцы с хорошим гормональным фоном более вероятно оказывались подвержены промыслу. Наблюдаемое увеличение средней выживаемости самцов вместе со снижением средней продукции гаремов вполне может быть следствием ослабления половой конкуренции самцов, что характерно для видов с меньшей степенью полигинии. Следствием этого могло быть и уменьшение преимущества в выживаемости самок относительно самцов, с последующим изменением соотношения полов в сторону уменьшения доли самок, но вряд ли столь катастрофического, чтобы объяснить сохранение высокой доли беременных самок в популяции, поскольку естественная выживаемость самок выше даже у моногамных видов (напр., [13]). Учитывая все приведенные факты, мы вынуждены заключить, что влияние селективности промысла представляется наиболее реалистичной причиной наблюдаемого снижения рождаемости в рассматриваемой популяции.

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

ЛИТЕРАТУРА:

1. Болтнев А.И. Северный морской котик Командорских островов. М.: ВНИРО, 2011. 264 с.
2. Дорофеев С.В. Северные морские котики (*Callorhinus ursinus* L.) // Известия ТИНРО. 1964. Т. 54. С. 23–50.
3. Жданова О.Л., Кузин А.Е., Фрисман Е.Я. Динамика выживаемости самцов северного морского котика (*Callorhinus ursinus*) острова Тюлений (Охотское море) по данным многолетних наблюдений // Зоологический журнал. 2017. Т. 96, № 6. С. 720–739.
4. Жданова О.Л., Кузин А.Е., Фрисман Е.Я. Математическое моделирование динамики выживаемости самок северного морского котика *Callorhinus ursinus* (Linnaeus, 1758) стада острова Тюлений // Биология моря. 2017. Т. 43, № 5. С. 310–320.
5. Жданова О.Л., Кузин А.Е., Фрисман Е.Я. Оценка ювенильной выживаемости самцов северного морского котика (*Callorhinus ursinus*): математическое моделирование и анализ данных // Математическая биология и биоин-

- форматика. 2018. Т. 13, № 2. С. 360–375. DOI: 10.17537/2018.13.360.
6. Жданова О.Л., Кузин А.Е., Фрисман Е.Я. Динамика репродуктивных характеристик у самок северного морского котика *Callorhinus Ursinus* (Linnaeus, 1758) острова Тюлений на фоне активного промысла самцов // Биология моря. 2022. Т. 48, № 6. С. 388–396. DOI: 10.31857/S013434752206016X.
 7. Корнев С.И., Блохин И.А., Генералов А.А., Семерин А.П. Исторический тренд командорской популяции северного морского котика за 50 лет (1958-2007 гг.) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2008. № 11. С. 105–120.
 8. Кузин А.Е. Северный морской котик. М.: Совет по морским млекопитающим, 1999. 395 с.
 9. Кузин А.Е. Интрапопуляционная структура северного морского котика острова Тюленьего в годы выхода из депрессии (1993-2009 гг.) // Известия ТИНРО. 2010. Т. 161. С. 53–67.
 10. Кузин А.Е. Анализ промысла северного морского котика (*Callorhinus ursinus*) на о. Тюленьем // Известия ТИНРО. 2015. Т. 183, № 4. С. 71–80. DOI: 10.26428/1606-9919-2015-183-71-80.
 11. Логофет Д.О., Белова И.Н. Неотрицательные матрицы как инструмент моделирования динамики популяций: классические модели и современные обобщения // Фундаментальная и прикладная математика. 2007. Т. 13, № 4. С. 145–164.
 12. Логофет Д.О. Матричные модели в популяционной биологии / Д.О. Логофет, Н.Г. Уланова. М.: МАКС Пресс, 2017. 128 с.
 13. Романов М.С., Мастеров В.Б., Курилович Л.Я. Анализ кривых выживания белоплечего орлана. Стареют ли самцы быстрее самок? // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2019. Т. 4, № 4. DOI: 10.21685/2500-0578-2019-4-3.
 14. Фрисман Е.Я. Математическое моделирование динамики численности северного морского котика и оптимальное управление котиковым хозяйством / Е.Я. Фрисман, Е.И. Скалецкая, А.Е. Кузин. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. 156 с.
 15. Atkinson C.E. Fisheries management: an historical overview // Marine Fisheries Review. 1988. Vol. 50. P. 111–123.
 16. Birkeland C., Dayton P.K. The importance in fishery management of leaving the big ones // Trends in Ecology & Evolution. 2005. Vol. 20. P. 356–358.
 17. Brusa J.L., Rotella J.J., Banner K.M., Hutchins P.R. Challenges and opportunities for comparative studies of survival rates: An example with male pinnipeds // Ecology and Evolution. 2021. Vol. 11, N 12. P. 79801–7999. DOI: 10.1002/ece3.7627.
 18. Carey J.R. Longevity Records: Life Spans of Mammals, Birds, Reptiles, Amphibians and Fish / J.R. Carey, D.S. Judge. Odense: Odense University Press, 2000. 241 p.
 19. Caswell H. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates, 2000. 722 p.
 20. Clutton-Brock T.H., Isvaran K. Sex differences in ageing in natural populations of vertebrates // Proc. Biol. Sci. 2007. Vol. 274. P. 3097–3104.
 21. Duffy T.A., Picha M.E., Borski R.J., Conover D.O. Circulating levels of plasma IGF-I during recovery from size-selective harvesting in *Menidia menidia* // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A. 2013. Vol. 166. P. 222–227.
 22. Fenberg P.B., Roy K. Ecological and evolutionary consequences of size-selective harvesting: how much do we know? // Molecular Ecology. 2008. Vol. 17. P. 209–220. DOI: 10.1111/j.1365-294x.2007.03522.x.
 23. Frisman E.Ya., Skaletskaya E.I., Kuzin A.E. A mathematical model of the population dynamics of a local northern fur seal with seal herd // Ecological Modelling. 1982. Vol. 16. P. 151–172.
 24. Heppell S., Caswell H., Crowder L.R. Life histories and elasticity patterns: Perturbation analysis of species with minimal demographic data // Ecology. 2000. Vol. 81. P. 654–665.
 25. Horn R.A. Matrix analysis / R.A. Horn, C.R. Johnson. New York: Cambridge university press, 1990.
 26. Gentry R.L. Behavior and ecology of the northern fur seal. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1997. 392 p.
 27. Kokko H., Lindstrom J., Ranta E. Life histories and sustainable harvesting // Conservation of Exploited Species / eds. J.D. Reynolds, G.M. Mace, K.H. Redford, J.G. Robinson. London: Cambridge University Press, 2001. P. 301–322.
 28. Le Boeuf B.J. Pinniped mating systems on land, ice, and in the water: Emphasis on the Phocidae // The Behaviour of Pinnipeds / ed. D. Renouf. Springer Science & Business Media, 1991. P. 45–65.
 29. Leclerc M., Zedrosser A., Pelletier F. Harvesting as a potential selective pressure on behavioural traits // Journal of Applied Ecology. 2017. Vol. 54. P. 1941–1945.

30. Lee O.A., Burkanov V., Neill W.H. Population trends of northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) from a metapopulation perspective // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2014. Vol. 451. P. 25–34.
31. Lemaître J.F., Ronget V., Tidière M., Allainé D., Berger V., Cohas A., Gaillard J.M. Sex differences in adult lifespan and aging rates of mortality across wild mammals // *Proc. Nat. Acad. Sci.* 2020. Vol. 117, N 15. P. 8546–8553. DOI: 10.1073/pnas.1911999117.
32. Loveridge A.J., Searle A.W., Murindagomo F., Macdonald D.W. The impact of sport-hunting on the population dynamics of an African lion population in a protected area // *Biol. Conserv.* 2007. Vol. 134. P. 548–558.
33. Maestri M.L., Ferrati R., Berkunsky I. Evaluating management strategies in the conservation of the critically endangered Blue-throated Macaw (*Ara glaucogularis*) // *Ecological Modeling*. 2017. Vol. 361. P. 74–79.
34. Milner J., Nilsen E., Andreassen H. Demographic side effects of selective hunting in ungulates and carnivores // *Conserv. Biol.* 2007. Vol. 21. P. 36–47.
35. Northern fur seal (*Callorhinus ursinus*): Eastern Pacific Stock // Angliss R.P., Lodge K.L. *Alaska Marine Mammal Stock Assessments, 2003*. NOAA Technical Memorandum NMFS-AFSC-144. Washington, DC: US Department of Commerce, 2004. P. 18–24.
36. Osgood W.H. The fur seals and other life of the Pribilof Islands, Alaska, in 1914. № 820 / W.H. Osgood, E.A. Preble, G.H. Parker. Washington: Government Printing Office, 1915.
37. Promislow D.E. Costs of sexual selection in natural populations of mammals // *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 1992. Vol. 247. P. 203–210.
38. Roppel A.Y., Davey S.P. Evolution of fur seal management on the Pribilof Islands // *J. Wildl. Manage.* 1965. Vol. 29. P. 448–463.
39. Roppel A.Y. Management of northern fur seals on the Pribilof Islands, Alaska, 1786–1981. *NOAA Technical Report NMFS-4*. Washington: US Department of Commerce, 1984.
40. Saether B., Bakke Ø. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate // *Ecology*. 2000. Vol. 81. P. 642–653.
41. Tidière M., Gaillard J.-M., Müller D.W.H., Lackey L.B., Gimenez O., Clauss M., Lemaître J.-F. Does sexual selection shape sex differences in longevity and senescence patterns across vertebrates? A review and new insights from captive ruminants // *Evolution*. 2015. Vol. 69. P. 3123–3140. DOI: 10.1111/evo.12801.
42. Tidière M., Gaillard J.M., Berger V. et al. Comparative analyses of longevity and senescence reveal variable survival benefits of living in zoos across mammals // *Sci. Rep.* 2016. Vol. 6. P. 36361. DOI: 10.1038/srep36361.
43. Trites A.W., Larkin P.A. The decline and fall of the Pribilof fur-seal (*Callorhinus Ursinus*) – a simulation study // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1989. Vol. 46. P. 1437–1445.
44. Uusi Heikkilä S., Whiteley A.R., Kuparinen A., Matsumura S., Venturelli P.A., Wolter C. et al. The evolutionary legacy of size selective harvesting extends from genes to populations // *Evol. Appl.* 2015. Vol. 8. P. 597–620. DOI: 10.1111/eva.12268.
45. Wickens P., York A.E. Comparative population dynamics of fur seals // *Mar. Mammal Sci.* 1997. Vol. 13, N 2. P. 241–292.
46. Whitman K., Starfield A.M., Quadling H.S., Packer C. Sustainable trophy hunting of African lions // *Nature*. 2004. Vol. 428. P. 175–178.
47. Walsh M.R., Munch S.B., Chiba S., Conover D.O. Maladaptive changes in multiple traits caused by fishing: impediments to population recovery // *Ecology letters*. 2006. Vol. 9, N 2. P. 142–148.
48. Zhdanova O.L., Kuzin A.E., Skaletskaya E.I., Frisman E.Y. Why the population of the northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) of Tyuleniy Island does not recover following the harvest ban: analysis of 56 years of observation data // *Ecological Modelling*. 2017. Vol. 363. P. 57–67. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2017.08.027.

REFERENCES:

1. Boltnev A.I. *Severnnyi morskoi kotik Komandorskikh ostrovov* (Northern fur seal of Comandor Islands). Moscow: VNIRO, 2011. 264 p. (In Russ.).
2. Dorofeev S.V. Northern fur seals (*Callorhinus ursinus* L.). *Trudy VNIRO*, 1964, vol. 51, pp. 23–50. (In Russ.).
3. Zhdanova O.L., Kuzin A.E., Frisman E.Y. The survival dynamics of male northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) on Tyulenii Island, Sea of Okhotsk, based on long-term observations. *Zoologicheskii zhurnal*, 2017, vol. 96, no. 6, pp. 720–739. (In Russ.).
4. Zhdanova O.L., Kuzin A.E., Frisman E.Ya. Mathematical modeling of the variation in the survival of female northern fur seals, *Callorhinus ursinus* (Linnaeus, 1758), on Tyuleniy Island.

- Biologiya morya*, 2017, vol. 43, no. 5, pp. 310–320. (In Russ.).
5. Zhdanova O.L., Kuzin A.E., Frisman E.Ya. Estimating the juvenile survival rate of male northern fur seals (*Callorhinus ursinus*): mathematical modeling and data analysis. *Matematicheskaya biologiya i bioinformatika*. 2018, vol. 13, no. 2, pp. 360–375. (In Russ.). DOI: 10.17537/2018.13.360.
 6. Zhdanova O.L., Kuzin A.E., Frisman E.Ya. The Dynamics of the Reproductive Characteristics of Northern Fur Seal (*Callorhinus ursinus*, Linnaeus, 1758) Females on Tyuleniy Island during Active Harvesting of Males. *Biologiya morya*, 2022, vol. 48, no. 6, pp. 388–396. (In Russ.). DOI: 10.1134/S1063074022060153.
 7. Kornev S.I., Blokhin I.A., Generalov A.A., Semerinov A.P. Historical trend of the population of Northern fur seals in the Commander islands for the 50-year-period (1958-2007). *Issledovaniya vodnykh biologicheskikh resursov Kamchatki i severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana*, 2008, no.11, pp. 105–120. (In Russ.).
 8. Kuzin A.E. *Severnyi morskoi kotik* (Northern fur seal). Moscow: Sovet po morskim mlekopitayushchim Publ., 1999. 395 p. (In Russ.).
 9. Kuzin A.E. The intrapopulation structure of the northern fur seal (*Callorhinus Ursinus*) on Tyuleniy Island during the post-depression years (1993-2009). *Izvestiya TINRO*, 2010, vol. 161, pp. 53–67. (In Russ.).
 10. Kuzin A.E. Analysis of commercial hunting on northern fur seal (*Callorhinus ursinus*) at Tyuleniy Island. *Izvestiya TINRO*, 2015, vol. 183, no. 4, pp 71–80. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2015-183-71-80.
 11. Logofet D.O., Belova I.N. Nonnegative matrices as a tool for modeling population dynamics: Classical models and modern generalizations. *Fundamental'naya i prikladnaya matematika*, 2007, vol. 13, no. 4, pp. 145–164. (In Russ.).
 12. Logofet D.O. *Matrichnyye modeli v populyatsionnoi biologii* (Matrix models in population biology), D.O. Logofet, N.G. Ulanova. Moscow: MAKS Press Publ., 2017. 128 p. (In Russ.).
 13. Romanov M.S., Masterov V.B., Kurilovich L.Ya. Analysis of the steller's sea eagle survival curves. Do males age faster than females? *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2019, vol. 4, no. 4. DOI: 10.21685/2500-0578-2019-4-3. (In Russ.).
 14. Frisman E.Ya. *Matematicheskoe modelirovanie dinamiki chislennosti severnogo morskogo kotika i optimal'noe upravlenie kotikovym hozyaistvom* (Mathematical modelling the number dynamics of the northern fur seal and optimal control of fur seal farm), E.Ya. Frisman, E.I. Skaletskaya, A.E. Kuzin. Vladivostok: FESC AS USSR, 1985. 156 p. (In Russ.).
 15. Atkinson C.E. Fisheries management: an historical overview. *Marine Fisheries Review*, 1988, vol. 50, pp. 111–123.
 16. Birkeland C., Dayton P.K. The importance in fishery management of leaving the big ones. *Trends in Ecology & Evolution*, 2005, vol. 20, pp. 356–358.
 17. Brusa J.L., Rotella J.J., Banner K.M., Hutchins P.R. Challenges and opportunities for comparative studies of survival rates: An example with male pinnipeds. *Ecology and Evolution*, 2021. vol. 11, no. 12, pp. 79801–7999. DOI: 10.1002/ece3.7627.
 18. Carey J.R. *Longevity Records: Life Spans of Mammals, Birds, Reptiles, Amphibians and Fish*, J.R. Carey, D.S. Judge. Odense: Odense University Press, 2000. 241 p.
 19. Caswell H. *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. Sunderland, Mass.: Sinauer, Associates, 2000. 722 p.
 20. Clutton-Brock T.H., Isvaran K. Sex differences in ageing in natural populations of vertebrates. *Proc. Biol. Sci.*, 2007, vol. 274, pp. 3097–3104.
 21. Duffy T.A., Picha M.E., Borski R.J., Conover D.O. Circulating levels of plasma IGF-I during recovery from size-selective harvesting in Menidia menidia. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A*, 2013, vol. 166, pp. 222–227.
 22. Fenberg P.B., Roy K. Ecological and evolutionary consequences of size-selective harvesting: how much do we know? *Molecular Ecology*, 2008, vol. 17, pp. 209–220. DOI: 10.1111/j.1365-294x.2007.03522.x.
 23. Frisman E.Ya., Skaletskaya E.I., Kuzin A.E. A mathematical model of the population dynamics of a local northern fur seal with seal herd. *Ecological Modelling*, 1982, vol. 16, pp. 151–172.
 24. Heppell S., Caswell H., Crowder L.R. Life histories and elasticity patterns: Perturbation analysis of species with minimal demographic data. *Ecology*, 2000, vol. 81, pp. 654–665.
 25. Horn R.A. *Matrix analysis*, R.A. Horn, C.R. Johnson. New York: Cambridge university press, 1990.
 26. Gentry R.L. *Behavior and ecology of the northern fur seal*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1997. 392 p.

27. Kokko H., Lindstrom J., Ranta E. Life histories and sustainable harvesting, in *Conservation of Exploited Species*, J.D. Reynolds, G.M. Mace, K.H. Redford, J.G. Robinson eds. London: Cambridge University Press, 2001. pp. 301–322.
28. Le Boeuf B.J. Pinniped mating systems on land, ice, and in the water: Emphasis on the Phocidae, in *The Behaviour of Pinnipeds*, D. Renouf ed. Springer Science & Business Media, 1991, pp. 45–65.
29. Leclerc M., Zedrosser A., Pelletier F. Harvesting as a potential selective pressure on behavioural traits. *Journal of Applied Ecology*, 2017, vol. 54, pp. 1941–1945.
30. Lee O.A., Burkanov V., Neill W.H. Population trends of northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) from a metapopulation perspective. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2014, vol. 451, pp. 25–34.
31. Lemaître J.F., Ronget V., Tidière M., Allainé D., Berger V., Cohas A., Gaillard J.M. Sex differences in adult lifespan and aging rates of mortality across wild mammals. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 2020, vol. 117, no. 15, pp. 8546–8553. DOI: 10.1073/pnas.1911999117.
32. Loveridge A.J., Searle A.W., Murindagomo F., Macdonald D.W. The impact of sport-hunting on the population dynamics of an African lion population in a protected area. *Biol. Conserv.*, 2007, vol. 134, pp. 548–558.
33. Maestri M.L., Ferrati R., Berkunsky I. Evaluating management strategies in the conservation of the critically endangered Blue-throated Macaw (*Ara glaucogularis*). *Ecological Modelling*, 2017, vol. 361, pp. 74–79.
34. Milner J., Nilsen E., Andreassen H. Demographic side effects of selective hunting in ungulates and carnivores. *Conserv. Biol.*, 2007, vol. 21, pp. 36–47.
35. Northern fur seal (*Callorhinus ursinus*): Eastern Pacific Stock, in *Angliss R.P., Lodge K.L. Alaska Marine Mammal Stock Assessments, 2003. NOAA Technical Memorandum NMFS-AFSC-144*. Washington, DC: US Department of Commerce, 2004. P. 18–24.
36. Osgood W.H. *The fur seals and other life of the Pribilof Islands, Alaska, in 1914*. no. 820, W.H. Osgood, E.A. Preble, G.H. Parker. Washington: Government Printing Office, 1915.
37. Promislow D.E. Costs of sexual selection in natural populations of mammals. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 1992, vol. 247, pp. 203–210.
38. Roppel A.Y., Davey S.P. Evolution of fur seal management on the Pribilof Islands. *J. Wildl. Manage.*, 1965, vol. 29, pp. 448–463.
39. Roppel A.Y. Management of northern fur seals on the Pribilof Islands, Alaska, 1786–1981, in *NOAA Technical Report NMFS-4*. Washington: US Department of Commerce, 1984.
40. Saether B., Bakke Ø. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology*, 2000, vol. 81, pp. 642–653.
41. Tidière M., Gaillard J.-M., Müller D.W.H., Lackey L.B., Gimenez O., Clauss M., Lemaître J.-F. Does sexual selection shape sex differences in longevity and senescence patterns across vertebrates? A review and new insights from captive ruminants. *Evolution*, 2015, vol. 69, pp. 3123–3140. DOI: 10.1111/evo.12801.
42. Tidière M., Gaillard J.M., Berger V. et al. Comparative analyses of longevity and senescence reveal variable survival benefits of living in zoos across mammals. *Sci. Rep.*, 2016, vol. 6, pp. 36361. DOI: 10.1038/srep36361.
43. Trites A.W., Larkin P.A. The decline and fall of the Pribilof fur-seal (*Callorhinus Ursinus*) – a simulation study. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1989, vol. 46, pp. 1437–1445.
44. Uusi Heikkilä S., Whiteley A.R., Kuparinen A., Matsumura S., Venturelli P.A., Wolter C. et al. The evolutionary legacy of size selective harvesting extends from genes to populations. *Evol. Appl.*, 2015, vol. 8, pp. 597–620. DOI: 10.1111/eva.12268.
45. Wickens P., York A.E. Comparative population dynamics of fur seals. *Mar. Mammal Sci.*, 1997, vol. 13, no. 2, pp. 241–292.
46. Whitman K., Starfield A.M., Quadling H.S., Packer C. Sustainable trophy hunting of African lions. *Nature*, 2004, vol. 428, pp. 175–178.
47. Walsh M.R., Munch S.B., Chiba S., Conover D.O. Maladaptive changes in multiple traits caused by fishing: impediments to population recovery. *Ecology letters*, 2006, vol. 9, no. 2, pp. 142–148.
48. Zhdanova O.L., Kuzin A.E., Skaletskaya E.I., Frisman E.Y. Why the population of the northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) of Tyuleniy Island does not recover following the harvest ban: analysis of 56 years of observation data. *Ecological Modelling*, 2017, vol. 363, pp. 57–67. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2017.08.027.

ANALYSIS OF HARVEST STRUCTURE AND GROWTH DYNAMICS
OF THE NORTHERN FUR SEAL HERD (*CALLORHINUS URSINUS*)
ON TYULENIY ISLAND DURING THE EXPLOITATION AND AFTER ITS BAN

O.L. Zhdanova, A.E. Kuzin, E.Ya. Frisman

Based on a long time series providing biological monitoring data of the Northern fur seal population on Tyuleny Island and detailed information on the harvesting characteristics of this population, we have analyzed trends in its growth. The research results of changes in the average reproductive success of bulls and the age structure of Northern fur seal males on Tyuleny Island are presented as indicators of harvesting impact on the reproductive potential of the population. Evidence has shown that selective harvesting was practiced, where most productive bulls were removed from the population. This led to a significant change in the age structure of the population and a significant reduction in the population growth. Despite a slight increase in the natural survival of almost all age groups, the population growth slowed down sharply. The proximity of the growth potential indicator to the critical unitary value revealed in recent years leads to a bleak forecast. Further growth in the Northern fur seal population, if any, will not be rapid. To accelerate it, it is necessary to provide a new natural restructuring of the population structure, improving its qualitative composition and increasing the proportion of males with high reproductive success.

Keywords: Callorhinus ursinus, harvest effect, mathematical modeling, matrix model, index of potential growth.

Reference: Zhdanova O.L., Kuzin A.E., Frisman E.Ya. Analysis of harvest structure and growth dynamics of the Northern fur seal herd (*Callorhinus ursinus*) on Tyuleny Island during the exploitation and after its ban. *Regional'nye problemy*, 2024, vol. 27, no. 1, pp. 21–35. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2024-27-1-21-35.

Поступила в редакцию 30.01.2024

Принята к публикации 22.03.2024

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ. БИОЛОГИЯ

Научная статья
УДК 575.174:517.925

О ПЕРВИЧНОЙ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ДИВЕРГЕНЦИИ В СИСТЕМЕ ПОПУЛЯЦИЙ НА КОЛЬЦЕВОМ АРЕАЛЕ

М.П. Кулаков, Е.Я. Фрисман

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
ул. Шолом-Алейхема 4, г. Биробиджан, 679016,
e-mail: k_matvey@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7060-2731>;
e-mail: frisman@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1629-2610>

В работе предложена и исследована математическая модель с дискретным временем, которая описывает динамику численности и частот генотипов в одномерной кольцевой цепочке миграционно связанных популяций. Рассматривается панмиктичная популяция с менделевскими правилами наследования и монокусным отбором, направленным против гетерозигот. Модель состоит из двух слоев связанных отображений (ансамблей). Первый слой описывает динамику численностей в каждом локальном участке с учетом миграции со смежных участков. Скорости роста каждой субпопуляции зависят от частот генотипов, которые изменяются в ходе эволюции при движении к одной из предельных генетических структур. Второй слой описывает динамику частот генотипов с учетом того, что миграционный приток генов зависит от соотношения численностей связанных популяций. В этом случае поток генов оказывается тем сильнее, чем более многочисленна популяция, откуда исходит поток мигрантов (или менее многочисленна принимающая популяция). Рассмотрено два варианта миграции: постоянная (детерминированная), при которой доля мигрантов фиксирована, а также случайная миграция, при которой число особей, покидающих локальную популяцию, выбирается случайно (случайный дрейф) и непостоянно. В предложенной модели исследуются условия и механизмы дифференциации по генотипам между разными участками однородного ареала (дивергенция). Показано, что при пониженной приспособленности гетерозигот пространственно-временная динамика характеризуется полосами, где преобладают гомозиготы. Между полосами с противоположными формами (аллелями) рассматриваемого признака расположены полосы с гетерозиготами, существование которых поддерживается миграцией из противоположных участков. При детерминированной миграции такой узор существует непродолжительное время и чаще всего имеет форму вертикальных полос. При случайном дрейфе полосы имеют форму бегущих волн, которые сохраняются длительное время при определенных ограничениях роста численности. Показано, что из-за дивергенции неизбежно возникают существенные различия в численностях и характере динамики на разных участках ареала.

Ключевые слова: генетическая дивергенция, популяция, миграция, пространственно-временная динамика.

Образец цитирования: Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. О первичной генетической дивергенции в системе популяций на кольцевом ареале // Региональные проблемы. 2024. Т. 27, № 1. С. 36–49. DOI: 10.31433/2618-9593-2024-27-1-36-49.

Введение

Пониженная приспособленность гетерозигот или недостаточное доминирование гетерозигот (underdominance) довольно редкое явление, не часто описываемое для реальных популяций, но достаточно важное для формирования и за-

крепления генетических различий – первичной генетической дивергенции, микроэволюции и видообразования диплоидных организмов [12]. В теоретических исследованиях пониженная приспособленность гетерозигот хорошо изучена как для локальных популяций [8, 9, 17], так и систем

миграционно связанных популяций [1, 2, 6, 7, 11, 13, 18]. Интересны исследования эволюционных процессов в разветвленных сетях связанных популяций [12, 16]. В этих работах исследуется зависимость условий устойчивости и особенностей динамики в зависимости от топологии сетей при пониженной приспособленности гетерозигот. Показано, что первичная генетическая дивергенция более структурно устойчива, т.е. возможна и сохраняется с ростом миграционной активности, в линейных цепях и кольцах, и менее устойчива в полностью связанных сетях (с глобальной связью). Данный результат хорошо соотносится с результатами из смежных областей, посвященных изучению динамики связанных популяций без учета эволюционных изменений [3, 15] или ансамблей связанных нелинейных осцилляторов физической природы [5, 10, 14].

Настоящая работа входит в совокупность работ, исследующих процесс эволюции в системе миграционно связанных популяций диплоидных организмов в условиях пониженной приспособленности гетерозигот. Вместе с тем во многих процитированных работах частоты генотипов или частоты аллелей рассматриваются отдельно от численностей. Для описания миграции генотипов часто поступают по аналогии с моделями, описывающими миграцию особей, но с сильными допущениями об отсутствии явного взаимного влияния численностей на частоты и дрейф генов. В этих моделях частота некоторого генотипа на принимающем участке изменяется ровно настолько, насколько уменьшается частота на исходном участке, откуда исходит поток мигрантов с соответствующим генотипом. Очевидно, что это возможно для популяций с равными численностями, которые не изменяются в ходе эволюции или изменяются синхронно. При существенной разнице в численностях, вызванных начальными возмущениями или разницей в репродуктивных возможностях, которая очевидно наблюдается в условиях недостаточного доминирования, частоты генотипов могут быть связаны не симметрично. Очевидно, что допущения о бесконечно большом размере популяций, не оказывающем влияния на потоки генов, может быть недостаточно. Можно выделить несколько работ [4, 7, 18], в которых отношение численностей связанных популяций рассматривается как бифуркационный параметр, который влияет на размер области мономорфизма и полиморфизма на смежных участках однородного ареала, характер динамики и дифференциацию особей.

В данной работе конструируется и исследуется математическая модель с дискретным временем, учитывающая изменение частот генотипов в ходе отбора и миграции особей, а интенсивность миграционного изменения частот зависит от численностей связанных популяций. Рассматриваются два вида матриц миграции (постоянная и случайная), описывающих миграцию по кольцевому ареалу (сети). Выполнен ряд численных экспериментов, демонстрирующих возможность дифференциации особей по генотипам между разными участками однородного ареала (генетическая дивергенция). Показано, что характер пространственно-временной динамики частот генотипов существенно определяется характером динамики численности и демонстрирует динамические явления синхронизации, кластеризации и бегущие волны.

Модельные уравнения динамики численности и частоты генотипов в локальной популяции

Рассмотрим популяцию, между двумя поколениями которой наблюдается следующая последовательность элементарных популяционных процессов: формирование зигот из гамет, естественный отбор зигот, миграция зигот между популяциями, продуцирование новых гамет. Будем рассматривать популяции диплоидных организмов, в которых отбору чувствителен один признак, кодируемый единственным геном с двумя аллельморфами A и a , и, соответственно, тремя генотипами: AA , Aa и aa . В этом случае локальную популяцию можно разделить на три группы особей, отличающиеся генотипами. Обозначим численности каждой группы в момент времени t через $N_1(t)$, $N_2(t)$ и $N_3(t)$, а через $N(t) = N_1(t) + N_2(t) + N_3(t)$ — общую численность популяции. Соответственно, через $q_1(t) = N_1(t)/N(t)$, $q_2(t) = N_2(t)/N(t)$ и $q_3(t) = N_3(t)/N(t)$ обозначим частоты генотипов AA , Aa и aa . Очевидно, что для этих величин верно $q_1(t) + q_2(t) + q_3(t) = 1$.

Будем полагать, что генотипы могут отличаться репродуктивными возможностями, выраженными в различиях продукции гамет и чувствительности к естественному отбору (приспособленность). Обозначим через g_{AA} , g_{Aa} и g_{aa} интенсивность производства гамет особей с генотипом AA , Aa и aa с учетом гибели гамет до момента слияния. Логично полагать, что гетерозиготы Aa производят равное количество гамет, несущих альтернативные формы гена (аллель A и a). Поэтому общее число гамет в начале $t+1$ сезона

с аллелем A и a соответственно равно:

$$\begin{aligned} L_A(t+1) &= 2g_{AA}N_1(t) + g_{Aa}N_2(t) \text{ и} \\ L_a(t+1) &= g_{Aa}N_2(t) + 2g_{aa}N_3(t). \end{aligned} \quad (1)$$

При достаточно большом количестве особей и производимых ими гамет можно считать, что имеет место свободное (случайное) скрещивание (комбинирование), а число новых зигот (новых особей) пропорционально числу встреч особей с соответствующими генотипами. Тогда количество зигот с генотипами AA , Aa и aa соответственно равно:

$$\begin{aligned} N_1^*(t+1) &= \frac{L_A^2(t+1)}{2L(t+1)}, \quad N_2^*(t+1) = \frac{L_A(t+1)L_a(t+1)}{L(t+1)} \text{ и} \\ N_3^*(t+1) &= \frac{L_a^2(t+1)}{2L(t+1)}, \end{aligned} \quad (2)$$

где $L(t+1) = L_A(t+1) + L_a(t+1) = 2(g_{AA}N_1(t) + g_{Aa}N_2(t) + g_{aa}N_3(t)) = 2N^*(t+1)$ – суммарное число гамет всех типов, которое линейно зависит от численностей каждого генотипа в прошлом сезоне и равно удвоенной численности всех зигот до отбора.

Под действием естественного отбора число зигот (особей) снижается в некоторое число раз. Обозначим через W_{AA} , W_{Aa} и W_{aa} долю переживших отбор особей, способных к воспроизводству и миграции. Тогда численности каждой из рассматриваемых групп особей равны:

$$\begin{aligned} N_1(t+1) &= W_{AA}N_1^*(t+1), \quad N_2(t+1) = W_{Aa}N_2^*(t+1) \text{ и} \\ N_3(t+1) &= W_{aa}N_3^*(t+1). \end{aligned} \quad (3)$$

Приведенных соотношений (1)-(3) достаточно, чтобы для локальной популяции записать уравнения динамики численности и частот генотипов, связывающие эти величины между двумя смежными поколениями с номером t и $t+1$. Поочередно подставляя (1) в (2) и (3), получаем следующие уравнения динамики численностей генотипов:

$$\begin{cases} N_1(t+1) = \frac{W_{AA} \left(g_{AA}N_1(t) + \frac{1}{2}g_{Aa}N_2(t) \right)^2}{g_{AA}N_1(t) + g_{Aa}N_2(t) + g_{aa}N_3(t)}, \\ N_2(t+1) = \frac{2W_{Aa} \left(g_{AA}N_1(t) + \frac{1}{2}g_{Aa}N_2(t) \right) \times \left(g_{aa}N_3(t) + \frac{1}{2}g_{Aa}N_2(t) \right)}{g_{AA}N_1(t) + g_{Aa}N_2(t) + g_{aa}N_3(t)}, \\ N_3(t+1) = \frac{W_{aa} \left(g_{aa}N_3(t) + \frac{1}{2}g_{Aa}N_2(t) \right)^2}{g_{AA}N_1(t) + g_{Aa}N_2(t) + g_{aa}N_3(t)}. \end{cases} \quad (4)$$

Поделив обе части этой системы на $N(t+1) \neq 0$, а также умножив и разделив числитель на $N^2(t) \neq 0$, а знаменатель на $N(t) \neq 0$, получаем следующие уравнения частот:

$$\begin{cases} q_1(t+1) = \frac{1}{G(t)} W_{AA} \left(g_{AA}q_1(t) + \frac{1}{2}g_{Aa}q_2(t) \right)^2, \\ q_2(t+1) = \frac{1}{G(t)} 2W_{Aa} \left(g_{AA}q_1(t) + \frac{1}{2}g_{Aa}q_2(t) \right) \times \left(g_{aa}q_3(t) + \frac{1}{2}g_{Aa}q_2(t) \right), \\ q_3(t+1) = \frac{1}{G(t)} W_{aa} \left(g_{aa}q_3(t) + \frac{1}{2}g_{Aa}q_2(t) \right)^2, \end{cases} \quad (5)$$

где $G(t) = W_{AA}p_1^2(t) + 2W_{Aa}p_1(t)p_2(t) + W_{aa}p_2^2(t)$,

$$p_1(t) = g_{AA}q_1(t) + g_{Aa}q_2(t)/2,$$

$$p_2(t) = g_{aa}q_3(t) + g_{Aa}q_2(t)/2 \text{ и}$$

$$p_1(t) + p_2(t) = g_{AA}q_1(t) + g_{Aa}q_2(t) + g_{aa}q_3(t).$$

Учитывая, что $N_k(t) = q_k(t)N(t)$ ($k=1,2,3$) системы (4) и (5) связаны между собой (однонаправленно) следующим образом:

$$\begin{cases} N_1(t+1) = W_{AA} \frac{p_1^2(t)}{p_1(t) + p_2(t)} N(t), \\ N_2(t+1) = W_{Aa} \frac{2p_1(t)p_2(t)}{p_1(t) + p_2(t)} N(t), \\ N_3(t+1) = W_{aa} \frac{p_2^2(t)}{p_1(t) + p_2(t)} N(t), \end{cases}$$

откуда следует, что общая численность изменяется согласно одномерному уравнению:

$$N(t+1) = \bar{G}(t)N(t),$$

где $\bar{G}(t) = G(t)/(p_1(t) + p_2(t))$.

Несложно заметить, что величины $p_1/(p_1 + p_2) = L_A/L$ и $p_2/(p_1 + p_2) = L_a/L$ равны долям (частотам) гамет с аллелями A и a соответственно.

В то время как $p_1^2/(p_1 + p_2)^2$, $2p_1p_2/(p_1 + p_2)^2$ и $p_2^2/(p_1 + p_2)^2$ – доли (частоты) зигот с генотипами AA , Aa и aa до отбора, сумма которых равна 1. Следовательно, можно говорить, что до отбора в популяции наблюдается равновесие Харди-Вайнберга. Заметим, что оно достигается при любом соотношении скоростей производства гамет g_{AA} , g_{Aa} и g_{aa} , а их вариация лишь меняет первичное соотношение генотипов. Но важнее, что обобщенная приспособленность (сумма трех этих величин), определяющая скорость роста популяции, оказывается постоянной. Отбор, последующая миграция и другие факторы в конце каждого сезона изменяют частоту каждого генотипа и неиз-

бежно нарушают равновесие между смежными поколениями, а приспособленность изменяется от сезона к сезону. Это, в частности, позволяет нам «опустить» параметры гаметопродукции, положив, например, что $g_{AA} = g_{Aa} = g_{aa} = g$, и рассматривать неоднородность лишь по параметрам отбора W_{AA} , W_{Aa} и W_{aa} . В этом случае мы полагаем, что производство и выживаемость гамет не зависит от генотипа производящих их особей, а генотипы отличаются лишь интенсивностью отбора на стадии зигот.

Согласно сделанным допущениям положим: $gW_{AA} = 1 + s_1$, $gW_{Aa} = 1 + s_2$ и $gW_{aa} = 1 + s_3$. Тогда уравнения частот (4) упрощаются и имеют вид:

$$\begin{cases} q_1(t+1) = \frac{1+s_1}{G(t)} \left(q_1(t) + \frac{1}{2} q_2(t) \right)^2, \\ q_2(t+1) = 2 \frac{1+s_2}{G(t)} \left(q_1(t) + \frac{1}{2} q_2(t) \right) \times \\ \quad \times \left(q_3(t) + \frac{1}{2} q_2(t) \right), \\ q_3(t+1) = \frac{1+s_3}{G(t)} \left(q_3(t) + \frac{1}{2} q_2(t) \right)^2, \end{cases} \quad (6)$$

где нормировочный множитель $G = 1 + s_1(q_1 + q_2/2)^2 + 2s_2(q_1 + q_2/2)(q_3 + q_2/2) + s_3(q_3 + q_2/2)^2$ равен обобщенной приспособленности, значение которого определяет скорость роста популяции согласно уравнению: $N(t+1) = G(t)N(t)$. Система (6) аналогична ранее предложенной модели [2], но при разных приспособленностях. Эта модель успешно использована для моделирования динамики экспериментальной популяции миграционно связанных популяций *Drosophila melanogaster*.

Уравнения динамики системы миграционно связанных популяций

Рассмотрим систему (сеть) из n популяций, которые заселяют замкнутый одномерный ареал, имеющий форму кольца. Связь между локальными популяциями (субпопуляция) может быть реализована посредством миграции особей. Предположим, что сразу после отбора из каждой субпопуляции на соседние участки перемещается mN^* особей, где $N^* = N_1^* + N_2^* + N_3^*$, $0 \leq m < 1$ – коэффициент миграции или сила связи. Среди мигрантов присутствуют особи трех рассматриваемых генотипов, и чем многочисленнее это генотип (в абсолютных значениях), тем больше его вклад в отток особей. Мигранты пополняют соответствующий генотип на принимающих участках и увеличивают там общую численность. Будем рассматривать только симметричную миграцию, при которой особи, покинувшие родной участок (эми-

гранты), в полном объеме пополняют принимающие участки. В свою очередь отток особей происходит из каждой субпопуляции. В этом случае уравнения (3) для k -го генотипа приобретут вид:

$$N_k^{(i)}(t+1) = W_k N_k^{(i)*}(t+1)(1 - m_k) + \frac{m_k}{2S_i} \sum_{\substack{j=1 \\ i \neq j}}^n M_{i,j} W_k N_k^{(j)*}(t+1), \quad (7)$$

где индекс $i=1,2,3,\dots,n$ – номер локального участка или номер субпопуляции, $k=1,2,3$ – номер груп-

пы особей с генотипом AA , Aa и aa . $(M)_{i,j=1}^n$ – матрица связи размера $n \times n$ такая, что $M_{ij}=1$, если субпопуляции с номерами i и j связаны ($i \neq j$), $M_{ij}=0$ в противном случае. Нормировочный параметр

$$2S_i = \sum_{\substack{j=1 \\ i \neq j}}^n M_{i,j}$$

необходим для соблюдения баланса между числом покинувших i -й участок особей и пополнивших связанные с ними участки. Для замыкания границ ареала в кольцо к пределам суммирования применяется следующее отображение: $j \rightarrow j \bmod n$.

При детерминированной матрице миграции (с коэффициентами 1 или 0) параметр S равен половине числа участков, из которых направлен поток мигрантов в i -ю субпопуляцию. Назовем его радиусом связи. В уравнениях (7) параметры миграции m и S могут отличаться для каждого генотипа и расположения локального участка, что предполагает различие миграционной активности для разных генотипов и субпопуляций. Для упрощения дальнейшего исследования ограничимся случаем $m_1 = m_2 = m_3 = m$ и S , не зависящим от номера i , что обеспечивается симметричной матрицей связи M .

Выполнив аналогичные с (4)-(6) преобразования, а также положив $gW_{AA} = 1 + s_1$, $gW_{Aa} = 1 + s_2$ и $gW_{aa} = 1 + s_3$, можно получить следующие уравнения динамики частоты каждого генотипа:

$$q_k^{(i)}(t+1) = \frac{1+s_k}{G^{(i)}(t)} \left(q_k^{(i)*}(t+1)(1-m) + \frac{m}{2S} \sum_{\substack{j=i-S \\ j \neq i}}^{i+S} M_{i,j} \frac{N^{(j)}(t)}{N^{(i)}(t)} q_k^{(j)*}(t+1) \right), \quad (8)$$

$$(k = 1,2,3),$$

где $q_1^{(i)*}(t+1) = (q_1^{(i)}(t) + q_2^{(i)}(t)/2)^2$, $q_2^{(i)*}(t+1) = 2(q_1^{(i)}(t) + q_2^{(i)}(t)/2)(q_3^{(i)}(t) + q_2^{(i)}(t)/2)$ и $q_3^{(i)*}(t+1) =$

$= (q_3^{(i)}(t) + q_2^{(i)}(t)/2)^2$ – частоты генотипов k -го генотипа до отбора при единичной скорости протекания гамет. С учетом того, что $q_1^* + q_2^* + q_3^* = 1$, нормировочный множитель G равен:

$$G^{(i)} = \bar{W}^{(i)}(1-m) + \frac{m}{2S} \sum_{\substack{j=i-S \\ j \neq i}}^{i+S} M_{i,j} \frac{N^{(j)}}{N^{(i)}} \bar{W}^{(j)}$$

, где

$\bar{W}^{(i)} = 1 + s_1(q_1^{(i)} + q_2^{(i)}/2)^2 + 2s_2(q_1^{(i)} + q_2^{(i)}/2)(q_3^{(i)} + q_2^{(i)}/2) + s_3(q_3^{(i)} + q_2^{(i)}/2)^2$ – обобщенная приспособленность i -й субпопуляции до миграции.

Уравнения численности каждого генотипа в этом случае имеют вид:

$$N_k^{(i)}(t+1) = (1 + s_k) \left(N^{(i)}(t) q_k^{(i)*}(t+1)(1-m) + \frac{m}{2S} \sum_{\substack{j=i-S \\ j \neq i}}^{i+S} M_{i,j} N^{(j)}(t) q_k^{(j)*}(t+1) \right) \quad (k = 1, 2, 3).$$

Сложив три этих уравнения, получаем уравнение общей численности i -й субпопуляции:

$$N^{(i)}(t+1) = \bar{W}^{(i)}(1-m)N^{(i)}(t) + \frac{m}{2S} \sum_{\substack{j=i-S \\ j \neq i}}^{i+S} M_{i,j} \bar{W}^{(j)} N^{(j)}(t) = G^{(i)} N^{(i)}(t), \quad (9)$$

которое очевидным образом связывает численности $N^{(i)}(t)$ и $N^{(i)}(t+1)$ двух смежных поколений через средние приспособленности $\bar{W}^{(i)}$ (репродуктивные потенциалы) или нормировочный множитель $G^{(i)}$ (мальтузианский параметр), учитывающий миграцию.

Таким образом, для построения модельной динамики частот трех генотипов и численности в системе n популяций необходимо $4n$ связанных между собой уравнения (8) и (9). Заметим, что в локальном случае (модель (4)-(6)) динамика частот рассчитывается независимо от динамики численности. В распределенном же случае приток генов зависит от соотношения численностей.

Несложно увидеть, что уравнения частот генотипов i -й субпопуляции (8) построены на основе уравнений точечной популяции (6) с учетом оттока особей (множитель $1 - m$), а также суммы потока генов с сопредельных территорий. Частота генотипа в i -м местообитании изменяется тем сильнее, чем больше особей пополняют ее за счет миграции, т.е. чем интенсивнее поток генов в нее. Эта интенсивность определяется отношением численностей $N^{(j)}/N^{(i)}$. Очевидно, что может

сложиться ситуация, когда даже при малых m поток генов в малочисленную популяцию способен существенно изменить частоты генотипов. В то время как при больших m суммарный поток из малочисленных субпопуляций не способен существенно повлиять на частоты генотипов, принимающих участков, но повлияет на генетическую структуру малочисленных или сопоставимых по размеру субпопуляций. По всей видимости, такое динамическое поведение действительно может наблюдаться в реальных миграционно связанных популяциях и в отдельных случаях приводит к хорошо известным эффектам основателя, эволюционного спасения, бутылочного горлышка и т.п. Исходя из этих рассуждений, в модели (8) и (9) можно получить довольно нетривиальное поведение частот генотипов даже без учета экологических факторов.

Пространственно-временные режимы в системе миграционно связанных популяций при постоянной миграции

Рассмотрим некоторые интересные режимы динамики численности и частот генотипов, задаваемых уравнениям (8) и (9). Выберем параметры, соответствующие дизруптивному (разрывающему) отбору: $-1 \leq s_2 \leq s_3$ и $-1 \leq s_2 \leq s_1$, при которых гетерозиготы (Aa) имеют пониженную по сравнению с гомозиготами (AA и aa) приспособленность. Рассмотрим систему из 50 ($n=50$) популяций, связанных локально ($S=1$) со слабой связью ($m=0.05$), а также следующие значения параметров отбора: $s_1=s_3=0$ и $s_2=-0.1$. Такие значения параметров обеспечивают некоторое ограничение роста численности, связанное с ростом обобщенной приспособленности до 1 при эволюционных изменениях, приводящих к мономорфизму. В результате численность фиксируется на постоянном уровне.

Построим несколько решений системы (8)-(9). Начальные численности и частоты генотипов будем выбирать случайно, используя два независимых генератора равномерно распределенной случайной величины. Независимость обеспечивается установкой для программного генератора различных затравочных чисел (seeds), вычисляемых из текущего времени (в миллисекундах) для разных генераторов. Численность в i -м участке выбирается случайно от 1 до 1000 ($N^{(i)} \sim U[1,1000]$). Частоты генерируются одним вектором размерности $3n$ со случайными значениями от 0 до 1 ($q_k^{(i)} \sim U[0,1]$), а затем выполняется нормировка по

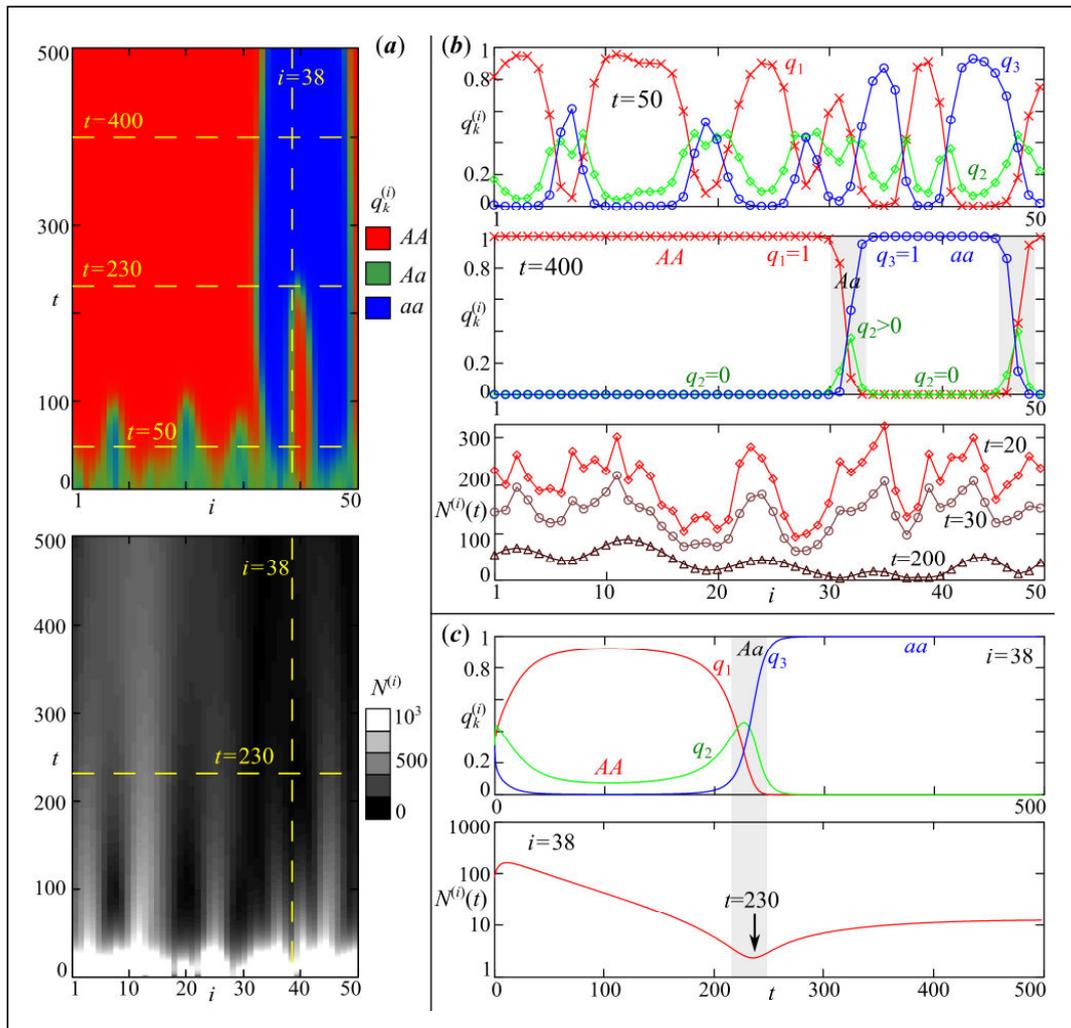


Рис. 1. Пространственно-временная динамика частот генотипов и численностей в системе миграционно связанных популяций, описываемых системой (8)-(9) с постоянной матрицей связи

Fig. 1. Spatial-temporal dynamics of genotype frequencies and population numbers in a system of populations coupled by migration, described by the model (8)-(9) with a constant coupling matrix

формуле: $q_k^{(i)} \rightarrow q_k^{(i)} / (q_1^{(i)} + q_2^{(i)} + q_3^{(i)})$, гарантирующая равенство: $q_1^{(i)} + q_2^{(i)} + q_3^{(i)} = 1$. В этом случае в начальный момент времени ареал будет заселен в среднем 25000 особями (500 особей на субпопуляцию). Интересно оценить, как изменится финальное распределение особей и их генетическая структура, какая пространственная структура возникнет и насколько она будет стабильной во времени.

Для начала рассмотрим постоянную (детерминированную) миграцию со значениями матрицы связи 1 или 0.

На рис. 1 показана пространственно-временная динамика системы (8)-(9), представленная

в виде зависимости фазовых переменных одновременно от номера сезона t и номера участка i (рис. 1a) или только от одной из этих величин (рис. 1b-c).

На первой диаграмме цвет пикселя кодирует преобладающий в данном сезоне и данной точке пространства генотип (рис. 1a). Красный цвет соответствует тому, что большинство особей имеют генотип AA , зеленый – генотип Aa , синий – aa . На второй диаграмме показано изменение численностей, где белый цвет указывает на то, что величина $N^{(i)}(t)$ имеет высокое значение в данный момент времени и точке пространства, черный – низкое, серый – промежуточное значение. Из диаграмм на рис. 1a видно, что начальное возмущение, вызван-

ное случайными начальными условиями, приводит к тому, что все субпопуляции изначально оказываются полиморфными примерно до 50-го поколения (зеленая полоса на первой диаграмме). Именно в этот отрезок времени обобщенные приспособленности $W_k^{(i)}$ и мальтузианский параметр $G^{(i)}$ имеют минимальные значения и наблюдается стремительное падение численности. По мере того, как гомозиготы вытесняют гетерозиготы (Aa), величины $W_k^{(i)}$ и $G^{(i)}$ стремятся к 1, а в разных частях ареала из-за начальной неоднородности накапливаются противоположные генотипы (AA и aa). В результате на диаграмме примерно после 100-го сезона наблюдаются полосы (кластеры), где преобладают гомозиготы разных типов. Гетерозиготы не исчезают полностью. На границе двух кластеров из-за постоянной миграции формируется небольшая группа субпопуляций, где активно идет гибридизация с постоянным образованием большого числа гетерозигот. Размер этой группы увеличивается с ростом радиуса связи S и силы связи m . В качестве примера на рис. 1*b* показано, что в 50-м поколении кластеры не сформированы до конца и распределение генотипов по ареалу достаточно неоднородное. В 400-м поколении в распределении генотипов четко выделяются два кластера с противоположными генотипами (AA и aa) и небольшой кластер с гетерозиготами (Aa). Однако со временем детерминированная миграция сглаживает различия в разных участках и происходит «синхронизация» генетических структур. В результате кластер с генотипом AA или aa утончается, и популяция оказывается генетически однородной. Происходит это примерно через 500–1500 сезонов в зависимости от начальных условий.

Несложно увидеть, что возникающее в этом случае неравномерное распределение численностей $N^{(i)}(t)$ не повторяет распределение генотипов (рис. 1*b*) кроме самого начального этапа снижения численности в период преобладания гетерозигот. По всей видимости, это происходит из-за того, что отбор действует одинаково на гомозиготы AA и aa ($s_1=s_3$), и при смене генотипа не происходит изменения обобщенной приспособленности. Переход от одного кластера к другому через промежуточный можно заметить лишь по небольшому снижению численности в этот момент времени, вызванному появлением гетерозигот. Например, на рис. 1*c* это снижение численности и последующий рост заметны при использовании логарифмического масштаба. В 230-й сезон происходит

смена генетической структуры, сопровождаемая непродолжительным ростом числа гетерозигот, выделенным на рис. 1*c* серой полосой.

Вместе с тем довольно сильные возмущения начальных численностей (от 1 до 1000) неизбежно приводят к неоднородностям распределения численностей даже после установления однородной генетической структуры на всем ареале. На рис. 1*b* видно, что распределение численностей по всем участкам не коррелирует с распределением генотипов ни в один из сезонов. В целом численность падает и в пределе стремится примерно к 1500 особей (в среднем по 30 на субпопуляцию), когда обобщенная приспособленность приближается к 1.

Можно отметить, что схожие режимы возникают, если возмущать только начальную генетическую структуру, а значения стартовых численностей всех субпопуляций положить равными. Более того, кластеры с противоположными генотипами возникают и при неслучайных (специальных) начальных условиях, однако требуется длительный их подбор. Вместе с тем формирование таких кластеров возможно не только при «искусственном» ограничении роста численности ($s_1=s_3=0$), но и при положительных, и неравных значениях параметров отбора гомозигот, когда суммарная численность возрастает. Обнаружено, что вариация s_1 и s_3 при $s_2 < 0$ влияет на продолжительность переходного процесса и скорость роста.

Также можно отметить, что вариация параметров связи m и S прямо влияет на скорость «синхронизации» и время сглаживания различий генетических структур на удаленных участках, а также на форму и число отмеченных полос (кластеров). Например, при больших m полосы на пространственно-временной диаграмме становятся толще, а при малых – тоньше, а также растет их общее число. Вариация S в основном влияет на толщину полосы (размер кластера) с гетерозиготами между полосами с гомозиготами.

Пространственно-временные режимы в системе миграционно связанных популяций при случайной миграции

Более интересные режимы пространственно-временной динамики возникают при использовании случайной матрицы связи, которая описывает случайный дрейф особей. Рассмотрим ситуацию, когда случайными оказываются как направление, так и доля мигрантов, которая случайно изменяется от сезона к сезону.

Для лучшего понимания процедуры генерации случайной матрицы связи необходимо не-

много переписать уравнения (8)-(9). Внесем множитель $m/(2S)$ в матрицу M , а множитель $1 - m$ поместим на ее главную диагональ. В этом случае матрица M примет вид:

$$M = \begin{pmatrix} \ddots & \dots & 0 & & \ddots \\ \dots & \mu_{i-2,i-1} & \dots & 0 & \\ \dots & 1 - \eta_{i-1} & \mu_{i-1,i} & \dots & 0 \\ \dots & \mu_{i,i-1} & 1 - \eta_i & \mu_{i,i+1} & \dots \\ 0 & \dots & \mu_{i+1,i} & 1 - \eta_{i+1} & \dots \\ & 0 & \dots & \mu_{i+2,i+1} & \dots \\ \ddots & & 0 & \dots & \ddots \end{pmatrix},$$

где величина

$$\eta_j = \sum_{\substack{i=0 \\ i \neq j}}^n \mu_{i,j}$$

равна долям особей (эмигрантов), покидающих j -й участок. Ясно, что в столбцах матрицы M стоят коэффициенты, характеризующие отток особей из j -й субпопуляции, которые пополняют все остальные, включая саму себя с долей $1 - \eta_j$. Для заданной таким образом матрицы связи уравнения (8)-(9) значительно упрощаются и приобретут вид:

$$\begin{cases} q_k^{(i)}(t+1) = \frac{1 + s_k}{G^{(i)}(t)} \sum_{j=i-S}^{i+S} M_{i,j} \frac{N^{(j)}(t)}{N^{(i)}(t)} q_k^{(j)*}(t+1), \\ N^{(i)}(t+1) = \sum_{j=i-S}^{i+S} M_{i,j} \bar{W}^{(j)} N^{(j)}(t), \end{cases} \quad (10)$$

где в величине

$$G^{(i)} = \sum_{j=i-S}^{i+S} M_{i,j} \frac{N^{(j)}}{N^{(i)}} \bar{W}^{(j)}$$

суммирование выполняется по всем элементам.

Очевидно, что в системе (10) при постоянной миграции недиагональные элементы матрицы M равны $m/(2S)$ или 0, а диагональные $1 - m$. Раскрыв знак суммы в системе (10), несложно убедиться, что правые части уравнений (8)-(9) и (10) полностью совпадают.

Для описания случайного дрейфа для каждого номера сезона t коэффициенты матрицы M вычисляются независимо по следующему алгоритму. Недиagonalные элементы j -го столбца, расположенные не далее, чем S , выбираются случайно так, чтобы их сумма не превосходила силу связи m . Для этого с помощью генератора равномерно распределенных случайных чисел выбирается $2S$ случайных чисел: $0 < \delta_i < 1$, $\delta_i \sim U[0,1]$, которые масштабируются согласно формуле:

$\mu_{i,j} = m\delta_i/(2S)$ ($j - S \leq i \leq j + S$ и $i \neq j$). В этом случае диагональный элемент матрицы связи имеет вид:

$$1 - \eta_j = 1 - \sum_{\substack{i=0 \\ i \neq j}}^n \mu_{i,j} \leq 1 - m.$$

Для создания независимых случайных величин для каждого номера t столбца j выбирается уникальное затравочное число на основе системного времени.

Рассмотрим режимы пространственно-временной динамики системы (8)-(9) или (10) при случайной матрице связи. Будем рассматривать те же, что и выше, значения параметров, а также аналогичный подход для генерации случайных начальных условий.

Заметим, что при случайной матрице связи доля эмигрантов от общей численности не превосходит $1 - m$ ($\eta_i \rightarrow m$ при $S \rightarrow n/2$) и в целом участки связаны слабее, чем в прошлом примере с постоянной матрицей. Поэтому формируемые полосы (кластеры) тоньше, а их число больше. На рис. 2 показан пример динамики системы (10) с двумя полосами – тонкой и толстой, которые существуют достаточно продолжительное время (более 2000 сезонов). Как и ранее, между кластерами с гомозиготами противоположных форм (AA и aa) расположены небольшие кластеры с гетерозиготами, где за счет миграции происходит постоянная гибридизация и субпопуляции оказываются полиморфными. На рис. 2b такие участки выделены серым прямоугольником.

В отличие от постоянной миграции полосы на диаграмме пространственно-временной динамики при случайной матрице связи имеют выраженный наклон, связанный с бегущей волной численностей и частот (рис. 2a). Волна проявляется в том, что после переходного процесса максимумы и минимумы численностей движутся вдоль ареала то в одну, то в другую сторону, но не совершают по нему полного оборота. Кроме того, существует четкая связь между формой волны численностей и волны (кластера) частот генотипов. Рассмотрим особенности этих волн подробнее.

Мигранты из субпопуляции с большой численностью с большей вероятностью состоят из гомозигот, которые сильно влияют на частоты соответствующих генотипов, и вносят большой вклад в рождаемость. Поэтому численность в этих участках, если там присутствовали гетерозоты, начинает расти быстрее, а кластер продвигается влево или вправо по ареалу. С другой стороны,

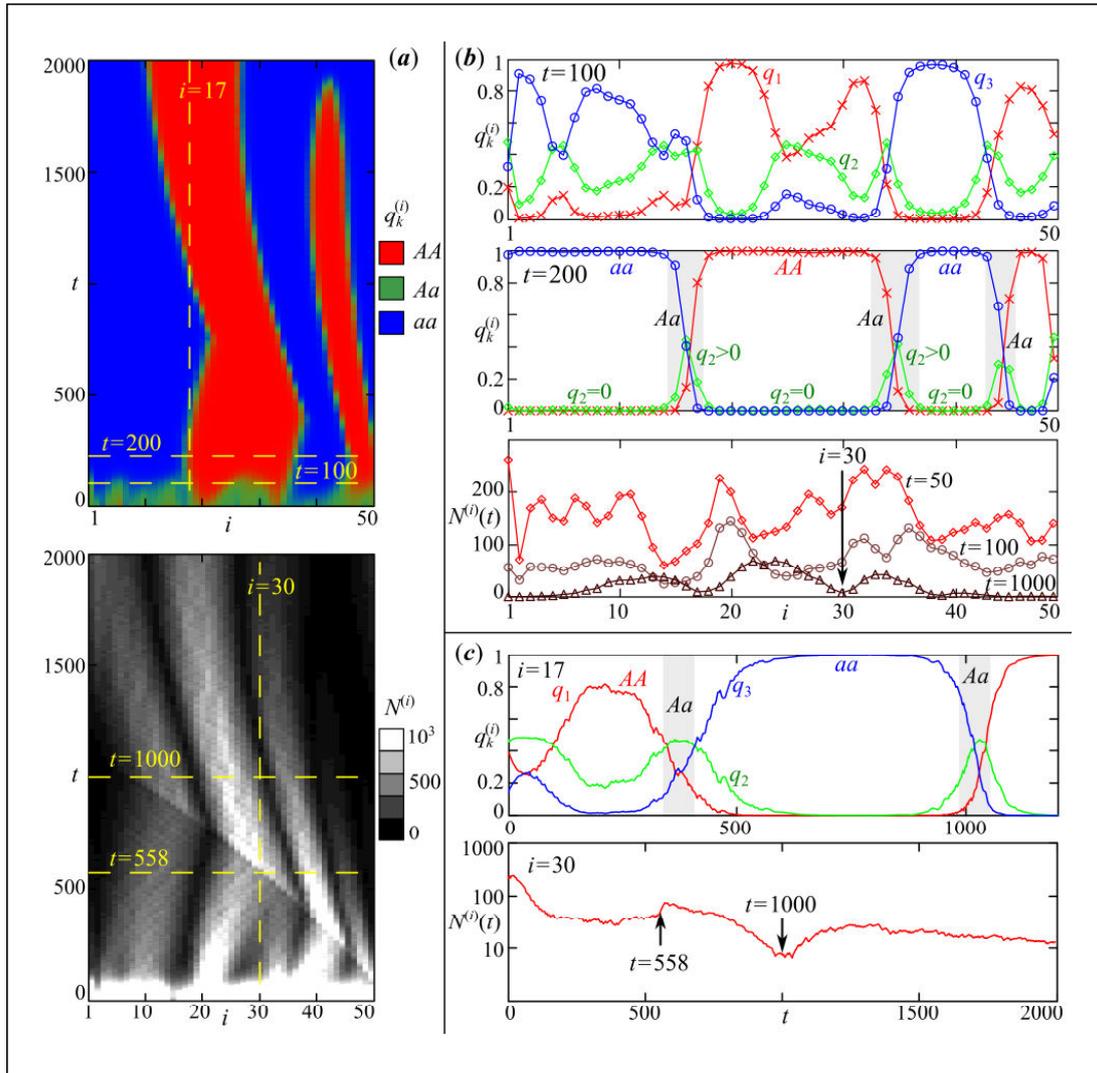


Рис. 2. Пространственно-временная динамика частот генотипов и численностей в системе миграционно связанных популяций при случайной матрице связи, проявляющаяся в бегущих волнах с чередованием направлений

Fig. 2. Spatial-temporal dynamics of genotype frequencies and population number in a system of populations coupled by random migration matrix and dynamics, which manifests itself in traveling waves with alternating directions

малочисленная субпопуляция более чувствительна к изменениям частот даже при слабой связи, что также способствует движению кластера. Начальное направление движения волны, вероятнее, задается начальной неоднородностью, а не случайным характером матрицы связи, поскольку в матрице M наблюдается достаточно случайное чередование направлений наиболее интенсивной миграции слева направо ($\eta_{i+1,j} > \eta_{i-1,j}$) или справа налево ($\eta_{i-1,j} > \eta_{i+1,j}$). Стоит отметить, что при $S=1$ в каждой новой генерации матрицы M (при разных t) достаточно вероятно появление повторов

(для t и $t+1$) направлений миграции для отдельных номеров участков. Однако эти повторы в целом случайны и не способны задать преобладающее направление волны, которое сохранится в течение сотен поколений. Кроме того, в начальный момент времени субпопуляции генетически неоднородны, и разные генотипы оказывают противоположное влияние на рост популяции: гомозиготы увеличивают скорость роста, гетерозиготы – снижают. Отметим, что большое число численных экспериментов при разных генерациях начальных условий показывает, что направление волн меняется достаточно случайно.

Волны численностей и частот с определенной периодичностью меняют свое направление. В нижней части рис. 2а можно заметить, что наклон черных и белых полос сохраняется, пока не упрутся в линию, на которой численность испытывает скачок. На рис. 2с показано, что численность 30-й субпопуляции резко и без переходных значений подскакивает в 558-м поколении и меняет характер динамики. Если до 558-го поколения число гомозигот медленно возрастало, то примерно в 558-м сезоне произошел значительный приток гомозигот противоположного типа или гетерозигот, и рост сменился падением за счет появления гибридов с низкой приспособленностью. Генетическая структура при этом не успевает существенно измениться. Падение численности вплоть до

1000-го поколения сопровождается достаточно медленным ростом частоты гетерозигот, которая при $t=1000$ достигает максимума. Численность после этого остается низкой. Через несколько поколений в 30-й субпопуляции число гибридов снижается, растет число гомозигот, генетическая структура меняется на противоположную (с AA на aa), а численность начинает возрастать.

Намного ярче перечисленные динамические режимы и волны можно проследить, если увеличить время моделирования. На рис. 3 показана динамика 5000 поколений при других начальных условиях. За это время некоторые субпопуляции ($i=18$) успевают 7 раз поменять свою генетическую структуру. На рис. 3с видно, что каждый резкий подъем численности приходится примерно

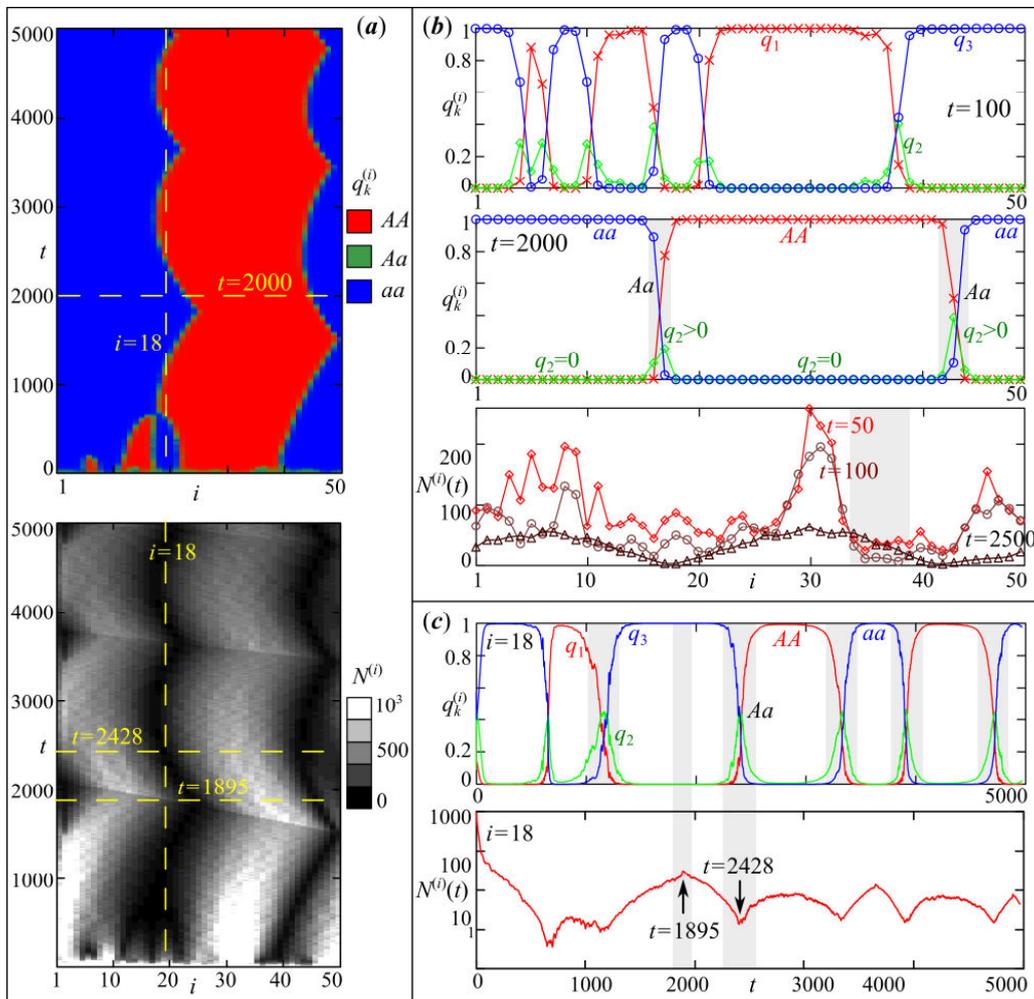


Рис. 3. Пространственно-временная динамика частот генотипов и численностей в системе миграционно связанных популяций при случайной матрице связи

Fig. 3. Spatial-temporal dynamics of genotype frequencies and population abundances in a system of populations coupled by random migration matrix

на середину участка с постоянной генетической структурой (AA или aa), а минимум на периоды активной гибридизации (появления большого числа гетерозигот) и последующей смены состава гомозигот на противоположный тип (с AA на aa , или с aa на AA). Два этих события ($t=1895$ и $t=2428$) выделены стрелками и серым прямоугольником на графиках частот и численностей (рис. 3с).

Интересно показать, что при общем снижении численности (суммарная численность стремится к 1000 особям), численность отдельных субпопуляций после переходного процесса может немного вырасти из-за перераспределения особей и того, что они концентрируются в отдельных участках ареала. Например, в 2500-м поколении численности с 34 по 38 субпопуляцию оказываются выше, чем в предыдущие сезоны ($t=50$ и $t=100$). На третьем графике рис. 3b группа этих субпопуляций выделена серым прямоугольником. В других же участках численности имеют близкие к нулю значения.

Отметим, что при положительных и неравных приспособленностях гомозигот ($s_1 > 0$, $s_3 > 0$ и $s_1 \neq s_3$) также возникает отмеченный тип волн численностей и частот. Однако после окончательного формирования кластеров с гомозиготами разных типов (AA и aa) численности могут только неограниченно возрастать. В результате волны хоть и способны менять направление движения и изгибаться, но существуют непродолжительное время. Вместе с тем снижение приспособленности для гетерозигот ($s_2 < 0$) способно до определенной степени сдерживать рост численности и увеличить «время жизни» волн. При снижении s_2 в переходной динамике численность возрастает значительно медленнее или вообще переходит к падению, а в субпопуляциях, зажатых между кластерами, даже небольшое число гетерозигот способно сдерживать рост общей численности. В результате увеличивается «время жизни» волны, а его форма оказывается еще более затайливой, чем при $s_1 = s_3 = 0$.

Таким образом, в системе популяций на кольцевом ареале возможно формирование нескольких больших групп генетически однородных мономорфных субпопуляций (кластеров), между которыми располагается небольшое число полиморфных субпопуляций, где активно идет гибридизация. В результате в разных частях однородного ареала возникают и, при определенных условиях, сохраняются существенные генетические различия, т.е. наблюдается первичная генетическая дивергенция. В зависимости от характера миграции расположение кластеров с гомозигота-

ми будет фиксировано (при постоянной матрице миграции) или кластеры будут определенным образом перемещаться по ареалу (при случайной миграции).

Выводы

Предложена математическая модель динамики численности и эволюции в системе миграционно связанных популяций, проживающих на одномерном кольцевом ареале. При всей своей простоте модель позволяет описывать механизмы возникновения и сохранения на однородном ареале существенных генетических различий (дивергенции), сопровождаемых неоднородностью в частотах генотипов и численностях.

Показано, что дивергенция, возможная при пониженной приспособленности гетерозигот, возникает из-за начальных возмущений численностей и частот и процессов синхронизации динамики связанных субпопуляций. Характер связи описывается матрицей миграции, от вида которой зависят форма и динамика кластеров мономорфных и полиморфных субпопуляций.

При постоянной миграции соседние субпопуляции связаны примерно одинаково. Сила связи, влияющая на частоты генотипов, зависит только от соотношения численностей участков, откуда направлен поток мигрантов, и численности принимающего участка. Для численностей сила связи абсолютно равная. При таком характере связи (симметричная) миграция стремится сгладить начальные возмущения численностей. В результате соотношения численностей со временем стремятся к 1, и для частот связь также оказывается симметричной. Поэтому неоднородность в частотах со временем также сглаживается. По всей видимости, именно поэтому при постоянной миграции на диаграмме пространственно-временной динамики кластеры имеют вид статичных вертикальных полос.

При случайной миграции число особей, покидающих локальную популяцию (эмигранты), случайно. Поэтому некоторые участки ареала изначально связаны слабее, чем другие, и возникает множество разнонаправленных направлений движения особей, которые сменяют друг друга от одного поколения к другому. Это усложняет синхронизацию динамики численности и удлиняет время ее достижения. Поэтому направление движения кластеров полиморфных и мономорфных субпопуляций по ареалу, по всей видимости, связано с начальной неоднородностью. При любом характере связи (постоянный или случайный) поток генов из многочисленной субпопуляции выше, чем

из малочисленной. Вместе с тем при постоянной миграции из любой субпопуляции равное число особей перемещается влево и вправо. Поэтому при отсутствии прочих факторов со временем различия численностей и генотипов сгладятся, и весь ареал будет заселен равномерно. При случайной же миграции число мигрантов неравное в противоположных направлениях и вектор движения кластера, заданный начальными условиями, способен сохраняться достаточно долго. Показано, что из-за неизбежного столкновения движущихся кластеров с противоположными формами гомозигот возникает определенная периодичность смены генотипов на фиксированном участке, связанная с изменениями репродуктивных возможностей при гибридизации особей. Смена генотипа при этом меняет направление движения кластера.

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

ЛИТЕРАТУРА:

1. Базыкин А.Д. Пониженная приспособленность гетерозигот в системе смежных популяций // Генетика. 1972. Т. 8. № 11. С. 155–161.
2. Жданова О.Л., Фрисман Е.Я. О генетической дивергенции миграционно-связанных популяций: современное моделирование по результатам экспериментов Ю.П. Алтухова с соавторами // Генетика. 2023. Т. 59, № 6. С. 708–717. DOI: 10.31857/S0016675823060139.
3. Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. Кластеризация и химеры в модели пространственно-временной динамики популяций с возрастной структурой // Нелинейная динамика. 2018. Т. 14, № 1. С. 13–31. DOI: 10.20537/nd1801002.
4. Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. Простая и сложная динамика в модели эволюции двух миграционно связанных популяций с непересекающимися поколениями // Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. 2022. Т. 30, № 2. С. 208–232. DOI: 10.18500/0869-6632-2022-30-2-208-232.
5. Стрелкова Г.И., Анищенко В.С. Пространственно-временные структуры в ансамблях связанных хаотических систем // Успехи физических наук. 2020. Т. 190, № 2. С. 160–178. DOI: 10.3367/ufne.2019.01.038518.
6. Фрисман Е.Я. Первичная генетическая дивергенция (Теоретический анализ и моделирование). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 160 с.
7. Altrock P.M., Traulsen A., Reeves R.G., Reed F.A. Using underdominance to bi-stably transform local populations // Journal of Theoretical Biology. 2010. Vol. 267, N 1. P. 62–75. DOI: 10.1016/j.jtbi.2010.08.004.
8. Fisher R.A. On the dominance ratio // Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. 1923. Vol. 42. P. 321–341.
9. Haldane J.B.S. A Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection, Part V: Selection and Mutation // Mathematical Proceedings of the Cambridge Philosophical Society. 1927. Vol. 23, N 7. P. 838–844. DOI: 10.1017/S0305004100015644.
10. Kaneko K. Clustering, coding, switching, hierarchical, ordering, and control in network of chaotic elements // Physica D. 1990. Vol. 41. P. 137–172. DOI: 10.1016/0167-2789(90)90119-A.
11. Karlin S., McGregor J. Application of method of small parameters to multi-niche population genetic models // Theoretical Population Biology. 1972. Vol. 3, N 2. P. 186–209. DOI: 10.1016/0040-5809(72)90026-3.
12. Láruson Á.J., Reed F.A. Stability of underdominant genetic polymorphisms in population networks // Journal of Theoretical Biology. 2016. Vol. 390. P. 156–163. DOI: 10.1016/j.jtbi.2015.11.023.
13. Novak S. The number of equilibria in the diallelic Levene model with multiple demes // Theoretical Population Biology. 2011. Vol. 79. P. 97–101. DOI: 10.1016/j.tpb.2010.12.002.
14. Popovych O., Pikovsky A., Maistrenko Yu. Cluster-splitting bifurcation in a system of coupled maps // Physica D. 2002. Vol. 168. P. 106–125. DOI: 10.1016/S0167-2789(02)00499-2.
15. Silva J.A.L., Barrionuevo J.A., Giordani F.T. Synchronism in population networks with non linear coupling // Nonlinear Analysis: Real World Applications. 2009. Vol. 11, N 2. P. 1005–1016. DOI: 10.1016/j.nonrwa.2009.01.036.
16. Sundqvist L., Keenan K., Zackrisson M., Prodöhl P., Kleinhans D. Directional genetic differentiation and relative migration // Ecology and Evolution. 2016. Vol. 6, N 11. P. 3461–3475. DOI: 10.1002/ece3.2096.
17. Wright S. Evolution in Mendelian populations // Genetics. 1931. Vol. 16, N 2. P. 97–159. DOI: 10.1093/genetics/16.2.97.
18. Yeaman S., Otto S.P. Establishment and maintenance of adaptive genetic divergence under migration, selection, and drift // Evolution. 2011. Vol. 65, N 7. P. 2123–2129. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2011.01277.x.

REFERENCES:

1. Bazykin A.D. Disadvantages of heterozygotes in a system of two adjacent populations. *Genetika*, 1972, vol. 8, no. 11, pp. 155–161. (In Russ.).
2. Zhdanova O.L., Frisman E.Y. About the Genetic Divergence of Populations Coupled by Migrations: Modern Modeling Based on Experimental Results of Yu.P. Altukhov and Coauthors. *Genetika*, 2023, vol. 59, no. 6, pp. 708–717. (In Russ.). DOI: 10.31857/S0016675823060139.
3. Kulakov M.P., Frisman E.Y. Clustering and chimeras in the model of the spatial-temporal dynamics of agestructured populations. *Russian Journal of Nonlinear Dynamics*, 2018, vol. 14, no. 1, pp. 13–31. (In Russ.). DOI: 10.20537/nd1801002.
4. Kulakov M.P., Frisman E.Y. Simple and complex dynamics in the model of evolution of two populations coupled by migration with non-overlapping generations. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*, 2022, vol. 30, no. 2, pp. 208–232. (In Russ.). DOI: 10.18500/0869-6632-2022-30-2-208-232.
5. Strelkova G.I., Anishchenko V.S. Spatio-temporal structures in ensembles of coupled chaotic systems. *Uspekhi fizicheskikh nauk*, 2020, vol. 190, no. 2, pp. 160–178. (In Russ.). DOI: 10.3367/ufne.2019.01.038518.
6. Frisman E.Y. *Pervichnaya geneticheskaya divergentsiya (Teoreticheskii analiz i modelirovanie)* (Primary genetic divergence (Theoretical analysis and modeling)). Vladivostok: FESC AS USSR, 1986. 160 p. (In Russ.).
7. Altrock P.M., Traulsen A., Reeves R.G., Reed F.A. Using underdominance to bi-stably transform local populations. *Journal of Theoretical Biology*, 2010, vol. 267, no. 1, pp. 62–75. DOI: 10.1016/j.jtbi.2010.08.004.
8. Fisher R.A. On the dominance ratio. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 1923, vol. 42, pp. 321–341.
9. Haldane J.B.S. A Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection, Part V: Selection and Mutation. *Mathematical Proceedings of the Cambridge Philosophical Society*, 1927, vol. 23, no. 7, pp. 838–844. DOI: 10.1017/S0305004100015644.
10. Kaneko K. Clustering, coding, switching, hierarchical, ordering, and control in network of chaotic elements. *Physica D*, 1990, vol. 41, pp. 137–172. DOI: 10.1016/0167-2789(90)90119-A.
11. Karlin S., McGregor J. Application of method of small parameters to multi-niche population genetic models. *Theoretical Population Biology*, 1972, vol. 3, no. 2, pp. 186–209. DOI: 10.1016/0040-5809(72)90026-3.
12. Láruson Á.J., Reed F.A. Stability of underdominant genetic polymorphisms in population networks. *Journal of Theoretical Biology*, 2016, vol. 390, pp. 156–163. DOI: 10.1016/j.jtbi.2015.11.023.
13. Novak S. The number of equilibria in the diallelic Levene model with multiple demes. *Theoretical Population Biology*, 2011, vol. 79, pp. 97–101. DOI: 10.1016/j.tpb.2010.12.002.
14. Popovych O., Pikovsky A., Maistrenko Yu. Cluster-splitting bifurcation in a system of coupled maps. *Physica D*, 2002, vol. 168, pp. 106–125. DOI: 10.1016/S0167-2789(02)00499-2.
15. Silva J.A.L., Barrionuevo J.A., Giordani F.T. Synchronism in population networks with non linear coupling. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, 2009, vol. 11, no. 2, pp. 1005–1016. DOI: 10.1016/j.nonrwa.2009.01.036.
16. Sundqvist L., Keenan K., Zackrisson M., Prodöhl P., Kleinhan D. Directional genetic differentiation and relative migration. *Ecology and Evolution*, 2016, vol. 6, no. 11, pp. 3461–3475. DOI: 10.1002/ece3.2096.
17. Wright S. Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, 1931, vol. 16, no. 2, pp. 97–159. DOI: 10.1093/genetics/16.2.97.
18. Yeaman S., Otto S.P. Establishment and maintenance of adaptive genetic divergence under migration, selection, and drift. *Evolution*, 2011, vol. 65, no. 7, pp. 2123–2129. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2011.01277.x.

ON PRIMARY GENETIC DIVERGENCE IN A SYSTEM OF POPULATIONS IN A RING AREA

M.P. Kulakov, E.Ya. Frisman

The article proposes and studies a discrete time model of the number dynamics and genotype frequencies in a one-dimensional ring of populations coupled by migration. We consider panmictic populations with Mendelian rules of inheritance and monolocus selection directed against heterozygotes. The model has two layers of connected maps (ensembles). The first layer describes the number dynamics in each local site, including migration from adjacent sites. The growth rates of each subpopulation depend on the genotype frequencies, which change during evolution towards one of the limiting genetic structures. The second level describes the dynamics of genotype frequencies, considering the fact that gene influx depends on the ratio of population abundance. Here, the more numerous is the population giving the migrant flow (or less numerous is the receiving population), the stronger is the gene flow. We have considered two variants of migration: constant (deterministic), in which the fraction of migrants is fixed, and random, in which the number of emigrants from the local population is chosen randomly (random drift) and is not constant. The model studies the conditions and mechanisms of differentiation by genotypes between different parts of a homogeneous range (divergence). It has been shown that with reduced fitness of heterozygotes, spatial-temporal dynamics are characterized by stripes where homozygotes predominate. Between the stripes with opposite forms (alleles), there locate the stripes with heterozygotes, their existence supporting due to migrations from opposite sites. With deterministic migration, this pattern exists for a short time and most often appears as vertical stripes. With random drift, the stripes take the form of traveling waves, which persist for a long time under certain limitations on population growth. The authors show that significant differences inevitably arising in the number and dynamics patterns in different parts of the area, are caused by divergence.

Keywords: genetic divergence, population, migration, spatial-temporal dynamics.

Reference: Kulakov M.P., Frisman E.Ya. On primary genetic divergence in a system of populations in a ring area. *Regional'nye problemy*, 2024, vol. 27, no. 1, pp. 36–49. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2024-27-1-36-49.

Поступила в редакцию 25.01.2024

Принята к публикации 22.03.2024

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ. БИОЛОГИЯ

Научная статья
УДК 517.9:574.34

ОСОБЕННОСТИ СИНХРОНИЗАЦИИ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ В СИСТЕМЕ ТРЕХ МИГРАЦИОННО СВЯЗАННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

И.Г. Суходоев, М.П. Кулаков, Е.В. Курилова, Е.Я. Фрисман
Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
ул. Шолом-Алейхема 4, г. Биробиджан, 679016,
e-mail: sukhodoevv@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8399-3359>;
e-mail: k_matvey@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7060-2731>;
e-mail: katkurilova@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9104-1032>;
e-mail: frisman@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1629-2610>

Статья посвящена исследованию синхронизации колебаний (циклов) в системе трех популяций, связанных с помощью миграции в кольцо. Рассматривается модель динамики численности с дискретным временем, представляющая собой систему трех идентичных логистических отображений, которые диссипативно связаны между собой. Построены одномерные бифуркационные диаграммы (деревья), дополненные показателем захвата фаз колебаний (циклов) численностей популяций на смежных участках. Проведен ряд численных экспериментов, которые демонстрируют фазовую мультистабильность – сосуществование циклов с разными фазами. Используя качественные методы исследования динамических систем, построен полный фазовый портрет модели, показывающий, что в фазовом пространстве существует несколько периодических точек, соответствующих элементам синхронных и несинхронных циклов. Исследуются условия устойчивости 2- и 3-цикла. Показано, что два этих цикла представлены тремя возможными вариантами: 1) полностью синхронный режим, когда значения численностей в трех популяциях совпадают в любой момент времени; 2) частично синхронный режим, когда значения численностей совпадают только для двух популяций, 3) несинхронный (несинфазный), когда все три численности принимают различные значения. Для 2-цикла третий вариант неустойчив и возможен как часть длительного переходного процесса. Обнаружено, что для 3-цикла помимо синхронного и частично синхронного режима возможно устойчивое несинфазное поведение сразу трех популяций. Показано, что устойчивые и неустойчивые периодические точки лежат на определенных поверхностях (инвариантных многообразиях), которые отделяют друг от друга области притяжения режимов с разной степенью фазовой синхронизации.

Ключевые слова: популяция, миграция, циклы, синхронизация, фазовый портрет, бифуркация.

Образец цитирования: Суходоев И.Г., Кулаков М.П., Курилова Е.В., Фрисман Е.Я. Особенности синхронизации динамики численности в системе трех миграционно связанных популяций // Региональные проблемы. 2024. Т. 27, № 1. С. 50–61. DOI: 10.31433/2618-9593-2024-27-1-50-61.

Введение

Одним из направлений изучения популяций и сообществ животных являются исследования динамики как отдельно взятых локальных групп особей, так и систем популяций, взаимодействующих между собой за счет миграции особей, которая может носить постоянный или сезонный характер. Необходимость рассматривать системы миграционно связанных популяций, образующих

метапопуляцию, объясняется тем, что многие виды животных отличаются неравномерным распределением особей по ареалу. Это выражается в том, что на изучаемой территории имеется несколько связанных местообитаний, занятых особями одного биологического вида. Элементарным объектом изучения при этом является локальная популяция, которая может демонстрировать регулярную, периодическую или нерегулярную динамику.

При исследовании системы миграционно связанных популяций особое внимание уделяется изучению особенностей полной и фазовой синхронизации динамики между разными местобитаниями (участками). Давно известна роль синхронизации для сохранения и устойчивого развития миграционно связанных популяций на ареалах разного размера [7–9, 12, 13, 15, 17, 18]. В частности, в простейших моделях динамики метапопуляций показано, что полная синхронизация является тревожным симптомом [13], при котором катастрофическое снижение численности лишь на одном участке увеличивает риск полного вымирания на всем ареале [12]. С другой стороны, показано, что переход от полной синхронизации к противофазной глобально стабилизирует динамику системы равновеликих и симметрично связанных популяций за счет расширения бассейнов притяжения противофазных режимов [7, 8, 15, 17, 18].

Существует несколько подходов к изучению синхронизации динамики связанных популяций с применением дифференциальных или разностных уравнений, описывающих процессы с непрерывным или дискретным временем. Обычно используются либо качественные методы, связанные с анализом устойчивости состояний равновесия, либо методы численного анализа, сопровождаемые проведением большого числа экспериментов и количественным анализом режимов динамики. В последнем случае на основе методов исследования связанных отображений (или связанных осцилляторов), а также различных показателей коллективной динамики количественно идентифицируется тип динамического поведения [1].

Отметим, что с биологической точки зрения несколько слабо связанных популяций одного вида, имеющих синхронную или синфазную динамику, могут быть приняты за одну большую популяцию (кластер), а несинхронные им – как популяции меньшего размера. Вместе с тем незначительное изменение силы связи может привести к возникновению противофазных колебаний численностей локальных популяций или частичной синхронизации [6].

Исследование поведения диссипативно связанных автоколебательных осцилляторов является фундаментальной задачей теории колебаний и нелинейной динамики [1, 3, 10]. Так, А.П. Кузнецов в своей работе [2] описал динамику трех связанных генераторов, способных демонстрировать автономные квазипериодические колебания, и провел сравнение полученных результатов со случаем трех связанных осцилляторов Ван дер Поля.

В работе [1] при рассмотрении цепочки трех диссипативно связанных автоколебательных осцилляторов с неидентичными управляющими параметрами показана возможность возникновения как полной синхронизации осцилляторов, двух- и трехчастотной квазипериодичности, так и полной широкополосной синхронизации, возникающей при сколь угодно большой величине частотной расстройки [16].

В последнее время особое внимание уделяется задаче о трех- (и более) частотной синхронизации [4, 5] в контексте феномена синхронизации квазипериодических колебаний. Так, в [5] рассмотрена динамика цепочки трех идентичных осцилляторов [1]. В работе [11] исследуются механизмы появления и исчезновения режимов полной синхронизации хаоса в кольце из трех логистических отображений с симметричной диссипативной связью, рассматриваются типичные колебательные режимы и переходы между ними. Исследованы некоторые механизмы формирования кластеров синхронных популяций в цепочке из большого числа миграционно связанных популяций [6].

Данная работа развивает подходы и методы исследования систем связанных популяций. Рассматривается кольцевая система из трех миграционно связанных популяций с непересекающимися поколениями, которая описывается моделью с дискретным временем. Исследуются особенности динамики и условия фазовой синхронизации циклов разных периодов (длин) в зависимости от параметров роста и силы связи. Отметим, что подобная модель для двух связанных популяций, динамика которых описывается уравнением Ферхюльста, была исследована ранее в [7]. Можно ожидать наследования части свойств динамики, обусловленных синхронизацией и мультистабильностью, а также появления новых эффектов, невозможных для двух популяций.

Модель динамики численности трех миграционно связанных популяций

Рассмотрим случай, когда на некоторой территории существует три локальных популяции (субпопуляции), заселяющие сопредельные местообитания и связанные миграцией особей. Объектом моделирования могут выступать обособленные группы животных (стада, стаи), изолированные друг от друга и совершающие сезонные миграции между тремя участками.

В этом случае взаимодействие трех популяций может быть схематично изображено в виде графа с замкнутыми вершинами (цикла), показанного на рис. 1. Обозначим через x , y и z численно-

сти популяций на первом, втором и третьем участках соответственно. Стрелки на рис. 1 указывают направления перемещения особей, а коэффициенты m_{ij} (где $i, j=1, 2, 3$) обозначают долю особей, перемещающихся из i -й популяции в j -ю. Интенсивность таких миграций определяется численностью той субпопуляции, откуда и куда происходят миграции.

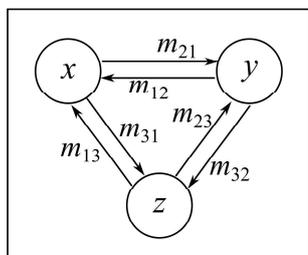


Рис. 1. Схематическое изображение системы трех миграционно связанных популяций

Fig. 1. Scheme of interaction of three populations coupled by migration

В дальнейшем будем рассматривать случай полной идентичности субпопуляций с симметричным характером миграционного взаимодействия. То есть предполагается, что скорости роста и число особей, покинувших популяцию (иммигрантов) и пришедших в нее (эмигрантов), имеют сходные значения ($m_{ij}=m$), а условия проживания для всех трех популяций являются одинаковыми.

Будем считать, что воспроизводство носит сезонный характер, а миграция осуществляется в промежутках между сезонными размножениями, причем расселение происходит после периода размножения и носит диссипативный характер. Такой характер связи предполагает, что эмигранты становятся неотличимыми от местных особей и сразу принимают участие в размножении, что влияет на мгновенную численность особей, сглаживает различия численностей и характер локальной динамики.

Таким образом, уравнения динамики численности трех миграционно связанных популяций имеют вид:

$$\begin{cases} x_{n+1} = f(x_n)(1-2m) + m(f(y_n) + f(z_n)), \\ y_{n+1} = f(y_n)(1-2m) + m(f(x_n) + f(z_n)), \\ z_{n+1} = f(z_n)(1-2m) + m(f(x_n) + f(y_n)), \end{cases} \quad (1)$$

где x_n, y_n и z_n – численности в n -й сезон размножения, m – коэффициент миграции ($0 \leq m \leq 0.5$), рав-

ный доле от численности каждой популяции после размножения, которые пополняют два связанных с ней участка. Функция $f(x)$ описывает локальный рост популяции со следующими свойствами: $f(0)=a$ и $df/dx < 0$, где a – максимальная скорость роста популяции. Такой вид функции позволяет описать плотностную регуляцию численности: максимальный рост наблюдается при низкой численности, когда внутривидовая конкуренция за ресурсы минимальна, а с ростом численности конкуренция усиливается и рост замедляется.

Рассмотрим функцию f в виде дискретного аналога модели Ферхюльста, т.е. $f(x_n) \equiv ax_n(1-x_n/K)$, где K – экологическая ниша популяции. Путем несложной замены переменных $Kx_n \rightarrow x_n, Ky_n \rightarrow y_n, Kz_n \rightarrow z_n$ от уравнений (1) можно перейти к модели с относительными численностями:

$$\begin{cases} x_{n+1} = a x_n(1-x_n)(1-2m) + \\ + a m(y_n(1-y_n) + z_n(1-z_n)), \\ y_{n+1} = a y_n(1-y_n)(1-2m) + \\ + a m(x_n(1-x_n) + z_n(1-z_n)), \\ z_{n+1} = a z_n(1-z_n)(1-2m) + \\ + a m(x_n(1-x_n) + y_n(1-y_n)). \end{cases} \quad (2)$$

Система (2) имеет тривиальную $\bar{x}_0 = \bar{y}_0 = \bar{z}_0 = 0$ и нетривиальную $\bar{x}_1 = \bar{y}_1 = \bar{z}_1 = (a-1)/a = h$ особые точки. Очевидно, что условия их устойчивости аналогичны условиям одномерного уравнения $x_{n+1} = ax_n(1-x_n/K)$: тривиальная точка устойчива при $0 < a < 1$, нетривиальная при $1 < a < 3$. Потеря устойчивости ненулевой точки происходит согласно каскаде удвоения периода, в результате которого при $3 < a \leq 4$ динамика демонстрирует пилообразные колебания численности (циклы), подчиняющиеся универсальности Фейгенбаума.

Наличие трех связанных популяций с циклами одного периода приводит к тому, что из-за различий в начальных значениях пики численностей могут изначально не совпадать, т.е. не совпадают фазы колебаний. Однако при определенных условиях миграция способна «сблизить» и синхронизировать эти колебания, даже в случае слабой связи. Либо несинхронные режимы окажутся устойчивыми и будут наблюдаться неограниченно долго (при $n \rightarrow \infty$ и $m > 0$). Под несинхронными режимами будем понимать такие режимы динамики двух или более популяций, периоды или фазы колебаний которых не совпадают. Более строго, если

$$\operatorname{argmin}_{0 \leq \delta < \delta} \sup \|x_n - y_{n+\tau}\| = 0$$

при $n \rightarrow \infty$ (T – максимальный для x_n и y_n период

колебаний), то динамика фазовых переменных x и y синхронная (синфазная). Если

$$\operatorname{argmin}_{0 \leq \delta < \delta} \sup \|x_n - y_{n+\tau}\| > 0,$$

то несинхронная (несинфазная).

Вместе с тем давно известно, что в системах разного числа связанных отображений полностью синхронные режимы ($|x_n - y_n| = 0$ при $n \rightarrow \infty$), для которых совпадают фазы и периоды циклов, могут сосуществовать с несинхронными режимами, когда нет совпадения фаз или периодов. В этом случае говорят о фазовой мультистабильности режимов динамики, при которой в зависимости от начальных условий в системе (2) в асимптотическом случае возможно несколько режимов, отличающихся фазами колебаний переменных x_n , y_n и z_n относительно друг друга (с разными значениями τ).

Для системы двух связанных отображений хорошо известно, что синхронные режимы всегда рождаются в результате первого удвоения периода неподвижной точки, т.е. при $a > 3$ [7, 8, 10, 15, 17]. Граница существования и устойчивости несинхронных режимов зависит от коэффициента миграции m , а при $m=0$ она, очевидно, совпадает с границей $a=3$ для синхронных режимов. С ростом m несинхронные режимы возможны при более высоких значениях a . Можно ожидать, что аналогичный сценарий наблюдается в системе (2).

Очевидно, что в системе трех связанных популяций, демонстрирующих колебания с периодом 2 (2-цикл), возможно две ситуации: синхронны все три популяции или лишь две, а третья несинхронная (несинфазная) с ними. Несинхронную динамику сразу трех популяций можно ожидать для циклов больших периодов, например, 3-цикла.

Рассмотрим условия формирования несинхронных режимов на примере 2- и 3-цикла.

Формирование синхронных и несинхронных режимов

Для исследования качественных перестроек (бифуркаций) в системе (2) построим одномерную бифуркационную диаграмму при изменении параметра a и фиксированном значении m . Для этого будем изменять величину a в допустимом диапазоне (для системы (2) $1 < a \leq 4$) с некоторым малым шагом $\Delta > 0$: $a_i = a_0 + \Delta i$ ($i=0, 1, 2, \dots$). Для каждого a_i строится 5000 итераций уравнений (2) и 200 последних помещаются на координатную плоскость (a, x) , (a, y) или (a, z) . Если при этом несколько элементов последовательности $\{(x_n, y_n, z_n), n=4801, 4802, \dots, 5000\}$ имеют достаточно близкие значения, то соответствующие точки сольются и на диаграмме останется небольшая их часть. Ко-

личество оставшихся точек для фиксированного a_i указывает на период колебаний (длину цикла). Если элементы (x_n, y_n, z_n) образуют плотное облако точек, то можно говорить о сложном нерегулярном поведении. Отметим, что модель (2) демонстрирует мультистабильность, когда выбор начальной точки существенно влияет на характер и синхронизацию динамики переменных x_n , y_n и z_n . Озвученная классическая процедура построения бифуркационных диаграмм обычно выполняется двумя способами: для каждого значения a_i стартовая точка (x_0, y_0, z_0) фиксирована (построение бифуркационной диаграммы без наследования) или изменяется, когда она является последней точкой исследуемой системы для предыдущего значения a_{i-1} (с наследованием).

Построим бифуркационные диаграммы двумя указанными способами. На рис. 2а изображено две совмещенных диаграммы с наследованием (красные точки) и без наследования (синие точки). По диаграмме видно, что при $a = 2.8$ нетривиальная неподвижная точка системы (2) устойчива до $a = 3$. В данном случае с ростом параметра a и при наследовании стартовой точки, по сути, прослеживается каскад удвоения периода только синхронных режимов, который, очевидно, аналогичен каскаду в одномерном уравнении: $x_{n+1} = ax_n(1-x_n)$. Поскольку уже при $a = 2.8$ траектория модели достигает равных значений фазовых переменных $(a-1)/a$, следующая стартовая точка даже для $a > 3$ может привести только к синхронным режимам ($x_n = y_n = z_n$).

В процедуре без наследования начальная точка подбирается таким образом, чтобы обеспечить несинхронную динамику для тех значений a , для которых она возможна. Однако в области параметров, где возможны лишь синхронные режимы, траектория неизбежно сходится к синхронному режиму (поскольку других нет), и синие точки сливаются с красными. Вместе с тем после некоторого критического значения a в модели происходит ряд качественных перестроек и траектория все же достигает устойчивого несинфазного режима, а на диаграмме в стороне от красных точек наблюдаются синие, соответствующие несинфазному поведению двух популяций (рис. 2а). Несложно заметить, что такие режимы появляются довольно жестко, а их последующие бифуркации происходят позже (при более высоких значениях a), чем для синхронных режимов. Кроме того, увеличение коэффициента миграции m еще дальше отодвигает точки бифуркаций синфазных и не-

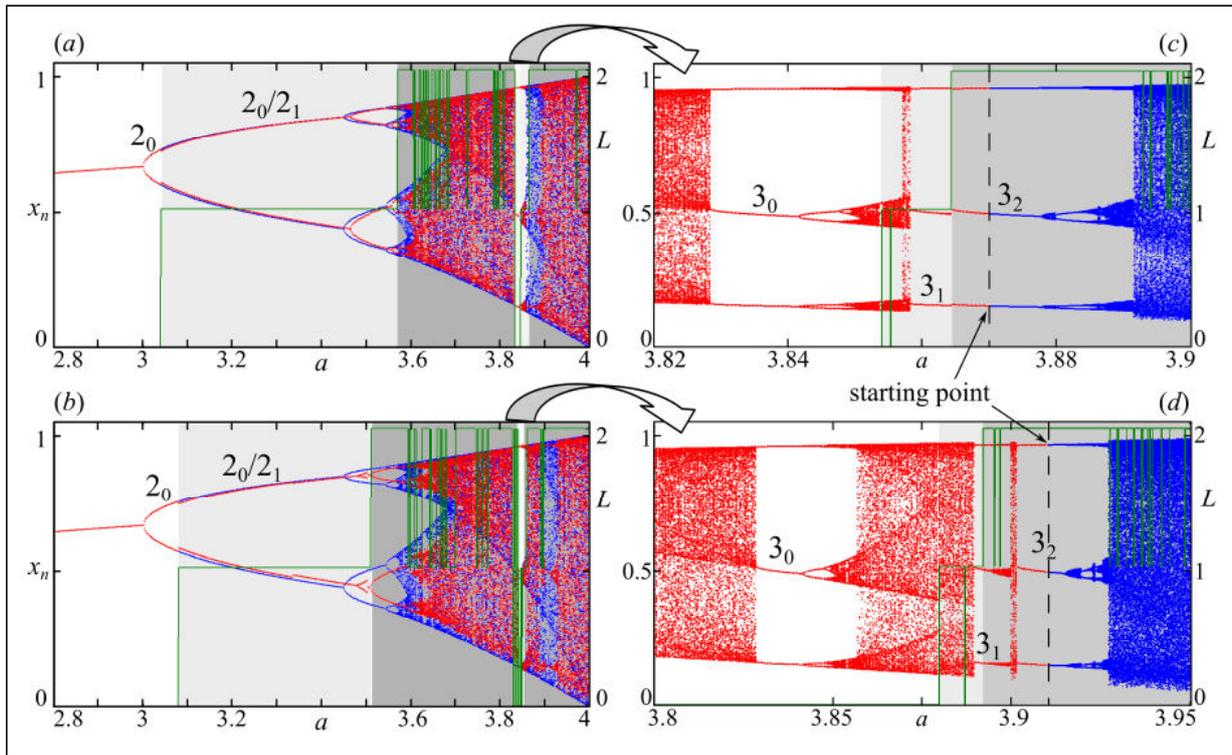


Рис. 2. Бифуркационные диаграммы системы (2) при вариации параметра a и следующих начальных значениях: (a)-(b) $x_0 = 0.99, y_0 = 0.5, z_0 = 0.15, m = 0.005$ и (c)-(d) $x_0 = 0.49, y_0 = 0.96, z_0 = 0.15, m = 0.01$. Красная и синяя линии – предельные значения x_n при разных начальных условиях, зеленая линия – величина L , характеризующая степень взаимной фазовой синхронизации

Fig. 2. Bifurcation diagrams of system (2) at variation of parameter a , and the following initial values: (a)-(b) $x_0=0.99, y_0=0.5, z_0=0.15, m=0.005$ and (c)-(d) $x_0=0.49, y_0=0.96, z_0=0.15, m=0.01$. The red and blue lines are the limiting values of x_n for different initial conditions; the green line is the value of L , which characterizes the degree of phase synchronization

синфазных режимов, и, по всей видимости, меняет тип их бифуркаций (рис. 2b).

Для идентификации синфазных и несинфазных режимов воспользуемся данным выше определением для этих типов динамики. Рассмотрим неотрицательные величины

$$L_1 = \operatorname{argmin}_{0 \leq \delta < \hat{O}} \sup \|x_n - y_{n+\tau}\|, \quad L_2 = \operatorname{argmin}_{0 \leq \delta < \hat{O}} \sup \|x_n - z_{n+\tau}\|$$

$$\text{и } L_3 = \operatorname{argmin}_{0 \leq \delta < \hat{O}} \sup \|y_n - z_{n+\tau}\|.$$

Несложно понять, что если переменные x_n, y_n и z_n попарно синхронны (синфазны) между собой, то эти три величины одновременно равны нулю, т.е. $L_1 + L_2 + L_3 = 0$. Если синхронны лишь две переменные, то нулю будет равна только одна из этих величин, т.е. $L_1 L_2 = 0$ или $L_1 L_3 = 0$, или $L_2 L_3 = 0$. Если все три переменные не синхронны, то эти

величины будут больше нуля, т.е. $L_1 L_2 L_3 > 0$. Тогда введем величину L , которая характеризует степень взаимной фазовой синхронизации трех переменных. Она принимает три значения – 0, 1 или 2 – в каждом из перечисленных случаев.

На рис. 2 зеленая линия показывает то, как изменяется величина L для режимов, отмеченных на бифуркационной диаграмме, т.е. для элементов последовательности $\{(x_n, y_n, z_n), n=4801, 4802, \dots, 5000\}$ при конкретном a_i . Ясно, что для первой диаграммы с наследованием (красная линия), которая стартует из точки $a=2.8$, возможны только синхронные режимы и $L=0$. Для диаграммы без наследования (синяя линия) для некоторых a_i и при фиксированной стартовой точке траектория системы (2) выходит на частично синхронный режим с двумя синфазными и одной несинфазной переменной, тогда $L=1$. Из графиче-

ка величины L видно, что после некоторого a_i в системе (2) возникает несинхронный режим на основе колебаний с периодом 4, 8, 16 и т.д., для которых несинфазными могут оказаться все три переменные, тогда $L=2$. Кроме того, видно, что хаотическая динамика в целом представлена несинхронными режимами ($L=2$) с редкими переходами к частичной ($L=1$) и полной синхронизации ($L=0$) в окнах периодичности (3-цикл, 5-цикл и др.).

На рис. 3 приведены примеры динамики численности трех связанных популяций, описываемых системой (2). Для обозначения формируемых циклов используется следующая нотация: T_L – цикл длины T (период), L – показатель взаимной фазовой синхронизации переменных, рассчитываемый по вышеуказанной методике. Например, 2_0 – синфазные колебания трех популяций с периодом 2, 2_1 – синфазны только две популяции из трех. Из приведенных примеров видно, что 2-цикл имеет только два этих варианта, а вариант с колебаниями трех популяций с разными фазами возможен только для циклов больших периодов, например, для 8-цикла (последний график на рис. 3a) или 3-цикла (рис. 3b). На рис. 3 показано, что при низких значениях скорости роста a траектория быстро выходит на устойчивый режим (рис. 3a). При высоких же значениях a для выхо-

да на устойчивый аттрактор траектории требуется длительное время, поскольку начальная точка выбиралась достаточно произвольно.

Несложно понять, что циклом с минимальным периодом, при котором динамика трех популяций может быть несинхронной (при $L=2$), является 3-цикл. Для изучения данного режима в качестве начального значения параметра a_0 подберем такое его значение, при котором наблюдается 3-цикл, а динамика трех популяций изначально будет несинхронной. Построим диаграмму с наследованием как в сторону роста параметра a , т.е. $a_i = a_0 + hi$ ($i=0, 1, 2, \dots$), так и его снижения, т.е. $a_i = a_0 - hi$ ($i=0, 1, 2, \dots$). На рис. 2c и d стрелкой отмечена данная стартовая точка, а цвет указывает на разное направление варьирования параметра a . Такой подход позволит проследить эволюцию изучаемого режима от его зарождения (слева), до разрушения (справа) в области нерегулярной динамики.

На рис. 2c приведен фрагмент бифуркационной диаграммы, где показана эволюция 3-цикла. Согласно порядку Шарковского с ростом бифуркационного параметра a происходит «разрушение» хаотического режима, из которого рождается устойчивый 3-цикл, изначально представленный только синфазным поведением трех популяций (3_0). Далее это цикл испытывает каскад удвоений

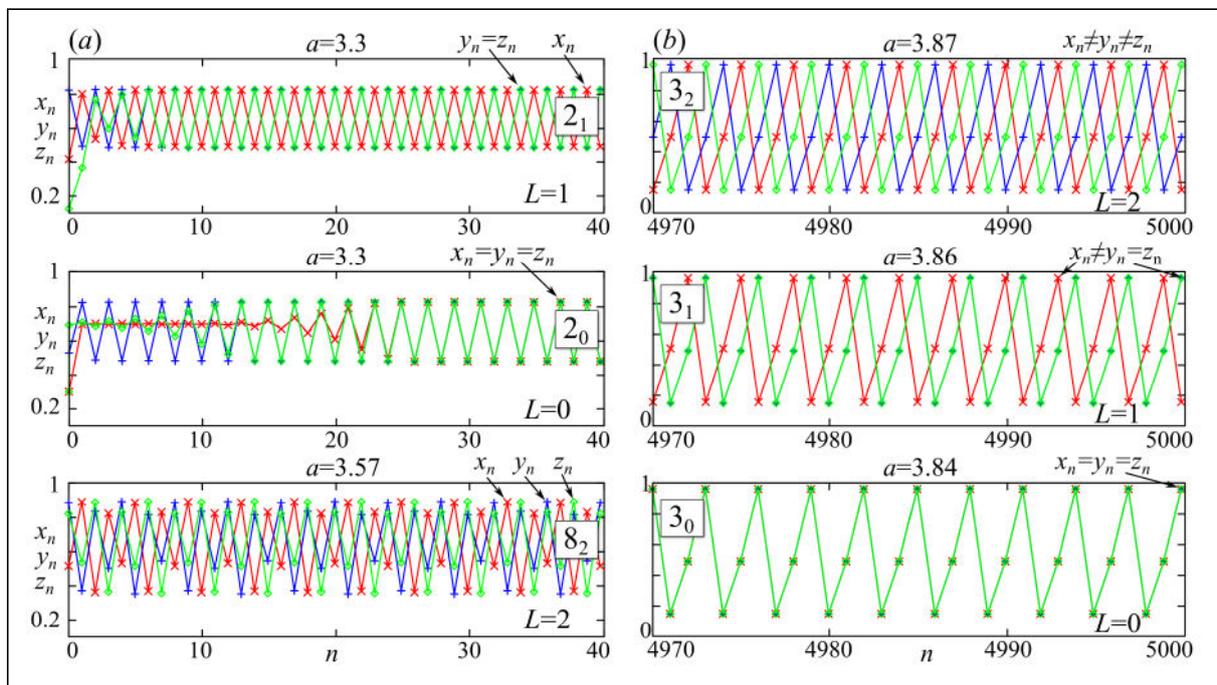


Рис. 3. Примеры динамики системы (2) при $m=0.005$: (a) 2- и 8-цикл, (b) 3-цикл. Значения параметра a приведены над графиками

Fig. 3. Examples of the system (2) dynamics at $m=0.005$: (a) 2- and 8-cycle, (b) 3-cycle. The values of the parameter a are given above the graphs

периода, оканчивающийся хаотическим, но синхронным поведением трех популяций на прямой $x = y = z$. Следом, в зависимости от коэффициента миграции m , появляется хаотический или периодический режим с синфазным поведением двух популяций (3_1). Очевидно, что он представлен тремя вариантами (на плоскости $x = y$ или $x = z$, или $y = z$), которые могут сосуществовать с синхронным режимом. Однако после некоторого критического значения a область притяжения (бассейн) синхронных режимов стягивается к линии $x = y = z$ с мерой нуль, и синхронизация по факту невозможна. Дальнейший рост a приводит к определенной серии бифуркаций, непохожих на качественные изменения синхронных режимов. По всей видимости, в фазовом пространстве вокруг каждого элемента частично синхронного 3-цикла (периодическая точка с периодом 3) рождаются предельные инвариантные кривые, расположенные в плоскостях $x = y$ или $x = z$, или $y = z$. Разрушение этих кривых приводит к полной потере фазовой синхронизации и рождению режима с тремя несинфазными популяциями. Бифуркация такого режима происходит также через образования трех предельных инвариантных кривых вокруг элементов несинфазного 3-цикла.

В зависимости от значения параметра m три варианта фазовой синхронизации циклов любой длины могут сосуществовать и иметь в фазовом пространстве свои области притяжения (бассейны). Для трехмерных динамических систем их построение является нетривиальной задачей, сопряженной с перебором начальных условий и анализом возникающих режимов динамики, а также визуальным представлением трехмерных бассейнов. Однако анализ только устойчивых режимов не дает полного представления о механизмах и условиях формирования режимов динамики с разной степенью фазовой синхронизации. Наиболее полное представление можно получить из анализа фазовых портретов, которые включают описание глобального поведения при движении траектории от одной неподвижной или периодической точки к другой, с выделением сепаратрисных поверхностей, отделяющих области притяжения разных режимов.

Далее мы рассмотрим построение полного фазового портрета одного из динамических режимов модели, а именно 2-цикла.

Полный фазовый портрет и глобальная динамика

Выберем параметры модели (2), соответствующие устойчивой динамике с периодом 2

(2-цикл), которая реализуется двумя способами: все популяции синхронны между собой (2_0), синхронны только две из них, а третья синфазна им (2_1). Например, такое наблюдается при $a=3.4$ и $m=0.01$ (рис. 2). Для построения полного фазового портрета в этом случае необходимо найти все неподвижные и периодические точки, оценить тип их устойчивости и максимально полно описать характер динамики при движении от одной точки к другой. Для этого необходимо описать движение вдоль некоторых особых направлений – многообразий, возмущения которых соответствуют траекториям модели (2).

Отметим, что знание о структуре фазового пространства позволяет увидеть всевозможные типы динамики численностей связанных популяций, включая переходные процессы, которые обычно «опускаются» при традиционном анализе устойчивости. Кроме того, полный фазовый портрет позволяет в деталях проследить за бифуркациями, приводящими к появлению устойчивых периодических решений, которые сосуществуют с неустойчивыми или седловыми состояниями. Последние определяют геометрию бассейнов притяжения и оказывают влияние на характер динамики.

Как известно, в окрестности неустойчивой неподвижной точки существует локальное неустойчивое многообразие, которое касается собственных подпространств, задаваемых собственными векторами якобиана системы. Локальное многообразие можно продолжить до глобального устойчивого W^s или неустойчивого W^u , двигаясь малыми шагами вдоль траектории исследуемой системы в прямом и обратном времени [19].

Для построения многообразий воспользуемся алгоритмом, предложенным в статье [14]. Аппроксимация многообразия стартует из неподвижной точки и ее возмущения вдоль собственных векторов. Несложно убедиться, что система (2) имеет следующие собственные числа: $\lambda_1 = a - 2$ и $\lambda_{2,3} = (a - 2)(1 - 3m)$. Первому числу соответствует единичный собственный вектор $e_1 = (1, 11)^T$. Движение вдоль него определяет полностью синхронную динамику трех переменных. Тогда отрезок, соединяющий неподвижную и периодическую точку с синхронной динамикой, совпадает с неустойчивым многообразием для синхронных режимов. Кратным же собственным числам $\lambda_{2,3}$ соответствует система собственных векторов, натянутых на линейное трехмерное пространство. Например, можно указать два вектора: $e_2 = (-1, 1, 0)^T$ и $e_3 = (-1, 0, 1)^T$, для которых верно: $Je_{2,3} = \lambda_{2,3} e_{2,3}$. Но

более важно, что это равенство верно для любой линейной комбинации e_2 и e_3 , т.е. $J(\alpha_2 e_2 + \alpha_3 e_3) = \lambda_{2,3}(\alpha_2 e_2 + \alpha_3 e_3)$, где $\alpha_{2,3} \in \mathbb{R}$. В дополнение к указанным векторам рассмотрим следующий набор векторов, ортогональных единичному вектору: $(1,1,-2)^T$, $(1,-2,1)^T$, $(-2,1,1)^T$ и $(0,1,-1)^T$, а также противоположные им. Поскольку $\lambda_1 < -1$ при $a = 3.4$, то система (2) задает неориентированное отображение. Поэтому при построении многообразия необходимо вычислять вторую итерацию (т.е. рассматривать значения x_{2n} , y_{2n} и z_{2n}), а вместе с каждым собственным вектором рассматривать противоположный ему вектор.

На рис. 4а. показано 12 одномерных многообразий, которые стартуют из этих наборов векторов (касаются их). Несложно заметить, что часть из них заканчивается в устойчивых перио-

дических точках, а часть проходит в окрестности седло-фокусов. Если при построении этих кривых не вносить никаких возмущений и вычисления производить максимально аккуратно, то многообразие, стартующее из неустойчивой неподвижной точки, закончится в седло-фокусе и будет невозможно оценить характер динамики в ее окрестности и продолжить многообразие в сторону устойчивой точки. Поэтому будем немного возмущать стартовую точку вектором $\pm \varepsilon e_1$ ($\varepsilon > 0$ – достаточно малое). В результате вычисленная кривая будет максимально близка к истинному многообразию, но при этом будет отдаляться от него в окрестности седло-фокуса. Двигаясь вдоль этих кривых, несложно оценить тип устойчивости точек без необходимости точного вычисления их координат. Например, если кривая W^U «обрывается» в неко-

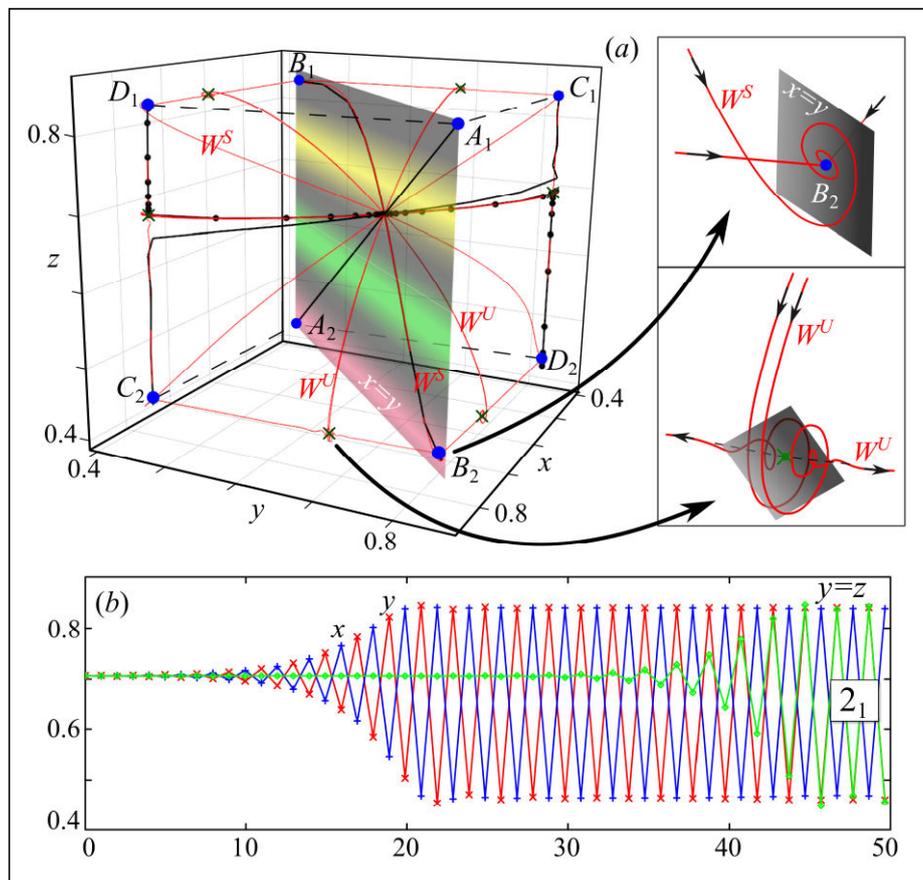


Рис. 4. (а) Фазовый портрет системы (2) при $a=3.4$ и $m=0.005$, а также увеличенные его фрагменты в окрестности устойчивой (B_2) и неустойчивой периодической точки (обозначена крестиком). (б) Пример динамики в случае движения траектории вдоль неустойчивого одномерного многообразия W^U

Fig. 4. (a) Phase portrait of system (2) at $a=3.4$ and $m=0.005$, as well as its enlarged fragments in the neighborhood of the stable (B_2) and unstable periodic point (showed by a cross). (b) Example of dynamics with a trajectory moving along an unstable one-dimensional manifold W^U

торой точке, то она, вероятно, устойчивая. Если W^u подходит к точке, а затем отдалается от нее, то точка неустойчивая или седловая. Если кривая закручивается в спираль в ее окрестности, то можно говорить о фокусе. Дополнительно несложно вычислить решения системы (2), которые будут проходить в окрестности многообразий. На рис. 4а аппроксимация многообразий показана красным цветом, а решения системы показаны черным, которые дополнены графиком динамики переменных x_n, y_n и z_n (рис. 4б).

Таким образом, был получен набор траекторий, которые достаточно близки к искомым устойчивым и неустойчивым одномерным многообразиям, подробно описывают набор всех периодических точек (включая неподвижную), характер их устойчивости, а также подробно характеризуют глобальную динамику (рис. 4а).

Несложно заметить, что точки, соответствующие элементам 2-цикла, с разной степенью фазовой синхронизации лежат в противоположных вершинах параллелепипеда (на концах главных диагоналей). На рис. 4а пара точек, соответствующая полностью синхронным колебаниям (2_0), обозначена буквами A_1 и A_2 . Ясно, что они лежат на отрезке биссектрисы первого квадранта ($x = y = z$). Три другие пары точек, обозначенные как $B_{1,2}, C_{1,2}$ и $D_{1,2}$, лежат в плоскостях $x = y, x = z$ и $y = z$ и соответствуют синхронному поведению лишь двух популяций (2_1). На ребрах между точками, соответствующих частично синхронной динамике (2_1), расположены точки типа седло-фокус, которые обозначены крестиком. Из построенного таким образом фазового портрета становится ясно, почему невозможно асинхронное поведение трех популяций на основе 2-цикла.

Снизу справа на рис. 4а показан увеличенный фрагмент кривой W^u , которая закручивается в спираль, приближаясь к неустойчивой точке, а затем движется влево или вправо в зависимости от направления начального возмущения. Очевидно, что данная седловая точка и формируемое в ее окрестности двумерное неустойчивое многообразие (его фрагмент показан серым прямоугольником) задают сепаратрисную поверхность, которая соответствует границе бассейнов притяжения разных режимов. Если начальная точка лежит справа от нее, то траектория сойдется к паре точек $B_{1,2}$; если слева, то к паре $C_{1,2}$. Аналогичным образом фазовое пространство делится между бассейнами точек $C_{1,2}$ и $D_{1,2}, B_{1,2}$ и $D_{1,2}$.

В то же время, приближаясь к устойчивой периодической точке, траектория либо достигает

ее под острым углом, либо закручивается в спираль в ее окрестности (сверху справа на рис. 4а). Это, в частности, указывает на то, что дальнейшие бифуркации 2-цикла могут идти по сценарию Неймарка-Сакера и сопряжены с образованием предельных инвариантных кривых.

На рис. 4б показано решение системы (2), которому на рис. 4а соответствуют черные кружки на черной линии. В данном примере из-за наличия седло-фокуса и сепаратрисной поверхности траектория, стартующая из окрестности неподвижной точки, сойдется к какому-то одному режиму в зависимости от малых возмущений. Однако прежде, чем это произойдет, траектория неизбежно пройдет в окрестности седло-фокуса. До этого момента динамика численности одной из популяций долгое время не будет испытывать колебаний, в то время как две другие будут противофазны друг другу. Это соответствует ситуации, когда одна популяция «зажата» между двумя другими. В результате противофазные колебания численностей «интерферируют» в ней и популяция продолжительное время не испытывает колебаний. Однако такое состояние с тремя несинхронными популяциями неустойчивое, поэтому «зажатая» популяция неизбежно синхронизируется с одной из популяций.

Отметим, что исследование синхронизации 3-цикла через конструирование многообразий и построение фазового портрета – это довольно нетривиальная задача. Ее сложность связана с тем, что 3-цикл появляется в результате разрушения хаоса. В этом случае в фазовом пространстве существует счетное множество неустойчивых точек, оставшихся в результате каскада удвоения периода. В результате инвариантные многообразия имеют сложную структуру и нетривиальным образом соединены между собой. Без сомнения, это требует дальнейшего детального исследования.

Выводы

Проведенное исследование системы трех миграционно связанных популяций позволяет заключить, что колебания численностей (циклы) демонстрируют фазовую мультистабильность. В этом случае в зависимости от начальных численностей формируются либо синхронные циклы, либо режимы, отличающиеся степенью фазовой синхронизации на смежных участках.

Показано, что 2-цикл помимо полностью синхронного варианта динамики трех популяций может иметь три варианта с двумя синхронными (синфазными) и одной несинхронной (несинфазной) им популяцией. В это время для циклов боль-

ших длин, в том числе 3-цикла, динамика трех популяций может иметь сдвиг фазы колебаний (быть несинхронной). На примере 2- и 3-цикла показано, что при вариации скорости роста и коэффициента миграции происходит переход от состояния, когда возможна только синхронная динамика, к состоянию с двумя, а далее тремя несинхронными популяциями. В случае 2-цикла крайний вариант возможен только как часть переходной динамики.

Исследовано устройство фазового пространства в случае 2-цикла. Обнаружено, что каждая периодическая точка, соответствующая разным вариантам фазовой синхронизации, окружена набором седловых точек, которые задают бассейны притяжения разных вариантов совместной динамики. Можно предположить, что характер бифуркаций, приводящих к появлению этих точек, и, соответственно, сценарий усложнения динамики значительно отличаются от системы двух связанных популяций. Отметим, что несинхронная (несинфазная) динамика, наблюдаемая для трех популяций на основе 3-цикла, по всей видимости, возможна для трех и более популяций. Такой режим примечателен тем, что его можно представить как сдвиг одного и того же пика численности при движении особей по кругу. Примечательно, что это происходит в системе симметрично связанных популяций. Поэтому его исследование, например, методом фазовых портретов, предложенным в статье, имеет довольно заманчивые перспективы.

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

ЛИТЕРАТУРА:

1. Емельянова Е.Ю., Кузнецов А.П., Тюрюкина Л.В. Динамика трех неидентичных по управляющим параметрам связанных осцилляторов Ван дер Поля // Известия вузов. ПНД. 2011. Т. 19, № 5. С. 76–90.
2. Кузнецов А.П., Седова Ю.В., Станкевич Н.В. Динамика трех связанных генераторов квазипериодических колебаний // Дифференциальные уравнения и процессы управления. 2023. № 1. С. 54–77.
3. Кузнецов А.П., Паксютов В.И. О динамике двух связанных осцилляторов ван дер Поля–Дуффинга с диссипативной связью // Известия вузов. ПНД. 2003. Т. 11, № 6. С. 48–64.
4. Кузнецов А.П., Сатаев И.Р., Тюрюкина Л.В. Фазовая динамика возбуждаемых квазипериодических автоколебательных осцилляторов // Известия вузов. ПНД. 2010. Т. 18, № 4. С. 17–21.
5. Кузнецов А.П., Сатаев И.Р., Тюрюкина Л.В.

- Синхронизация и многочастотные колебания в цепочке фазовых осцилляторов // Нелинейная динамика. 2010. Т. 6, № 4. С. 693–717.
6. Кулаков М.П. Закономерности кластеризации динамики численности популяций, находящихся в процессе расселения особей по линейному ареалу // Региональные проблемы. 2015. Т. 18, № 4. С. 33–39.
 7. Кулаков М.П., Аксенович Т.И., Фрисман Е.Я. Подходы к описанию пространственной динамики миграционно-связанных популяций: анализ синхронизации циклов // Региональные проблемы. 2013. Т. 16, № 1. С. 5–15.
 8. Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. Синхронизация 2-циклов в системе симметрично связанных популяций, запас–пополнение в которых описывается функцией Рикера // Известия вузов. ПНД. 2010. Т. 18, № 6. С. 25–41.
 9. Логофет Д.О. Способна ли миграция стабилизировать экосистему? (Математический аспект) // Журнал общей биологии. 1978. Т. 39. С. 123–129.
 10. Пиковский А. Синхронизация: фундаментальное нелинейное явление / А. Пиковский, М. Розенблюм, Ю. Куртс. М.: Техносфера, 2003. 508 с.
 11. Шабунин А.В., Николаев С.М., Астахов В.В. Двухпараметрический бифуркационный анализ режимов полной синхронизации хаоса в ансамбле из трех осцилляторов с дискретным временем // Известия вузов. ПНД. 2005. Т. 13, № 5. С. 24–39.
 12. Earn D.J.D., Levin S.A., Rohani P. Coherence and Conservation // Science. 2000. Vol. 290, N 5495. P. 1360–1364.
 13. Earn D.J.D., Rohani P., Grenfell B.T. Persistence, chaos and synchrony in ecology and epidemiology // Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences. 1998. Vol. 265, N 1390. P. 7–10. DOI: 10.1098/rspb.1998.0256.
 14. England J.P., Krauskopf B., Osinga H.M. Computing One-Dimensional Stable Manifolds and Stable Sets of Planar Maps without the Inverse // SIAM Journal on Applied Dynamical Systems. 2004. Vol. 3, N 2. P. 161–190. DOI: 10.1137/030600131.
 15. Gyllenberg M., Söderbacka G., Ericson S. Does migration stabilize local population dynamics? Analysis of a discrete matapopulation model // Math. Biosciences. 1993. Vol. 118. P. 25–49. DOI: 10.1016/0025-5564(93)90032-6.
 16. Kuznetsov A.P., Roman Yu.P. Properties of synchronization in the systems of nonidentical cou-

- pled van der Pol and van der Pol–Duffing oscillators. Broadband synchronization // *Physica D*. 2009. Vol. 238, N 16. P. 1499–1506.
17. Udvardia F.E., Raju N. Dynamics of Coupled Nonlinear Maps and Its Application to Ecological Modeling // *Applied mathematics and computation*. 1997. Vol. 82, N 2–3. P. 137–179. DOI: 10.1016/S0096-3003(96)00027-6.
 18. Wysham D.B., Hastings A. Sudden Shift Ecological Systems: Intermittency and Transients in the Coupled Riker Population Model // *Bulletin of Mathematical Biology*. 2008. Vol. 70. P. 1013–1031. DOI: 10.1007/s11538-007-9288-8.
 19. You Z., Kostelich E.J., Yorke J.A. Calculating stable and unstable manifolds // *International Journal of Bifurcation and Chaos*. 1991. Vol. 1, N 3. P. 605–623. DOI: 10.1142/S0218127491000440.
- REFERENCES:
1. Emelyanova E.Yu., Kuznetsov A.P., Tyuryukina L.V. Dynamics of three coupled Van der Pol oscillators, non-identical in control parameters. *Izvestiya vuzov. PND*, 2011, vol. 19, no. 5, pp. 76–90. (In Russ.).
 2. Kuznetsov A.P., Sedova Yu.V., Stankevich N.V. Dynamics of three coupled quasiperiodic oscillators. *Differentsial'nye uravneniya i protsessy upravleniya*, 2023, no. 1, pp. 54–77. (In Russ.).
 3. Kuznetsov A.P., Paksyutov V.I. On the dynamics of two coupled van der Pol–Duffing oscillators with dissipative coupling. *Izvestiya vuzov. PND*, 2003, vol. 11, no. 6, pp. 48–64. (In Russ.).
 4. Kuznetsov A.P., Sataev I.R., Tyuryukina L.V. Phase dynamics of excited quasiperiodic self-oscillating oscillators. *Izvestiya vuzov. PND*, 2010, vol. 18, no. 4, pp. 17–21. (In Russ.).
 5. Kuznetsov A.P., Sataev I.R., Tyuryukina L.V. Synchronization and multi-frequency oscillations in a chain of phase oscillators. *Nelineinaya dinamika*, 2010, vol. 6, no. 4, pp. 693–717. (In Russ.).
 6. Kulakov M.P. Patterns of clustering of population dynamics in the process of dispersal of individuals across a linear range. *Regional'nye problemy*, 2015, vol. 18, no. 4, pp. 33–39. (In Russ.).
 7. Kulakov M.P., Aksenovich T.I., Frisman E.Ya. Approaches to describing the spatial dynamics of migration-related populations: analysis of cycle synchronization. *Regional'nye problemy*, 2013, vol. 16, no. 1, pp. 5–15. (In Russ.).
 8. Kulakov M.P., Frisman E.Ya. Synchronization of 2-cycles in a system of symmetrically connected populations, the supply-replenishment of which is described by the Ricker function. *Izvestiya vuzov. PND*, 2010, vol. 18, no. 6, pp. 25–41. (In Russ.).
 9. Logofet D.O. Can migration stabilize an ecosystem? (Mathematical aspect). *Zhurnal obshchei biologii*, 1978, vol. 39, pp. 123–129. (In Russ.).
 10. Pikovsky A. *Sinkhronizatsiya: fundamental'noe nelineinoe yavlenie* (Synchronization: A fundamental nonlinear phenomenon), A. Pikovsky, M. Rosenblum, U. Kurts. Moscow: Tekhnosfera Publ., 2003. 508 p. (In Russ.).
 11. Shabunin A.V., Nikolaev S.M., Astakhov V.V. Two-parameter bifurcation analysis of modes of complete synchronization of chaos in an ensemble of three oscillators with discrete time. *Izvestiya vuzov. PND*, 2005, vol. 13, no. 5, pp. 24–39. (In Russ.).
 12. Earn D.J.D., Levin S.A., Rohani P. Coherence and Conservation. *Science*, 2000, vol. 290, no. 5495, pp. 1360–1364.
 13. Earn D.J.D., Rohani P., Grenfell B.T. Persistence, chaos and synchrony in ecology and epidemiology. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 1998, vol. 265, no. 1390, pp. 7–10. DOI: 10.1098/rspb.1998.0256.
 14. England J.P., Krauskopf B., Osinga H.M. Computing One-Dimensional Stable Manifolds and Stable Sets of Planar Maps without the Inverse. *SIAM Journal on Applied Dynamical Systems*, 2004, vol. 3, no. 2, pp. 161–190. DOI: 10.1137/030600131.
 15. Gyllenberg M., Söderbacka G., Ericson S. Does migration stabilize local population dynamics? Analysis of a discrete metapopulation model. *Math. Biosciences*, 1993, vol. 118, pp. 25–49. DOI: 10.1016/0025-5564(93)90032-6.
 16. Kuznetsov A.P., Roman Yu.P. Properties of synchronization in the systems of nonidentical coupled van der Pol and van der Pol–Duffing oscillators. Broadband synchronization. *Physica D*, 2009, vol. 238, no. 16, pp. 1499–1506.
 17. Udvardia F.E., Raju N. Dynamics of Coupled Nonlinear Maps and Its Application to Ecological Modeling. *Applied mathematics and computation*, 1997, vol. 82, no. 2–3, pp. 137–179. DOI: 10.1016/S0096-3003(96)00027-6.
 18. Wysham D.B., Hastings A. Sudden Shift Ecological Systems: Intermittency and Transients in the Coupled Riker Population Model. *Bulletin of Mathematical Biology*, 2008, vol. 70, pp. 1013–1031. DOI: 10.1007/s11538-007-9288-8.
 19. You Z., Kostelich E.J., Yorke J.A. Calculating stable and unstable manifolds. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 1991, vol. 1, no. 3, pp. 605–623. DOI: 10.1142/S0218127491000440.

FEATURES OF POPULATION DYNAMICS SYNCHRONIZATION IN THE SYSTEM OF THREE POPULATIONS RELATED BY MIGRATION

I.G. Sukhodoev, M.P. Kulakov, E.V. Kurilova, E.Ya. Frisman

The article is devoted to the study of oscillations (cycles) synchronization in a system of three populations coupled by migration in a circle. We consider a discrete time model of population dynamics, which is a system of three identical dissipatively connected logistic maps. One-dimensional bifurcation diagrams (trees) were constructed, supplemented with the capture index of the population numbers cycles phases at adjacent sites. We conducted numerical experiments that show phase multistability – the cycles coexistence with different phases. Using qualitative methods for studying dynamic systems, a complete phase portrait of the model is constructed, showing that in the phase space there are several periodic points corresponding to elements of synchronous (in-phase) and asynchronous (out-of-phase) cycles. The 2- and 3-cycle stability conditions are investigated. It is shown that these two cycles are represented by three options: 1) a fully synchronous regime, when the abundances in the three populations coincide at any point in time; 2) a partially synchronous regime, when abundances coincide only for two populations, 3) a non-synchronous (out-of-phase) regime, when all three numbers have different values. For a 2-cycle, the third regime is unstable, possible as part of a long transition process. We found that for the 3-cycle, besides to the synchronous and partially synchronous regime, it is possible a stable out-of-phase behavior of three populations. It is shown that stable and unstable periodic points lie on certain surfaces (invariant manifolds), which separate the areas of attraction for regimes with different degrees of phase synchronization.

Keywords: population, migration, cycles, synchronization, phase portrait, bifurcation.

Reference: Sukhodoev I.G., Kulakov M.P., Kurilova E.V., Frisman E.Ya. Features of population dynamics synchronization in the system of three populations related by migration. *Regional'nye problemy*, 2024, vol. 27, no. 1, pp. 50–61. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2024-27-1-50-61.

Поступила в редакцию 21.02.2024

Принята к публикации 22.03.2024

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ. БИОЛОГИЯ

Научная статья
УДК 517.925.42:574.34

МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ ВЗАИМОДЕЙСТВУЮЩИХ ПОПУЛЯЦИЙ ТИПА «ХИЩНИК–ЖЕРТВА» ПРИ ПОСТОЯННОЙ МИГРАЦИИ ОСОБЕЙ С СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Е.В. Курилова, Е.Я. Фрисман

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
ул. Шолом-Алейхема 4, г. Биробиджан, 679016,
e-mail: katkurilova@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9104-1032>;
e-mail: frisman@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1629-2610>

Работа посвящена изучению динамики открытого локального сообщества «хищник–жертва» при постоянной миграции особей с сопредельных территорий. Изучено несколько моделей, учитывающих постоянный приток особей как в популяцию хищника, так и в популяцию жертвы. Показано, что значение миграции хищников в значительной мере влияет на изменение общей динамики, при этом большой их приток приводит к быстрому и почти полному истреблению жертв. Модель, учитывающая только постоянный приток жертв, успешно применяется при моделировании различных процессов, основанных на принципах популяционных взаимодействий по типу «хищник–жертва», например, при изучении потребления трудновозобновляемых или невозобновляемых природных ресурсов. Исследование такой модели позволяет получить оценки эффективности использования ресурсов и степени модернизации отрасли потребления. Показано, что двумерные модели, являющиеся модификацией базовых моделей Вольтерры и Базыкина, приводят к структурно устойчивым колебательным режимам, соответствующим фокусу и предельному циклу. Обнаружено, что эти модели также содержат в себе и быстро-медленную колебательную динамику, соответствующую максимальному предельному циклу, состоящему из резких скачков и более плавного падения численностей. Появление подобных режимов соответствует чередованию периодов активного истребления жертвы, сопровождаемого ростом численности хищников, и периодов длительного восстановления численности жертв, в течение которого их добыча практически не осуществляется. При исследовании модели используются методы анализа динамических систем. Построение двумерных параметрических портретов позволило показать, что для получения устойчивой динамики базовые модели двух взаимодействующих биологических видов не нуждаются в усложнении, например, с помощью добавления нелинейных членов. Подобные устойчивые режимы наблюдаются и в более простых моделях, например, в исходных моделях Лотки–Вольтерры или Базыкина, где скорость восстановления популяции жертвы является постоянной величиной.

Ключевые слова: хищник–жертва, миграция, быстро–медленная система, устойчивая динамика.

Образец цитирования: Курилова Е.В., Фрисман Е.Я. Моделирование динамики взаимодействующих популяций типа «хищник–жертва» при постоянной миграции особей с сопредельных территорий // Региональные проблемы. 2024. Т. 27, № 1. С. 62–77. DOI: 10.31433/2618-9593-2024-27-1-62-77.

Введение

На протяжении долгого времени актуальными остаются вопросы изучения сложного поведения нелинейных динамических систем, способных демонстрировать разные, в том числе и весьма сложные режимы динамики. Одним из на-

правлений, рассматриваемых в данных исследованиях, являются вопросы изучения возникновения колебаний в динамике численности взаимодействующих популяций [2, 25].

Несмотря на то, что теория колебаний развивается на протяжении уже нескольких столетий,

интерес к ней не ослабевает и в настоящее время. Это относится в основном к теории нелинейных колебаний и устойчивости движения [1, 9, 15], играющих важную роль во многих областях науки [13, 14, 24, 29].

В настоящее время наука о колебаниях продолжает успешно развиваться. Динамические системы стали своего рода платформой для развития математической биологии, что способствовало получению важных общих результатов при решении конкретных популяционных задач [8, 10, 11, 22]. Одним из направлений, рассматриваемых в данных исследованиях, являются вопросы изучения возникновения колебаний в динамике численности взаимодействующих популяций [2, 5, 10, 12, 20, 30].

Численность особей, изменяющаяся с течением времени, является главной характеристикой каждой популяции. Для описания динамики популяций используются нелинейные модели, учитывающие основные факторы их развития (рождаемость, смертность, межвидовые взаимодействия, миграция и т.д.) [10, 12, 17].

В начале XX в. опубликованы первые работы, посвященные построению и исследованию моделей динамики взаимодействующих видов. Наиболее известные из них – модели А. Лотки [23], описанные им в книге «Элементы физической биологии» (1925) и модели итальянского математика Вито Вольтерры (1931) [31], разработавшего математическую теорию биологических сообществ на основе систем дифференциальных и интегрально-дифференциальных уравнений. Особенность этих работ состоит в том, что на основе упрощенных представлений о закономерностях развития популяций была показана возможность возникновения периодических колебаний численности в системе «хищник-жертва» [4, 5, 10, 16, 23, 27, 31]. Однако периодические колебания, возникающие в модели, асимптотически неустойчивы, т.е. незначительные изменения начальной численности приводят к изменению вида фазовой траектории, а малые вариации правой части модели способствуют изменению типа особой точки, что указывает на «негрубость» самой модели. Модель Вольтерры стала основой для создания большинства динамических моделей как в экологии, так и в микробиологии [26, 28, 30].

В дальнейшем такие работы стали развиваться по двум направлениям. Представители первого направления для описания функций, входящих в модель, задавали лишь их качественные

особенности, такие как положительность, монотонность отношения типа «больше-меньше». Примером служит работа А.Н. Колмогорова [4], который рассмотрел обобщенную модель взаимодействия биологических видов типа «хищник-жертва» или «паразит-хозяин». Исследование этой модели и ее частных случаев привело к выводу о том, что если численность хищника ограничивается наличием жертвы, в системе имеют место регулярные колебания. Если численность жертвы ограничивается количеством необходимых ей ресурсов или численность хищника ограничивается не количеством жертвы, а другим фактором, это приводит к затухающим колебаниям. Дальнейшее развитие модели Лотки-Вольтерры шло по пути усложнения [30].

В рамках второго направления рассматривались различные модификации системы Вольтерры, полученные посредством включения в исходную систему различных дополнительных факторов и закономерностей, описываемых явными функциями (эффект насыщения хищника, ограниченность ресурсов жертвы и хищника даже при избытке жертвы и т.п.). Например модель, предложенная А. Розенцвейгом и Р.Х. Мак-Артуром [27]. В отечественной литературе широкую известность получила модификация системы «хищник-жертва», предложенная А.Д. Базыкиным, которая учитывает указанные факторы и описывает более сложную динамику по сравнению с системой Лотки-Вольтерры. Данная модель описывается обыкновенными дифференциальными уравнениями и отражает ситуацию, когда способность особей к размножению существенно зависит от плотности популяции [16]. При этом существует некоторое критическое значение численности, ниже которого популяция вымирает, а при переходе через него численность растет, пока не достигнет стационарного состояния. Такое изменение численности хорошо отражает принцип Г.Ф. Гаузе о конкурентном вытеснении [3, 30]. Использование компьютерной техники позволило применить полученные результаты к конкретным популяциям, в частности, в задачах оптимального промысла.

Упомянутые работы посвящены изучению динамики взаимодействующих популяций закрытого локального сообщества. Исследование же, представленное в данной статье, основывается на изучении динамики сообщества типа «хищник-жертва» при наличии постоянных миграций особей из сопредельных территорий.

**Исследование модели типа
«хищник-жертва» в случае постоянной
миграции особей в обеих популяциях**

Одной из важнейших характеристик популяции является общая численность ее особей, которая редко бывает постоянной величиной, а ее изменения связаны в том числе с межвидовыми взаимодействиями. Для изучения динамики развития двух взаимодействующих популяций, функционирующих по принципу «хищник-жертва», построим модификацию базовой модели Базыкина [16] с учетом насыщения потребления как по численности жертвы, так и по численности хищника. Рассмотрим ситуацию, когда изменение численностей хищников и жертв так же зависит и от их локальной миграции, величина которой является постоянной и не зависит от фактической численности особей, уже присутствующих на рассматриваемой территории. При этом потеря особей в процессе миграции неявно включена в общую смертность. Обозначим через $X(\tau)$ и $Y(\tau)$ соответственно общую численность популяции жертвы и хищника в любой момент времени $\tau > 0$. Согласно гипотезе Базыкина о популяционных взаимодействиях, объем съеденной жертвы и прирост численности хищников в единицу времени пропорциональны вероятности встречи этих двух видов, что соответствует произведению числа хищников на количество жертв, причем рост популяции жертв приводит к возрастанию интенсивности их истребления. Однако хищник способен потребить лишь ограниченное количество пищи, а поиск пищи и ее потребление происходят в разные промежутки времени. Это соответствует ситуации, когда увеличение численности жертв при постоянной численности хищника сначала приводит к увеличению числа истребляемых жертв, а затем выравнивается (выходит на некоторое плато) [16]. Таким образом, рост популяции хищников и скорость истребления жертв в представленной модели описывается функцией с насыщением, соответствующей функциональному отклику Холлинга II типа [18, 20]. Аналогично учтем и насыщение трофической функции с ростом численности популяции хищника, вызванное возрастающими трудностями добывания жертвы для каждого хищника.

Размножение жертв в отсутствие хищников ограничивается их конкуренцией за внешние ресурсы. В случае поедания жертвы хищником коэффициент межвидового взаимодействия является отрицательным для биомассы жертв, но положителен для популяции хищников. Таким образом, уравнения динамики численности вза-

имодействующих популяций «хищник-жертва» с постоянной миграцией особей в каждой из них можно записать в общем виде:

$$\begin{cases} \frac{dX}{d\tau} = A X \frac{K - X}{K} - \frac{BXY}{(1 + H X)(1 + D Y)} + M_1, \\ \frac{dY}{d\tau} = -C Y + \frac{SXY}{(1 + H X)(1 + F Y)} + M_2, \end{cases} \quad (1)$$

где $X(\tau)$ и $Y(\tau)$ – общая численность популяции жертвы и хищника, соответственно в любой момент времени – $\tau > 0$, A – скорость размножения популяции жертвы в отсутствие хищника, K – устойчивая равновесная численность популяции жертв в каждом местообитании в отсутствие хищника, B – удельная скорость потребления популяцией хищника популяции жертвы при единичной плотности обеих популяций, C – естественная смертность хищника, S/B – коэффициент переработки потребленной хищником биомассы жертвы в собственную биомассу, H – коэффициент насыщения хищника, D – коэффициент насыщения численности жертв, при котором с ростом численности хищников скорость их потребления снижается, F – коэффициент лимитирования хищников за счет потребления жертв, M_1 и M_2 – коэффициенты миграции жертвы и хищника соответственно.

Заметим, что насыщение по численности хищников H происходит в том случае, когда рост биомассы жертв приводит к стабилизации как скорости потребления жертв хищником, так и скорости прироста численности хищников. Насыщение по численности жертв D , в свою очередь, указывает на то, что рост биомассы хищников приводит к снижению скорости потребления численности жертв. То есть с ростом численности хищников происходит снижение объема поглощения жертв. В итоге скорость прироста числа хищников стремится к некоторой конечной величине и происходит лимитирование численности хищников до величины F .

Модель (1) содержит десять независимых параметров. После замены переменных $X(\tau) = Cx(t)/s$, $Y(\tau) = Ay(t)/b$, $\tau = t/A$ приходим к системе уравнений с семью параметрами:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(1 - ax) - \frac{xy}{(1 + hx)(1 + \beta y)} + m_1, \\ \frac{dy}{dt} = -cy + \frac{cxy}{(1 + hx)(1 + \alpha y)} + m_2 \end{cases} \quad (2)$$

где x и y – относительная численность популяции жертв и хищников соответственно, $h = HC/S$ – новый коэффициент насыщения хищника, $a = C/(KS)$ – коэффициент самолимитирования жертвы, $c = C/A$ – относительная скорость снижения (убыли) чис-

ленности хищников (смертности), параметры α и β характеризуют процессы лимитирования численности хищника и насыщения жертв соответственно, $m_1 = SM_1/(CA)$ и $m_2 = BM_2/A^2$ – новые коэффициенты миграции жертв и хищников соответственно.

Полученная модель (2) записана в максимально общем виде, учитывающем одновременно два процесса насыщения как по численности хищников, так и жертв. Подобные процессы описывают сложно организованную структуру взаимодействий, что приводит к определенным сложностям нахождения стационарных состояний и анализа их устойчивости. Вместе с тем в реальных сообществах наиболее часто встречается лишь один из видов насыщения, в основном по численности хищников, что связано с ограниченностью рассматриваемой территории и внутривидовой конкуренцией за пропитание.

Уравнения динамики численности взаимодействующих популяций «хищник-жертва» с постоянной миграцией особей обоих видов (2) в случае насыщения численности хищников ($\alpha = 0$ и $\beta = 0$) примут вид:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(1 - ax) - \frac{xy}{(1 + hx)} + m_1 = f(x, y), \\ \frac{dy}{dt} = -cy + \frac{cxy}{(1 + hx)} + m_2 = g(x, y). \end{cases} \quad (3)$$

Состояния равновесия (особые точки) модели (3) удовлетворяют системе алгебраических уравнений:

$$\begin{cases} \bar{x}(1 - a\bar{x}) - \frac{\bar{x}\bar{y}}{(1 + h\bar{x})} + m_1 = 0, \\ -c\bar{y} + \frac{c\bar{x}\bar{y}}{(1 + h\bar{x})} + m_2 = 0. \end{cases} \quad (4)$$

Система (4) имеет решения, соответствующие трем нетривиальным особым точкам: $A(\bar{x}^{(0)}, \bar{y}^{(0)})$, $B(\bar{x}^{(1)}, \bar{y}^{(1)})$ и $C(\bar{x}^{(2)}, \bar{y}^{(2)})$ с ненулевыми численностями обеих популяций ($\bar{x}^{(i)} \neq 0$, $\bar{y}^{(i)} \neq 0$, $i=0, 1, 2$).

Состояния равновесия системы (3) находятся как корни кубического уравнения вида (5), при $\bar{x} \neq -1/h$:

$$a\varepsilon\bar{x}^3 + (a - \varepsilon)\bar{x}^2 - \gamma\bar{x} - m_1 = 0, \quad (5)$$

где $\varepsilon = h-1$, $\gamma = 1 + \varepsilon m_1 - m_2/c$. Значение \bar{y} однозначно находится из первого уравнения системы (4) и имеет вид:

$$\bar{y} = \frac{(\bar{x}(1 - a\bar{x}) + m_1)(1 + h\bar{x})}{\bar{x}}. \quad (6)$$

Таким образом, значения, удовлетворяющие

системам уравнений (5) и (6), являются координатами нетривиальных особых точек системы (3).

Как известно, любое кубическое уравнение имеет либо один действительный и два комплексных, либо три действительных корня. Тогда можно утверждать, что в системе (3) существует не более трех нетривиальных решений (особых точек), условия существования которых следуют из анализа уравнения (5). Сложнее привести аналитические условия того, что найденные таким образом особые точки биологически значимы, т.е. имеют неотрицательные координаты. Можно отметить, что при всех положительных значениях параметров одна из точек, пусть это будет точка A , имеет отрицательную координату численности жертвы, другая точка (например, C) может иметь отрицательную координату численности хищников, а третья точка (точка B) всегда имеет полностью неотрицательные координаты.

Для определения областей устойчивости состояний равновесия модели (3) зафиксируем параметры системы (3) следующими значениями: $a = 0.16$, $h = 0.5$, $c = 0.05$, $m_1 = 0.02$, $m_2 = 0.01$. Далее построим двумерные параметрические портреты модели (3), для чего произведем сканирование параметрической плоскости для выбранных пар бифуркационных параметров (m_1, m_2) , (a, m_1) , (a, m_2) и (a, h) таким образом, что выбранная пара параметров будет изменяться при фиксированных значениях остальных коэффициентов. Для каждой точки рассматриваемой плоскости численно определяется тип устойчивости состояний равновесия системы (3), который соответствует различным областям на рис. 1а, отмеченных цифрами.

Отметим, что точка C при любых значениях параметров остается седловой (рис. 1б), точка A при положительных значениях параметров из неустойчивого состояния, соответствующего неустойчивому узлу (в случае отрицательной численности хищников), переходит к седловому состоянию (в случае неотрицательной их численности) (рис. 1б). Точка B при этом изменяет тип своей устойчивости в зависимости от вариаций значений параметров.

На рис. 1 представлены параметрические портреты системы (3), цифрами отмечены области устойчивости особой точки B при изменении выбранной пары параметров (рис. 1а), а также проиллюстрированы типы устойчивости данной точки, соответствующие этим областям (рис. 1б).

Из рис. 1 видно, что значение коэффициента миграции хищников m_2 влияет на тип устойчивости нетривиальной точки B . Так при $m_2 > c$, т.е.

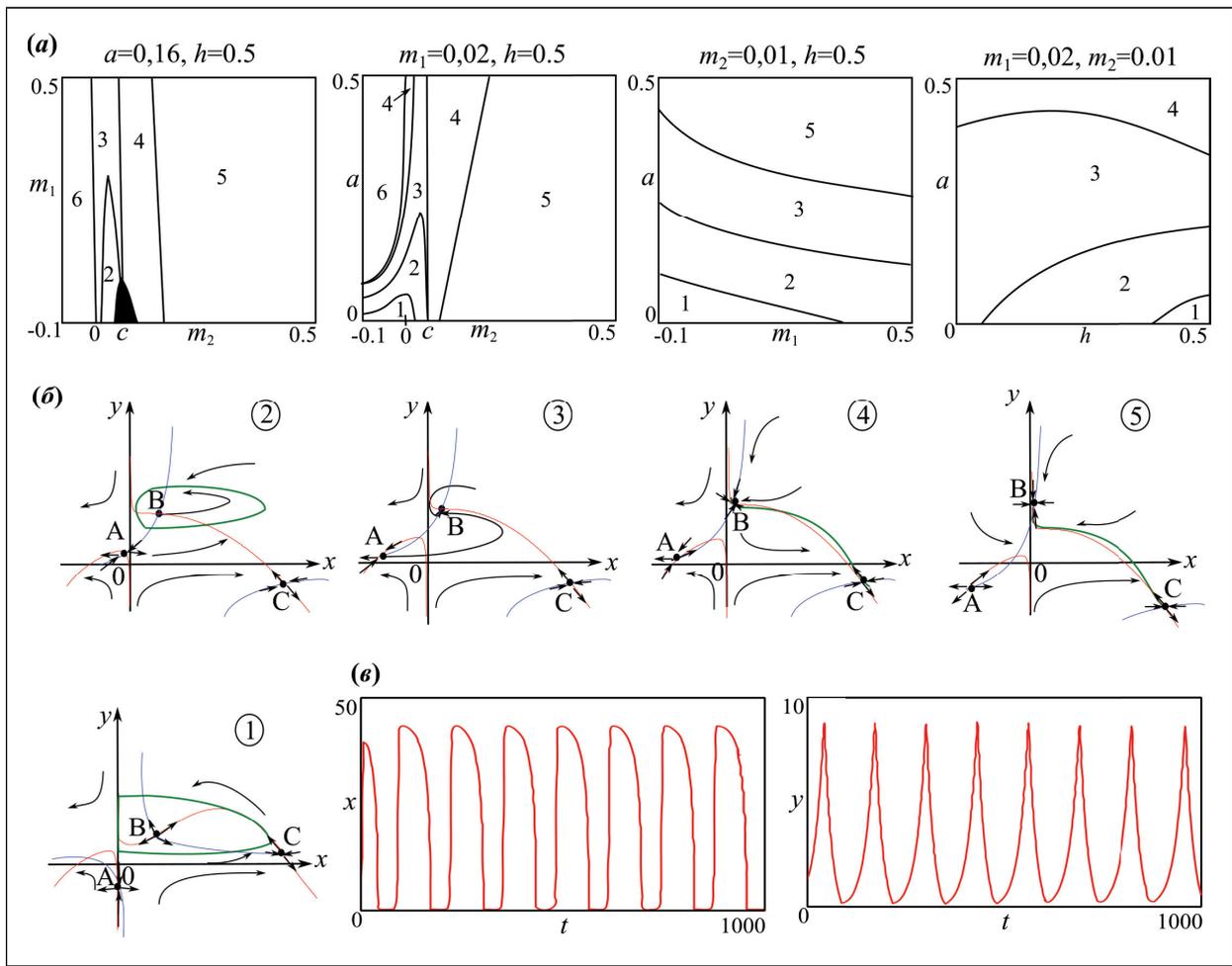


Рис. 1. (а) Параметрические портреты системы (3): 1 – релаксационный предельный цикл, 2 – предельный цикл вокруг точки B, 3 – устойчивый фокус, 4–5 – устойчивый узел, с изменением типа устойчивости точки A, (б) изменение типа устойчивости особых точек системы (3); (в) динамическое поведение системы (3) в области 1 релаксационного предельного цикла

Fig. 1. (a) Parametric portraits of the system (3): 1 – slow-fast (relaxation) limit cycle, 2 – limit cycle around point B, 3 – stable focus, 4–5 – stable node, with change of stability type of point A, (b) a change of stability type of system (3) equilibrium points; (c) dynamical behavior of system (3) in area 1 of slow-fast limit cycle

при большом притоке хищников, эта особая точка устойчива и соответствует устойчивому узлу (области 4 и 5 рис. 1а). При переходе через линию $m_2=c$, являющуюся границей между областями 4 и 5, происходит смена типа устойчивости точки B, и при $m_2 < c$ в динамике численностей хищника и жертв возникают колебания, соответствующие устойчивому фокусу (области 3 рис. 1а) (рис. 1б). Небольшая доля мигрантов при этом приводит к возникновению периодической динамики, соответствующей рождению в системе (3) устойчивого предельного цикла (область 2), который впоследствии переходит в релаксационный предельный цикл (область 1). В последнем случае в динамике

появляются быстрые взрывные всплески численностей жертв, предшествующие плавному их падению практически до нуля (рис. 1в). Такое динамическое поведение соответствует почти полному истреблению жертв, после которого оставшиеся хищники покидают выбранную территорию в поисках пропитания.

Отрицательные значения миграции хищников m_2 (область 6 на рис. 1а) соответствуют постоянному оттоку хищников с рассматриваемой территории. При высокой скорости самолимитирования жертв возникают отрицательные численности хищников и, следовательно, утрачивается биологический смысл рассматриваемой особой точки.

Из анализа параметрических портретов видно, что значение миграции хищников в значительной мере влияет на изменение динамики системы (3). Величина миграции жертв m_1 при этом существенно не изменяет общего вида параметрического пространства, что приводит нас к более подробному изучению модели (3) в случае отсутствия миграции жертв ($m_1=0$) при постоянном притоке хищников.

Исследование модели типа «хищник-жертва» в случае постоянной миграции хищников

Уравнения динамики численности взаимодействующих популяций «хищник-жертва» (3) с постоянной миграцией хищников при отсутствии миграции жертв примет вид:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(1-ax) - \frac{xy}{1+hx} = f(x,y), \\ \frac{dy}{dt} = -cy + \frac{cxy}{1+hx} + m = g(x,y), \end{cases} \quad (7)$$

где $m_1 = 0$, $m = m_2$.

Система (7) имеет три особые точки: $A\left(a + \gamma + \sqrt{D_1}/2a\gamma, -\left(c\sqrt{D_2} + C\right)/2c\gamma^2\right)$, $B\left(a + \gamma - \sqrt{D_1}/2a\gamma, \left(c\sqrt{D_2} - C\right)/2c\gamma^2\right)$, и $O' : (0, -m/c)$, где $D_1 = (a - \gamma)^2 + \varepsilon$, $D_2 = (a + h)(a - \gamma - 1) + \varepsilon + 1$, $C = c(a - \gamma) + 2hm\gamma$, $\gamma = 1 - h$, $\varepsilon = 4am\gamma/c$.

Состояния равновесия системы (7) лежат в плоскости (x,y) , на пересечении двух нуль изоклин $f(x,y)=0$, $g(x,y)=0$. Эти изоклины соответствуют прямой и двум кривым второго порядка – параболе и гиперболе, а точки их пересечения – неподвижным точкам системы (7). На рис. 2в показана эволюция особых точек при изменении значений параметров a и m и фиксированных значениях $c=0.002$ или $c=0.5$ (рис. 2б), соответствующих низкой или высокой скорости снижения численности хищника соответственно.

Как видно из рис. 2б-в, система (7) имеет три неподвижные точки, первая из которых A , соответствующая отрицательной численности хищников, всегда остается седловой и лежит на неустойчивой ветви многообразия. Полутривиальная точка O' соответствует нулевой численности жертв и при пересечении линии $m=c$, являющейся границей между областями 4 и 5 (рис. 2б), меняет тип устойчивости (из седловой становится устойчивым узлом). Вторая точка B является нетривиальной и соответствует положительным значениям численностей всех популяций. Она претерпевает значительные изменения в каждой из отмеченных областей (рис. 2в). Так, в области 1 ее значения соответствуют неустойчивому узлу. Необходимо отметить, что в этой области любые

значения в окрестности двух рассматриваемых биологически значимых точек притягиваются к некоторой устойчивой глобальной траектории, соответствующей максимальному релаксационному предельному циклу (канарду). В области 2 вторая точка B становится неустойчивым фокусом, и любая фазовая точка в ее окрестности притягивается к предельному циклу. В области 3 точка B изменяет свою ориентацию (тип устойчивости) и становится устойчивым фокусом, а при переходе в область 4 она переходит в устойчивый узел. При пересечении прямой $m=c$ точки B и O' обмениваются устойчивостью, а значение численности популяции жертв становится отрицательным в области 5 при положительных значениях хищников. В области 6 обе координаты точки B становятся отрицательными.

На рис. 3 изображены области устойчивости неподвижных точек на критических многообразиях при изменении параметров a и m . Сплошная линия соответствует координате устойчивой особой точки, а пунктирная – неустойчивой. Как видно из данного рисунка, при положительной миграции точка B устойчива, если ее значения численностей хищников превышают соответствующие значения точки O' , и наоборот, третья точка теряет устойчивость при значениях численностей хищников, ниже соответствующих значений второй точки. При этом при положительных значениях параметра a в областях 1–4 (рис. 3) устойчива вторая точка, а в областях 5–6 устойчива только третья точка при любых значениях параметра a . Также рис. 3 демонстрирует неустойчивость первой точки A при любых значениях рассматриваемых параметров.

Таким образом, при исследовании системы (7) можно сделать следующий вывод. Если значения коэффициента миграции превышают значения убыли численности хищников, то устойчивой является ситуация наличия на рассматриваемой территории только популяции хищников. То есть большой приток хищников приводит к быстрому и почти полному истреблению численности жертв. Если же коэффициент убыли хищников больше коэффициента миграции, то возможны два сценария развития, зависящие от рождаемости жертв и значения коэффициента их самолимитирования a . В первом случае (области 1 и 2) любая точка в окрестности нетривиальной или полутривиальной точек притягивается к канарду или предельному циклу. Во втором случае устойчивой является только нетривиальная точка, соответствующая наличию обеих популяций системы (7).

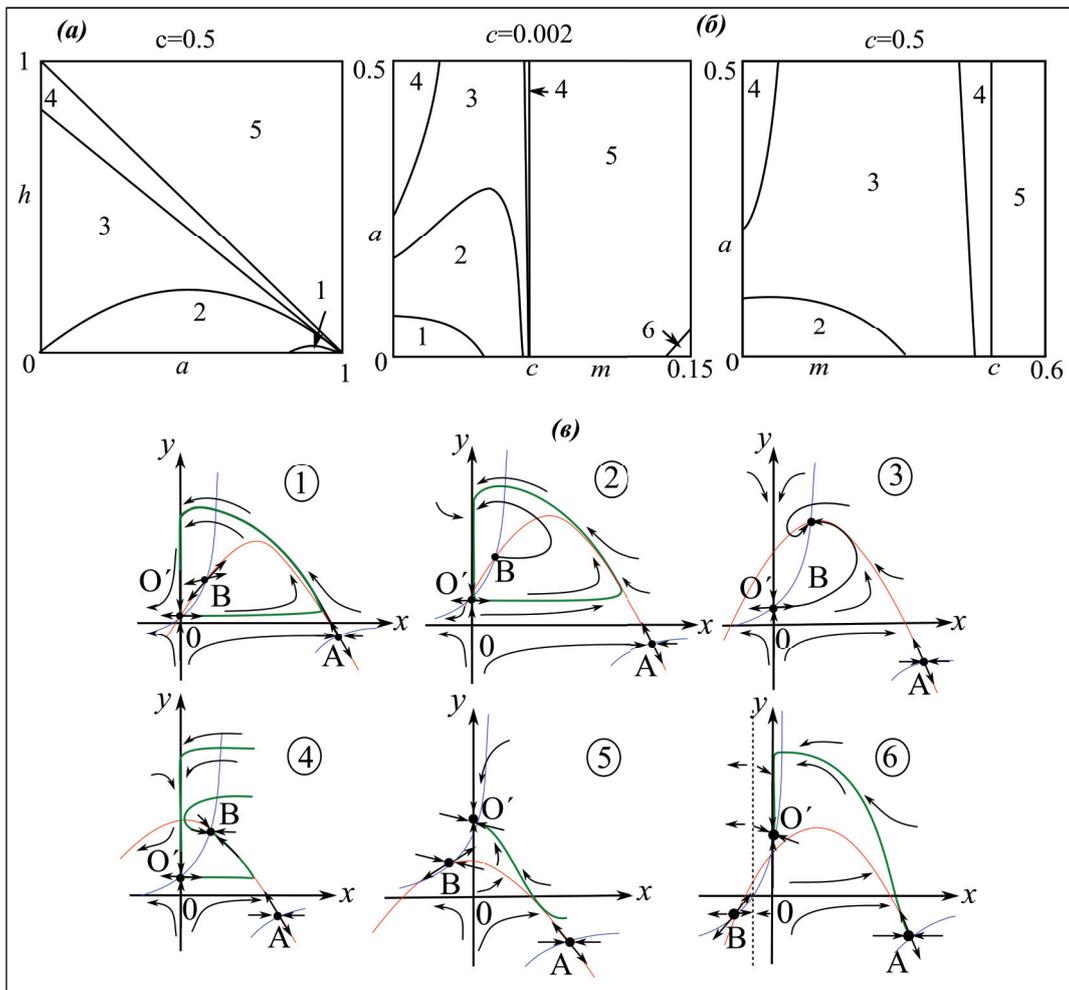


Рис. 2. Параметрические портреты (а) системы (8), (б) системы (7):
 1 – максимальный релаксационный предельный цикл (канард), 2 – предельный цикл,
 3 – устойчивый фокус, 4 – устойчивый узел, 5 – седло, 6 – неустойчивый узел,
 (с) фазовые портреты

Fig. 2. Parametric portraits of (a) the system (8) and (b) the system (7):
 1 – maximum slow-fast limit cycle (canard), 2 – limit cycle,
 4 – stable node, 5 – saddle point, 6 – unstable node, (c) phase portraits

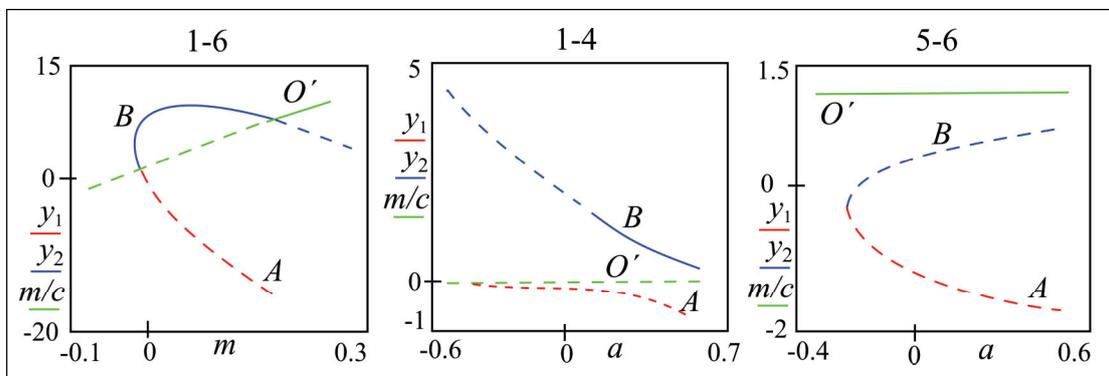


Рис. 3. Области устойчивости особых точек в зависимости от изменений параметров a и m

Fig. 3. Stability areas of equilibrium points dependent on parameters a and m

В случае отсутствия миграции хищников ($m = 0$), система (7) приобретает вид, идентичный модели Базыкина [16]:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(1 - ax) - \frac{xy}{1 + hx}, \\ \frac{dy}{dt} = -cy + \frac{cxy}{1 + hx}. \end{cases} \quad (8)$$

Система (8) имеет три особые точки: нетривиальную $A(1/(1-h), 1-h-a/(1-h)^2)$, соответствующую одновременному существованию обеих популяций, полутривиальную $O'(0,0)$, соответствующую существованию популяции жертвы и тривиальную $O(0,0)$. На рис. 2а представлена карта типов устойчивости нетривиального равновесия модели Базыкина. При $h \geq 1-a$ (область 5) нетривиальная особая точка является седлом, а при переходе через прямую $h = 1-a$ она приобретает устойчивость (области 3 и 4). В области 2 рис. 2а возникает предельный цикл, что соответствует автоколебательному режиму модели Базыкина. В области 1 ненулевое равновесие теряет устойчивость. Подробное описание режимов системы (8) можно найти в [16].

Предложенная ранее модель (7) описывает ситуацию, когда скорость роста популяции жертвы зависит от текущей численности и в отсутствии хищника ограничивается только внутренней конкуренцией. При этом показано, что миграция хищников в значительной степени определяет тип динамики модели (3). В случае, если значения убыли хищников превышают их миграционный приток, в моделях (3) и (7) наблюдается колебательная быстро-медленная динамика. В случае, если приток хищников превышает их убыль, модели (3) и (7) переходят в устойчивое состояние. Такое влияние перемещения хищников на динамику всего сообщества объясняется тем, что рассмотренная модель (7) учитывает насыщение хищников в зависимости от доступной к потреблению биомассы жертв. Поэтому одновременный учет миграции хищников и жертв не влияет на поведение системы, так как прирост жертв лишь ускоряет прирост хищников и действует аналогично снижению их смертности. Таким образом, в рассматриваемой модели (3) именно поведение хищников регулирует численности обеих популяций и определяет тип динамики. С другой стороны, хищник на рассматриваемой территории одинаково ограничивает рост числа как местных, так мигрировавших жертв. В случае же отсутствия жертв или их почти полного истребления хищники покидают данную

территорию в поисках жертв на других территориях, а оставшиеся погибают от голода.

Учет миграции жертв будет играть важную роль при рассмотрении модели с насыщением, зависящим от численности обеих популяций. Такие модели часто возникают при описании взаимодействий «паразит-хозяин». Например, при изучении природно-очаговых инфекций, где область взаимодействия ограничивается границами очага заболевания. Микробы в данном случае выступают в качестве хищника и заражают жертв, в том числе пришедших на их территорию. В этом случае коэффициент рождаемости и самолимитирования жертв не будет влиять на динамику модели. Число зараженных особей в границах очага будет расти в зависимости от миграционного прироста числа жертв, т.е. числа особей, мигрирующих с сопредельной территории.

Далее с учетом приведенных замечаний исследуем модель динамики такого сообщества, которое имеет постоянную скорость восполнения численности жертв за счет их миграции. Скорость восстановления жертв в этом случае оказывается невысокой и слабо зависит от их текущей численности. Таким образом, хищник может потреблять лишь ограниченное количество особей жертв, а популяция хищников имеет предел своего роста, ограниченный размерами данной территорией, а также сложностями, возникающими при истреблении малочисленной и медленно восстанавливающейся жертвы.

Моделирование динамики сообщества «хищник-жертва» с постоянной миграцией жертв

С учетом приведенных выше замечаний при построении модельных уравнений будем принимать следующие допущения:

- В отсутствии жертв (или при их истощении) численность хищников экспоненциально падает до нуля;
- Скорость увеличения численности хищников зависит от объема популяции жертв и ее доступности;
- Увеличение численности хищников приводит к росту потребления жертв до тех пор, пока не истребляется максимально возможное их количество;
- Скорость восстановления популяции жертв считается постоянной и не зависит от их текущей численности и уровня истребления;
- Скорость потребления пропорционально зависит от текущего размера популяции жертв и от численности хищников, однако при возраста-

нии числа жертв происходит насыщение численности хищника;

– Внешние условия, влияющие на изменение поведения системы, учитываются обобщенно и неявно включены в параметры модели.

С учетом указанных допущений модель динамики численности популяций, взаимодействующих по принципу «хищник-жертва» (2), в случае постоянной скорости миграции жертв примет вид:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = -\frac{bxy}{1+\beta y} + m = k(x, y), \\ \frac{dx}{dt} = -c_0 y + \frac{c_1 x y}{1+\alpha y} = p(x, y), \end{cases} \quad (9)$$

где x – плотность популяции жертв, y – плотность популяции хищников, b – коэффициент, отражающий зависимость скорости потребления жертв от численности хищников, $m = m_1$ – постоянная скорость восполнения численности жертв за счет постоянного притока новых особей (иммигрантов) с сопредельных территорий. Параметр c_0 – постоянная, характеризующая скорость снижения численности хищников в условиях отсутствия жертв (при $x = 0$), c_1 – коэффициент, отражающий зависимость прироста численности хищников от количества и доступности жертв, параметры α и β характеризуют процессы насыщения численности хищника и потребления жертв соответственно.

Исследуемая модель (9) представляет собой систему дифференциальных уравнений с насыщением по численности хищников, в зависимости от размера их популяции. В модель неявно включена внутренняя конкуренция хищников за территорию. При этом скорость роста популяции жертв ограничивается только скоростью их потребления, то есть в случае отсутствия хищников численность жертв будет медленно расти.

Система (9) имеет две ненулевые особые точки (состояния равновесия):

$$A \left(\frac{-c_0 b + c_1 \beta m + \sqrt{D}}{2c_0 \alpha b}, \frac{c_0 b + c_1 \beta m + \sqrt{D}}{2c_1 b} \right) \text{ и}$$

$$B \left(\frac{-c_0 b + c_1 \beta m - \sqrt{D}}{2c_0 \alpha b}, \frac{c_0 b + c_1 \beta m - \sqrt{D}}{2c_1 b} \right),$$

где $D = (c_0 b - c_1 \beta m)^2 + 4c_0 c_1 \alpha b m$. Первая из точек при всех положительных коэффициентах устойчива и соответствует стабильному потреблению жертв, вторая соответствует отрицательной скорости их потребления и является седловой.

Под устойчивостью системы понимается такое ее развитие, в котором она находится в состоянии динамического равновесия (с асимптотически

устойчивыми и ограниченными траекториями).

Состояния равновесия системы (9) лежат в плоскости (x, y) , на пересечении двух нуль изоклин $k(x, y) = 0$, $p(x, y) = 0$. Данные уравнения на фазовой плоскости (x, y) задают прямую и гиперболу, точки пересечения которых соответствуют особым точкам рассматриваемой системы (рис. 4).

Чтобы определить области устойчивости состояний равновесия, построим двумерные параметрические портреты системы (9). Для этого зафиксируем параметры системы (9) следующими значениями: $m = 0.2$, $b = 0.003$, $c_0 = 0.2$, $c_1 = 0.02$, $\alpha = 0.02$, $\beta = 0.01$. Далее произведем сканирование параметрической плоскости для выбранных пар бифуркационных параметров (α, m) и (α, β) , которые изменяются при фиксированных значениях остальных коэффициентов. Для каждой точки рассматриваемой плоскости численно определяется тип устойчивости состояний равновесия системы (9), который соответствует различным областям на рис. 4а, отмеченным цифрами.

Система (9) имеет две особые точки, одна из которых B , соответствующая отрицательной скорости потребления ресурсов, всегда остается седловой и лежит на неустойчивой ветви многообразия.

Точка A соответствует положительным значениям обоих уравнений. Она претерпевает значительные изменения в каждой из отмеченных областей. Так, в первых двух областях при положительных значениях бифуркационных параметров α и a точка A устойчивая (область 1 соответствует устойчивому фокусу, область 2 – устойчивому узлу). В областях 3 (неустойчивый фокус) и 4 (неустойчивый узел), при отрицательных значениях параметра α , рассматриваемая точка теряет свою устойчивость, что соответствует отрицательному насыщению притока хищников. Таким образом, динамика системы (9) вокруг точки A оказывается устойчивой при любых положительных значениях $\alpha > 0$ и $\beta > 0$, т.е. ее устойчивость не зависит от скорости потребления жертв. Однако скорость изменения численности хищников существенно меняет характер устойчивости режимов динамики рассматриваемой системы (рис. 4а).

На границе области 5 происходит слияние нетривиальных особых точек в луч $(0, y)$, даже при постоянной скорости миграции, т.е. при $m \neq 0$. Эта область соответствует прекращению истребления жертв. Таким образом, в области 5 неподвижные точки теряют смысл и система (9) не имеет решений.

Выделенная на рис. 4а прямая 6 являет-

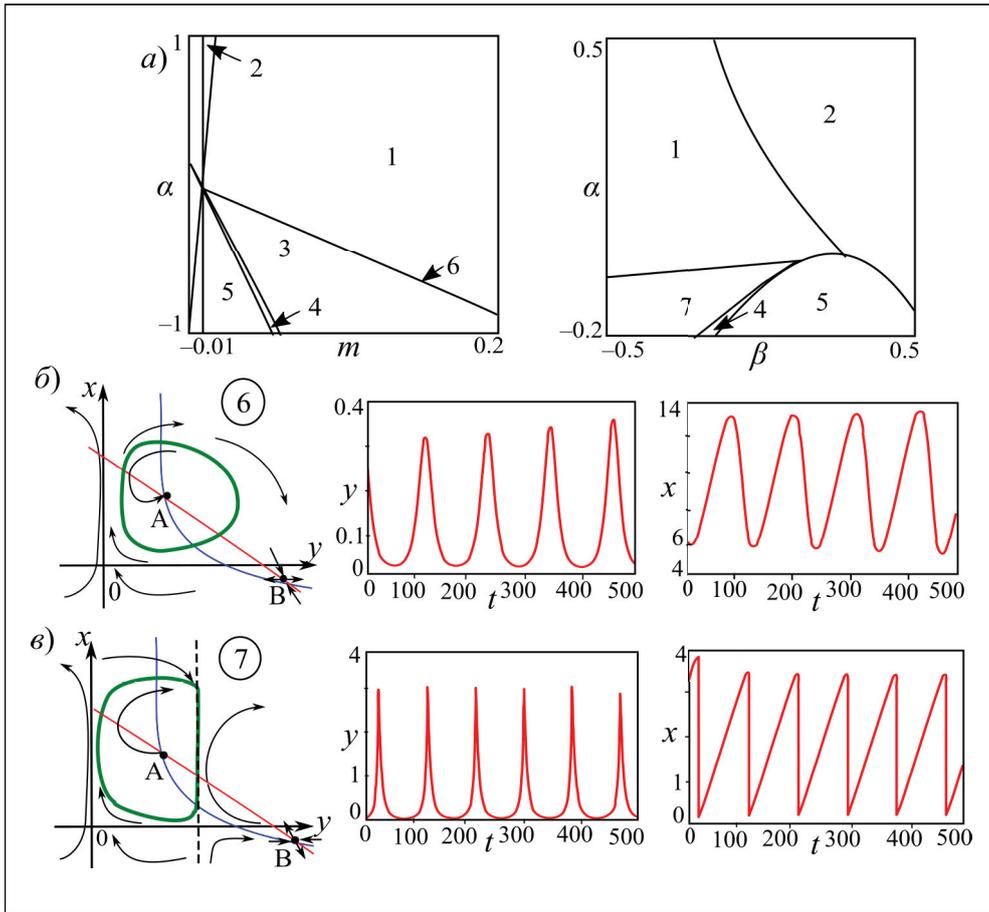


Рис. 4. (а) Параметрический портрет системы (9): 1 – устойчивый фокус, 2 – устойчивый узел, 3 – неустойчивый фокус, 4 – неустойчивый узел, 5 – нет решений, 6 – неустойчивый предельный цикл, 7 – устойчивый предельный цикл, (б)–(в) динамическое поведение системы (9) в области устойчивого (в) и неустойчивого (б) предельного цикла

Fig. 4. (a) Parametric portrait of the system (9): 1 – stable focus, 2 – stable node, 3 – unstable focus, 4 – unstable node, 5 – no solutions, 6 – unstable limit cycle, 7 – stable limit cycle, (b)–(c) dynamics of the system (9) in the region of stable (c) and unstable (b) limit cycle

ся бифуркационной линией, разделяющей области 1 и 3, проходя через которую точка A меняет тип устойчивости и переходит соответственно от устойчивого к неустойчивому фокусу. Необходимо отметить, что в области 7, при отрицательных значениях параметров α и β , а также начальных условиях $x(0) > 0$ и $y(0) > 0$, модельная траектория притягивается к некоторой устойчивой глобальной траектории, соответствующей максимально-му релаксационному предельному циклу (канарду) (т.е. возникает быстро-медленная динамика) (рис. 4в). Этот цикл располагается между двумя асимптотами $y = 0$ и $y = -1/\beta$ (вторая из них на рис. 4в обозначена пунктирной линией). В результате цикл приобретает овальную форму, что в динамике отражается в виде резкого падения и более

плавного увеличения численности хищников y , а колебания численности жертв x приобретут пилообразный характер. Прямая 6, в свою очередь, соответствует рождению неустойчивого предельного цикла. Для него характерно, что фазовые точки из внутренней окрестности цикла притягиваются к точке A , соответствующей устойчивому фокусу, а точки, лежащие вне цикла, отдаляются от него (рис. 4б). Неустойчивый предельный цикл, по сравнению с устойчивым, имеет округлую форму и более плавную динамику (рис. 4б).

Базовые модели взаимодействующих популяций хорошо описывают не только биологические процессы, но и широко применяются в других областях науки, например, при решении экономических задач, связанных с антропогенным

воздействием, промыслом или добычей полезных ископаемых. Так, с помощью модели (9) можно описать изменение запасов трудновозобновляемых (или невозобновляемых) природных ресурсов [6, 7], когда аналогом жертвы являются сами ресурсы, а аналогом хищника будет выступать общество, потребляющее эти ресурсы. В этом случае в качестве фазовых переменных модели (9) логично рассмотреть численность занятых в рассматриваемой отрасли y и объем ресурсов x , коэффициент m при этом соответствует постоянной скорости восстановления ресурсов.

В случае моделирования динамики добычи невозобновляемых (минеральных) ресурсов восстановление означает постоянное пополнение их промышленных запасов (открываются новые месторождения, изучаются альтернативные ресурсы, разрабатываются более продуктивные способы добычи). В этом случае скорость восстановления ресурсов характеризуется скоростью перехода прогнозных запасов ресурсов в промышленные путем вовлечения ранее разведанных ресурсов в добычу [6].

Исследование частных случаев модели (9)

В случае, когда скорость истребления жертв совпадает со скоростью прироста численности хищников ($c_1 = b$), а также равенства скоростей насыщения численности хищника и потребления жертв ($\alpha = \beta = h$), система (9) имеет вид:

$$\begin{cases} \frac{d x}{d t} = -\frac{bxy}{1+hy} + m \\ \frac{d y}{d t} = -c_0y + \frac{bxy}{1+hy} \end{cases} \quad (10)$$

Система (10) имеет одну нетривиальную особую точку $A(m/c_0, (c_0+hm)/b)$, соответствующую стабильному потреблению жертв, которая является устойчивой при положительных значениях всех коэффициентов.

На параметрическом портрете (рис. 5а, б) отмечены области устойчивости особой точки системы (10), при вариации некоторых параметров. Область 1 соответствует устойчивому фокусу, 2 – устойчивому узлу, 3 – неустойчивому фокусу, 4 – неустойчивому узлу, 6 – седлу. На границе перехода от устойчивого фокуса к неустойчивому (кривая 5 на рис. 5а, соответствующая малым значениям скоростей насыщения численности хищника и потребления жертв ($h \rightarrow 0$)), возникает длиннопериодический быстро-медленный режим (рис. 5з), соответствующий медленно раскручивающемуся неустойчивому фокусу (рис. 5в). Как видно из рис. 5, особая точка системы (10) устой-

чива в случае положительного значения скорости насыщения численности хищника h и совпадения знаков скоростей истребления жертв и их восстановления, что отражается на параметрическом портрете в виде областей устойчивости, симметричных относительно прямой $h = -c_0$ (рис. 5б).

В предельном случае, когда рост объемов потребления жертв пропорционально зависит от плотности популяции хищников, т.е. при $\beta = 0$ модель (9) принимает вид:

$$\begin{cases} \frac{d x}{d t} = -bxy + m, \\ \frac{d y}{d t} = -c_0y + \frac{c_1xy}{1+hy} \end{cases} \quad (11)$$

Система (11) так же, как и (9), имеет две ненулевые особые точки, первая из которых устойчива при всех положительных значениях коэффициентов, вторая при любых значениях коэффициентов является седловой. Первая нетривиальная особая точка соответствует устойчивому потреблению жертв и имеет два типа устойчивости: устойчивый фокус или устойчивый узел, в зависимости от значений соответствующих параметров.

Если рост объемов потребления жертв и рост числа хищников происходит пропорционально численности хищников и объему изъятия жертв, т.е. при $h = 0$, модель (11) имеет вид:

$$\begin{cases} \frac{d x}{d t} = -bxy + m, \\ \frac{d y}{d t} = -c_0y + c_1xy \end{cases} \quad (12)$$

Данная модель является частным случаем классической модели Вольтерры и отражает ситуацию, когда скорость увеличения численности жертв является постоянным числом и не зависит от способа и скорости их потребления.

Система (12) имеет одну нетривиальную особую точку $(c_1m/c_0b, c_0/c_1)$, которая при всех положительных значениях коэффициентов имеет колебательную динамику, соответствующую устойчивому фокусу. При отрицательных значениях одного из коэффициентов точка теряет устойчивость и оказывается седловой. Устойчивость системы (12) при этом не зависит от показателей скорости прироста хищников c_1 , однако зависит от темпа снижения их численности c_0 . Например, при положительных значениях c_0 особая точка соответствует устойчивому фокусу или устойчивому узлу (при $c_0 \rightarrow 0$), при отрицательных ($c_0 < 0$) – неустойчивому фокусу или неустойчивому узлу (при $c_0 \rightarrow 0$).

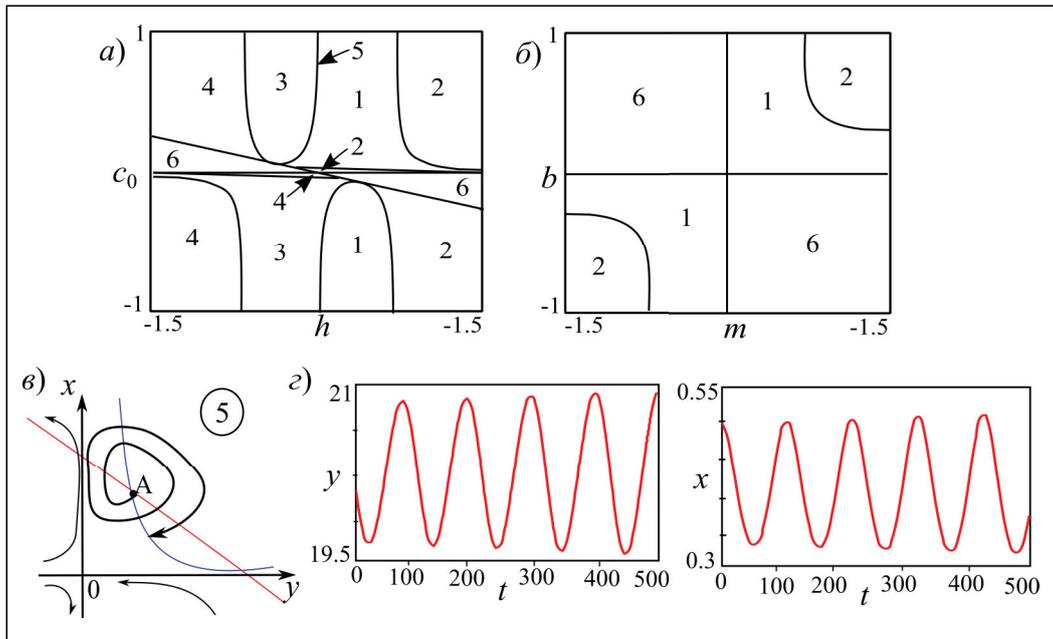


Рис. 5. (а)-(б) Параметрические портреты системы (10); (с) динамическое поведение системы в области длиннопериодического неустойчивого фокуса (в)

Fig. 5. (a)-(b) Parametric portraits of the system (10); (d) dynamic behavior of the system in the area of long-period unstable focus (c)

В случае, когда объем истребления жертв превышает скорость их миграции или эта скорость нулевая, т.е. при $m = 0$, модели (9)–(12) приобретают устойчивость в луче особых точек $(0, y)$, соответствующих нерациональному потреблению жертв. Последнее выражается в резком падении численности хищников и прекращении потребления жертв. При этом популяция жертв может быть истощена полностью, если $b > c_1$, либо до некоторого минимального объема, если $b < c_1$.

Полученные результаты являются значимыми в исследовании базовых моделей, так как ненулевое решение классической модели Вольтерры является центром и периодические траектории вблизи этой особой точки структурно неустойчивые [31]. Такое решение является неустойчивым к малым случайным возмущениям, способствующим изменению размаха колебаний фазовых переменных, в то время как одним из важных требований реальной системы является устойчивость к таким воздействиям. Одним из способов исправления данного недостатка является модификация базовой модели посредством ее усложнения. Самое простое из них – введение в модель нелинейного члена, например, самоограничения роста динамических переменных. Такая модификация

приводит к устойчивым решениям, соответствующим узлу, фокусу или предельному циклу, в зависимости от соотношений параметров [7]. Однако в данной работе показано, что не усложнение, а некоторое упрощение базовой модели Вольтерры (12), в которой скорость роста популяции жертвы зависит от постоянной миграции особей и не зависит от ее взаимодействия с хищником, способно приводить к тем же структурно устойчивым режимам динамики.

Заключение

Данное исследование входит в число работ, изучающих базовые динамические модели [7, 12, 16, 23, 31], которые учитывают только основные факторы развития как отдельно взятой популяции, так и целого сообщества.

В результате исследования показано, что двумерные модели, являющиеся модификацией базовых моделей Вольтерры [31] и Базыкина [16], приводят к структурно устойчивым колебательным режимам, соответствующим фокусу и предельному циклу. Обнаружено, что рассматриваемые модели также содержат в себе и быстро-медленную колебательную динамику, соответствующую максимальному предельному циклу (канарду), состоящему из резких скачков и более

плавного падения численностей [19]. Появление подобных режимов соответствует чередованию периодов активного истребления жертвы, сопровождаемого ростом численности хищников, и периодов длительного восстановления численности жертв, в течение которого их добыча практически не осуществляется.

Представленная в работе модель динамики сообщества «хищник-жертва» с постоянной миграцией жертв успешно применяется при моделировании различных процессов, основанных на принципах популяционных взаимодействий. Например, она хорошо описывает динамику потребления трудновозобновляемых [7] (или невозобновляемых [6]) природных ресурсов, где аналогом жертвы являются ресурсы, а аналогом хищника – занятые, потребляющие эти ресурсы. Сравнительно простая модель позволяет провести полное качественное исследование полученной системы и получить оценки эффективности использования ресурсов и степени модернизации отрасли потребления.

При исследовании модели с насыщением хищников, зависящим от объема биомассы жертв, и учетом постоянной миграции особей в обеих популяциях было показано, что значение миграции хищников в значительной мере влияет на изменение динамики численности. В то время как величина миграции жертв не изменяет общего вида параметрического пространства и, соответственно, не влияет на тип динамики.

Исследование модели, описывающей взаимодействующие популяции «хищник-жертва» с постоянной долей миграции хищника, показало, что большой приток хищников приводит к быстрому и почти полному истреблению численности жертв. То есть, если значения коэффициента миграции превышают значения убыли численности хищников, то устойчивой является ситуация наличия на рассматриваемой территории только популяции хищников. Если же коэффициент убыли хищников больше коэффициента миграции, то возможны два сценария развития, зависящие от рождаемости жертв и значения коэффициента их самолимитирования. Добавление в базовую модель Базыкина постоянного члена, отражающего миграцию хищников, приводит к возникновению в модели быстро-медленной динамики, соответствующей канарду или предельному циклу. Следовательно, миграция хищников оказывает существенное влияние на изменение динамики рассматриваемого сообщества «хищник-жертва», что служит основанием для исследования влияния

миграции хищников на динамику одновременно двух соседних сообществ «хищник-жертва», представленного в работах [5, 21].

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

ЛИТЕРАТУРА:

1. Андронов А.А. Теория колебаний / А.А. Андронов, А.А. Витт, С.Э. Хайкин. М.: Физматгиз, 1959. 915 с.
2. Баханова Ю.В., Казаков А.О., Коротков А.Г. Спиральный хаос в моделях типа Лотки-Вольтерры // Журнал средневолжского математического общества. 2017. Т. 19, № 2. С. 13–24. DOI: 10.15507/2079-6900.19.201701.013-02.
3. Гаузе Г.Ф. Борьба за существование. М.; Ижевск: Ин-т компьютер. исследований, 2002. 160 с.
4. Колмогоров А.Н. Качественное изучение математических моделей динамики популяций // Проблемы кибернетики. 1972. № 5. С. 100–106.
5. Кулаков М.П., Курилова Е.В., Фрисман Е.Я. Синхронизация, тоническая и пачечная динамика в модели двух сообществ «хищник-жертва», связанных миграциями хищника // Математическая биология и биоинформатика. 2019. Т. 14, № 2. С. 588–611. DOI: 10.17537/2019.14.588.
6. Курилова Е.В., Кулаков М.П., Хавинсон М.Ю., Фрисман Е.Я. Моделирование динамики добычи минеральных ресурсов в регионе: экономический подход // Информатика и системы управления. 2012. № 4 (34). С. 3–13.
7. Курилова Е.В., Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. Моделирование динамики потребления трудно возобновляемых ресурсов // Информатика и системы управления. 2023. Т. 2, № 76. С. 18–32. DOI: 10.22250/18142400_2023_76_2_18.
8. Логофет Д.О., Казанцева Е.С., Белова И.Н., Онипченко В.Г. Ценопопуляция незабудочника кавказского (*eritrichiumcaucasicum*) как объект математического моделирования. II. Сколько лет живет малолетник? // Журнал общей биологии. 2017. Т. 78, № 1. С. 56–66.
9. Ляпунов А.М. Общая задача об устойчивости движения. М.; Л.: Гостехиздат, 1950. 472 с.
10. Медвинский А.Б., Русаков А.В., Бобырев А.Е., Бурменский В.А., Криксунов А.Е., Нуриева Н.И., Гоник М.М. Концептуальная модель водных сообществ озер Нарочь и Мясстро (Белоруссия) // Биофизика. 2009. Т. 54, № 1. С. 20–125. DOI: 10.20537/2076-7633-2016-8-2-229-239.

11. Неймарк Ю.И. О возникновении стохастичности в динамических системах // Известия вузов. Радиофизика. 1974. Т. 17, № 4. С. 602–607.
12. Ризниченко Г.Ю. Биофизическая динамика продукционных процессов / Г.Ю. Ризниченко, А.Б. Рубин. М.; Ижевск: Ин-т компьютер. исследований, 2004. 464 с.
13. Розенберг Г.С. Введение в теоретическую экологию. Т. 1. Тольятти: Кассандра, 2013. 565 с.
14. Романовский Ю.М. Математическое моделирование в биофизике / Ю.М. Романовский, Н.В. Степанова, Д.С. Чернавский. М.: Наука, 1975. 343 с.
15. Шапиро А.П. Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии / А.П. Шапиро, С.П. Луппов. М.: Наука, 1983. 132 с.
16. Bazykin A.D. Nonlinear dynamics of interacting populations. World scientific series on Nonlinear Science. Ser. A. Vol. 11. Singapore: World Scientific Publishing Co., 1998. 194 p. DOI: <https://doi.org/10.1142/2284>.
17. Cressman R., Křivan V. Migration Dynamics for the Ideal Free Distribution // The American Naturalist. 2006. Vol. 168, N 3. P. 384–987. DOI: 10.1086/506954.
18. Holling C.S. Some characteristics of simple types of predation and parasitism // Canadian Entomologist. 1959. Vol. 91. P. 385–398. DOI: 10.4039/Ent91385-7.
19. Hubbert M.K. Nuclear energy and the fossil fuels. Texas: American Petroleum Inst, 1956. 40 p.
20. Křivan V., Eisner J. The effect of the Holling type II functional response on apparent competition // Theoretical Population Biology. 2006. Vol. 70. P. 421–430. DOI: 10.1016/j.tpb.2006.07.004.
21. Kurilova E.V., Kulakov M.P., Frisman E.Y. Mechanisms leading to bursting oscillations in the system of predator–prey communities coupled by migrations // Izvestiya Vysshikh Uchebnykh Zavedeniy. Applied Nonlinear Dynamics. 2023. Vol. 31, N 2. P. 143–169. DOI: 10.18500/0869-6632-003030.
22. Logofet D.O. Estimating the fitness of a local discrete-structured population: from uncertainty to an exact number // Ecological Modelling. 2016. Vol. 329. P. 112–120. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2016.02.015.
23. Lotka A.J. Elements of physical biology. Baltimore: Williams and Wilkins, 1925. 495 p.
24. Manica V., Silva J.A.L. Population distribution and synchronized dynamics in a metapopulation model in two geographic scales // Mathematical Biosciences. 2014. Vol. 250. P. 1–9. DOI: 10.1016/j.mbs.2014.02.002.
25. Mukhopadhyay B., Bhattacharyya R. Role of predator switching in an eco-epidemiological model with disease in the prey // Ecological Modelling. 2009. Vol. 220, N 7. P. 931–939. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2009.01.016.
26. Pati N.C., Ghosh B. Impacts of time delay in a bistable predator–prey system // Nonlinear Dynamics. 2023. Vol. 111. P. 22707–22726. DOI: 10.1007/s11071-023-08988-5.
27. Rosenzweig A., MacArthur R.H. Graphical representation and stability conditions of predator–prey interaction // Amer. Natur. 1963. Vol. 97. P. 209–223. DOI: 10.1086/282272.
28. Saha S., Bairagi N., Dana S.K. Chimera states in ecological network under weighted mean-field dispersal of species // Front. Appl. Math. Stat. 2019. Vol. 5:15. P. 1–11. DOI: 10.3389/fams.2019.00015.
29. Saifuddin Md., Biswas S., Samanta S., Sarkar S., Chattopadhyay J. Complex dynamics of an eco-epidemiological model with different competition coefficients and weak Allee in the predator // Chaos, Solitons & Fractals. 2016. Vol. 91. P. 270–285. DOI: 10.1016/j.chaos.2016.06.009.
30. Tyutyunov Yu.V., Titova L.I., Senina I.N. Prey-taxis destabilizes homogeneous stationary state in spatial Gause-Kolmogorov-type model for predator–prey system // Ecological Complexity. 2017. Vol. 31. P. 170–180. DOI: 10.1016/j.ecocom.2017.07.001.
31. Volterra V. Lecons sur la Theorie Mathematique de la Lutte pour la Vie. Paris: Gauthier – Villars, 1931. 214 p.

REFERENCES:

1. Andronov A.A. *Teoriya kolebanii* (Theory of oscillations), A.A. Andronov, A.A. Vitt, S.E. Khaikin. Moscow: Fizmatgiz Publ., 1959. 915 p. (In Russ.).
2. Bakhanova Y.V., Kazakov A.O., Korotkov A.G. Spiral Chaos in Lotka-Volterra Like Models. *Zhurnal srednevolzhskogo matematicheskogo obshchestva*, 2017, vol. 19, no. 2, pp. 13–24. (In Russ.). DOI: 10.15507/2079-6900.19.201701.013-02.
3. Gauze G.F. *Bor'ba za sushchestvovanie* (Struggle for existence). Moscow; Izhevsk: In-t computer. Research, 2002. 160 p. (In Russ.).
4. Kolmogorov A.N. Qualitative study of mathematical models of population dynamics. *Problemy kibernetiki*, 1972, no. 5, pp. 100–106. (In Russ.).
5. Kulakov M.P., Kurilova E.V., Frisman E.Ya. Synchronization and Bursting Activity in the Model for Two Predator-Prey Systems Coupled By Pred-

- ator Migration. *Matematicheskaya biologiya i bioinformatika*, 2019, vol. 14, no. 2, pp. 588–611. (In Russ.). DOI: 10.17537/2019.14.588.
6. Kurilova E.V., Kulakov M.P., Khavinson M.Yu., Frisman E.Ya. Modeling the dynamics of mineral resource extraction in the region: an economic-physical approach. *Informatika i sistemy upravleniya*, 2012, vol. 34, no. 4, pp. 3–13. (In Russ.).
 7. Kurilova E.V., Kulakov M.P., Frisman E.Ya. Modeling the dynamics of hard to renew resources consumption. *Informatika i sistemy upravleniya*, 2023, vol. 2, no.76, pp. 18–32. (In Russ.). DOI: 10.22250/18142400_2023_76_2_18.
 8. Logofet D.O., Kazantseva E.S., Belova I.N., Onipchenko V.G. Local population of *Eritrichium caucasicum* as an object of mathematical modeling. II. How short does the short-lived perennial live? *Zhurnal obshchei biologii*, 2017, vol. 78, no. 1, pp. 56–66. (In Russ.).
 9. Lyapunov A.M. *Obshchaya zadacha ob ustoychivosti dvizheniya* (The general problem of motion stability). Moscow; Leningrad: Gostekhizdat Publ., 1950. 472 p. (In Russ.).
 10. Medvinsky A.B., Rusakov A.V., Nurieva N.I., Gonik M.M., Burmensky V.A., Kriksunov A.E., Bobyrev A.E. A Conceptual Mathematical Model of the Aquatic Communities of Lakes Naroch and Myastro (Belarus). *Biofizika*, 2009, vol. 54, no. 1, pp. 120–125. (In Russ.). DOI: 10.20537/2076-7633-2016-8-2-229-239.
 11. Neymark Yu.I. On the emergence of stochasticity in dynamic systems. *Izvestiya vuzov. Radiofizika*, 1974, vol. 17, no. 4, pp. 602–607. (In Russ.).
 12. Riznichenko G.Yu. *Biofizicheskaya dinamika produktsionnykh protsessov* (Biophysical dynamics of production processes), G.Yu. Riznichenko, A.B. Rubin. Moscow; Izhevsk: In-t computer. Research, 2004. 464 p. (In Russ.).
 13. Rozenberg G.S. *Vvedenie v teoreticheskuyu ekologiyu* (Introduction to theoretical ecology), vol. 1. Tolyatti: Kassandra Publ., 2013. 565 p. (In Russ.).
 14. Romanovsky Yu.M. *Matematicheskoe modelirovanie v biofizike* (Mathematical modeling in biophysics), Yu.M. Romanovsky, N.V. Stepanova, D.S. Chernavsky. Moscow: Nauka Publ., 1975. 343 p. (In Russ.).
 15. Shapiro A.P. *Rekurrentnye uravneniya v teorii populyatsionnoi biologii* (Recurrent equations in the theory of population biology), A.P. Shapiro, S.P. Luppov. Moscow: Nauka Publ., 1983. 132 p. (In Russ.).
 16. Bazykin A.D. *Nonlinear dynamics of interacting populations*. *World scientific series on Nonlinear Science*. Ser. A. Vol. 11. Singapore: World Scientific Publishing Co., 1998. 194 p. DOI: <https://doi.org/10.1142/2284>.
 17. Cressman R., Krivan V. Migration Dynamics for the Ideal Free Distribution. *The American Naturalist*, 2006, vol. 168, no. 3, pp. 384–397. DOI: 10.1086/506954.
 18. Holling C.S. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist*, 1959, vol. 91, pp. 385–398. DOI: 10.4039/Ent91385-7.
 19. Hubbert M.K. *Nuclear energy and the fossil fuels*. Texas: American Petroleum Inst, 1956. 40 p.
 20. Krivan V., Eisner J. The effect of the Holling type II functional response on apparent competition. *Theoretical Population Biology*, 2006, vol. 70, pp. 421–430. DOI: 10.1016/j.tpb.2006.07.004.
 21. Kurilova E.V., Kulakov M.P., Frisman E.Y. Mechanisms leading to bursting oscillations in the system of predator–prey communities coupled by migrations. *Izvestiya Vysshikh Uchebnykh Zavedeniy. Applied Nonlinear Dynamics*, 2023, vol. 31, no. 2, pp. 143–169. DOI: 10.18500/0869-6632-003030.
 22. Logofet D.O. Estimating the fitness of a local discrete-structured population: from uncertainty to an exact number. *Ecological Modelling*, 2016, vol. 329, pp. 112–120. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2016.02.015.
 23. Lotka A.J. *Elements of physical biology*. Baltimore: Williams and Wilkins, 1925. 495 p.
 24. Manica V., Silva J.A.L. Population distribution and synchronized dynamics in a metapopulation model in two geographic scales. *Mathematical Biosciences*, 2014, vol. 250, pp. 1–9. DOI: 10.1016/j.mbs.2014.02.002.
 25. Mukhopadhyay B., Bhattacharyya R. Role of predator switching in an eco-epidemiological model with disease in the prey. *Ecological Modelling*, 2009, vol. 220, no. 7, pp. 931–939. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2009.01.016.
 26. Pati N.C., Ghosh B. Impacts of time delay in a bistable predator–prey system. *Nonlinear Dynamics*, 2023, vol. 111, pp. 22707–22726. DOI: 10.1007/s11071-023-08988-5.
 27. Rosenzweig A., MacArthur R.H. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interaction. *Amer. Natur.*, 1963, vol. 97, pp. 209–223. DOI: 10.1086/282272.
 28. Saha S., Bairagi N., Dana S.K. Chimera states in ecological network under weighted mean-field dispersal of species. *Front. Appl. Math.*

- Stat.*, 2019, vol. 5:15, pp. 1–11. DOI: 10.3389/fams.2019.00015.
29. Saifuddin Md., Biswas S., Samanta S., Sarkar S., Chattopadhyay J. Complex dynamics of an eco-epidemiological model with different competition coefficients and weak Allee in the predator. *Chaos, Solitons & Fractals*, 2016, vol. 91, pp. 270–285. DOI: 10.1016/j.chaos.2016.06.009.
30. Tyutyunov Yu.V., Titova L.I., Senina I.N. Prey-taxis destabilizes homogeneous stationary state in spatial Gause-Kolmogorov-type model for predator-prey system. *Ecological Complexity*, 2017, vol. 31, pp. 170–180. DOI: 10.1016/j.ecocom.2017.07.001.
31. Volterra V. *Lecons sur la Theorie Mathematique de la Lutte pour la Vie*. Paris: Gauthier – Villars, 1931. 214 p.

MODELING THE DYNAMICS OF INTERACTING PREDATOR-PREY POPULATIONS WITH CONSTANT MIGRATION OF INDIVIDUALS FROM ADJACENT TERRITORIES

E.V. Kurilova, E.Ya. Frisman

The article deals with the research of the dynamics of a local predator-prey community with constant migration of individuals from neighboring territories. We studied several models with a constant inflow of individuals into both predator and prey populations. It is shown that changes in the overall dynamics are significantly influenced by the number of predator migrants: their large influx leads to the rapid and almost complete extinction of preys. The model considering only a constant prey inflow is successfully applied to modeling of various processes based on the principles of predator-prey population interactions, for example, when studying the consumption of difficult-to-renewable or nonrenewable natural resources. The study of the model provides allows getting estimations of the resources use efficiency and and the degree of modernization of the consumer sector. It is shown that two-dimensional models - modifications of the basic Volterra and Bazykin models, lead to structurally stable fluctuation regimes corresponding to the focus and limit cycle. We found that these models also contain fast-slow periodic dynamics, corresponding to a maximum limit cycle with strong spikes and smoother declines in the population size. The emergence of such regimes corresponds to the alternation of periods of active extinctions of prey, accompanied by an increase in the number of predators, and periods of long-term restoration of the prey, during which there is no harvesting of prey. We used methods of dynamic systems analysis to study the models. The construction of two-dimensional parametric portraits shows that, to get stable dynamics of the basic models of two interacting biological species, no complication is required, for example, by adding nonlinear terms. Stable regimes are also observed in simpler models, such as the original Lotka-Volterra or Bazikin models, where the recovery rate of prey population is a constant value.

Keywords: predator-prey, migration, fast-slow system, stable dynamics.

Reference: Kurilova E.V., Frisman E.Ya. Modeling the dynamics of interacting predator-prey populations with constant migration of individuals from adjacent territories. *Regional'nye problemy*, 2024, vol. 27, no. 1, pp. 62–77. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2024-27-1-62-77.

Поступила в редакцию 23.01.2024

Принята к публикации 22.03.2024

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ. БИОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 582.26(571.621)

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ К ФЛОРЕ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ (BACILLARIOPHYTA) ЗАПОВЕДНИКА «БАСТАК»

Л.А. Медведева

Федеральный научный центр биоразнообразия
наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,
пр. 100-летия Владивостока 159, г. Владивосток, 690022,
e-mail: medvedeva@biosoil.ru, <https://orcid.org/0000-0001-5910-8372>

В статье приведены новые сведения о составе диатомовых водорослей государственного природного заповедника «Бастак». Ранее в материалах опубликованной коллективной монографии отдел диатомовых водорослей (Bacillariophyta) содержал 204 вида (вместе с разновидностями и формами – 248). Дополнительно к имеющимся данным определено 102 вида (включая разновидности и формы водорослей). Были обследованы озеро Забеловское, реки Забеловка, Лосиный Ключ, Глинянка, Бастак, Малый Сореннак, две протоки Амура (протока Крестовая и протока Чертовья), безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, заболоченный водоем в устье р. Глинянка. Приводится аннотированный список обнаруженных таксонов с указанием места и времени сбора, а также частоты встречаемости. Наибольшим видовым разнообразием характеризуются роды *Gomphonema* – 13 и *Pinnularia* – 10 видов. Обнаружен ряд интересных и редких видов водорослей, характеризующихся своеобразными экологическими особенностями и обладающих ограниченным распространением: *Eunotia circumborealis* Lange-Bertalot et Nörpel, *E. zygodon* Ehrenberg, *Caloneis pulchra* Messikommer, *Cavinula pusio* (Cleve) Lange-Bertalot, *Gomphonema elongatum* W. Smith, *Gomphosphenia grovei* var. *lingulata* (Hustedt) Lange-Bertalot, а также некоторые представители рода *Pinnularia*: *P. eifelana* (Krammer) Krammer, *P. erratica* Krammer, *P. turbulenta* (A. Cleve) Krammer. Найдено 4 таксона, новых для территории российского Дальнего Востока: *Cymbopleura subaequalis* (Grunow) Krammer, *Gomphonema gracile* f. *turris* Hustedt, *Hippodonta subcostulata* (Hustedt) Lange-Bertalot, Metzeltin et Witkowski, *Placoneis cuneata* (Möller ex Foged) Potapova. По-видимому, видовое разнообразие флоры диатомовых водорослей является следствием наличия большого количества разнообразных по экологическим условиям водоемов.

Ключевые слова: диатомовые водоросли, заповедник «Бастак», Дальний Восток.

Образец цитирования: Медведева Л.А. Дополнительные материалы к флоре диатомовых водорослей (Bacillariophyta) заповедника «Бастак» // Региональные проблемы. 2024. Т. 27, № 1. С. 78–87. DOI: 10.31433/2618-9593-2024-27-1-78-87.

Введение

В 2001 г. нами было впервые проведено альгологическое обследование территории государственного природного заповедника «Бастак». Полученные результаты опубликованы в коллективной монографии, посвященной растительности заповедника и флоре различных групп растений и грибов. Таксономический список обнаруженных водорослей насчитывал 472 вида (включая разновидности и формы – 546) [10]. Отдел диатомовых

водорослей (Bacillariophyta) содержал 204 вида (вместе с разновидностями и формами – 248). Недавно нами опубликованы данные, в значительной степени расширяющие сведения о биоразнообразии водорослей заповедника [8]. Дополнительно к имеющимся материалам определено 100 видов цианобактерий и водорослей из шести отделов, за исключением диатомовых: Cyanobacteria – 27, Euglenozoa – 13, Ochrophyta – 5, Rhodophyta – 1, Chlorophyta – 25, Charophyta – 29 видов.

Цель настоящей работы – расширить имеющиеся сведения о диатомовых водорослях заповедника «Бастак».

Материалы и методы

Недавно нами был обработан альгологический материал, собранный И.Н. Саватеевым в 2007 г. в оз. Забеловское и в водоемах и водотоках на прилегающей к нему территории (24 пробы). Образцы представлены главным образом скоплениями водорослей и выжимками мха, а также имеется несколько планктонных проб. Были обследованы озеро Забеловское, реки Забеловка, Лосиный Ключ, Глинянка, Бастак, Малый Сореннак, две протоки Амура (протока Крестовая и протока Чертовая), безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, заболоченный водоем в устье р. Глинянка. Собранные пробы фиксировали 4% формалином. Идентификацию водорослей проводили с помощью микроскопа Jeneval при увеличениях $\times 400$ и $\times 1000$ раз. Для определения диатомовых водорослей были изготовлены постоянные препараты перекисным методом по Е. Свифту [23] в модификации С.С. Бариновой [2]. Определение материала проводили с использованием отечественных и зарубежных определителей и атласов [12, 16–22].

Аннотированный список обнаруженных таксонов составлен с указанием места и времени сбора, а также частоты встречаемости организма по шестибалльной шкале [4].

Таксономия видов приведена в соответствии с порядком, установленном на крупнейшем мировом альгологическом сайте AlgaeBase и принятом нами в опубликованном Каталоге пресноводных водорослей юга Дальнего Востока России [6, 15]. Внутри отдела роды и виды водорослей расположены в алфавитном порядке.

Результаты и обсуждение

Дополнительно к списку 2007 года нами определено 102 вида диатомовых водорослей (включая разновидности и формы) из 46 родов.

В аннотированном списке виды, найденные впервые для территории Дальнего Востока, отмечены знаком *.

АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ОБНАРУЖЕННЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ ОТДЕЛ BACILLARIOPHYTA – ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ

1. *Achnanthydium* cf. *minutissimum* (Kützing) Czarneski – Реки Бастак, 8.07.2007, обрастания камней, оч. часто; Ин, 11.07.2007, в скоплениях водорослей, часто.
2. *Actinocyclus normanii* (Gregory ex Greville) Hustedt – Протока Чертовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
3. *Adlafia minuscula* (Grunow) Lange-Bertalot – Р. Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, единично; заболоченный водоем в устье р. Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
4. *Amphora libyca* Ehrenberg – Оз. Забеловское, 3.07.2007, планктон, нередко; реки Забеловка, 6.07.2007, в скоплениях водорослей, редко; Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях у берега, редко; Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, единично; протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, редко; затопленный карьер в долине р. Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, единично.
5. *Asterionella formosa* Hassall – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
6. *Aulacoseira granulata* (Ehrenberg) Simonsen – Оз. Забеловское, 3.07.2007, в скоплениях на дне, единично; протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
7. *A. subarctica* (O. Müller) Haworth – Оз. Забеловское, 3.07.2007, планктон, в скоплениях на дне, оч. часто – масса; реки Забеловка, 6.07.2007, в скоплениях водорослей, нередко; Лосиный Ключ, 10.07.2007, выжимка мха, нередко; Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях у берега, выжимка мха, редко-часто; Большой Сореннак, 11.07.2007, в скоплениях водорослей, редко; протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, масса; заболоченный водоем в устье р. Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях водорослей, нередко; затопленный карьер в долине р. Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, нередко.
8. *Belonastrum berolinense* (Lemmermann) Round et Maidana – Оз. Забеловское, 3.07.2007, планктон, в скоплениях на дне, редко – оч. часто; реки Забеловка, 6.07.2007, в скоплениях водорослей, редко; Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, редко; протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, часто; протока Чертовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, часто.
9. *Brachysira brebissonii* Ross – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, часто.
10. *Caloneis pulchra* Messikommer – Р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, нередко.
11. *Cavinula pusio* (Cleve) Lange-Bertalot – Оз. Забеловское, 3.07.2007, в скоплениях на дне, редко; р. Бастак, 8.07.2007, обрастания кам-

- ней, единично; протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, редко; протока Чертовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
12. *Craticula ambigua* (Ehrenberg) Mann – Протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
 13. *C. cuspidata* (Kützing) Mann – Оз. Забеловское, 3.07.2007, планктон, редко; протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
 14. *Cyclotella meneghiniana* Kützing – Оз. Забеловское, 3.07.2007, планктон, в скоплениях на дне, редко; протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; протока Чертовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, редко; безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; заболоченный водоем в устье р. Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
 15. *Sumatopleura solea* (Brébisson) W. Smith – Протока Чертовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
 16. *Symbella neocistula* Krammer – Р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, выжимка мха, единично; безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; заболоченный водоем в устье р. Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; затопленный карьер в долине р. Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, редко.
 17. *C. tumida* var. *borealis* (Grunow) Cleve – Протока Чертовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.
 18. *C. tumidula* Grunow – Р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; заболоченный водоем в устье р. Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
 19. *Symbopleura amphicephala* (Nägeli ex Kützing) Krammer – Оз. Забеловское, 3.07.2007, планктон, редко; протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; протока Чертовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, редко. Ранее указывалась как *Symbella amphicephala* Nägeli [6].
 20. *C. cuspidata* (Kützing) Krammer – Оз. Забеловское, 3.07.2007, планктон, редко; протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; протока Чертовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, редко. Ранее указывалась как *Symbella cuspidata* Kützing [6].
 21. *C. heteropleura* (Ehrenberg) Shi var. *minor* Cleve – Оз. Забеловское, 3.07.2007, планктон, единично. Ранее указывалась как *Symbella heteropleura* var. *minor* Cleve [6].
 22. *C. naviculiformis* (Auerswald ex Heiberg) Krammer – Реки Ин, 11.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; Большой Сореннак, 11.07.2007, в скоплениях водорослей, единично. Ранее указывалась как *Symbella naviculiformis* Auerswald [10].
 23. * *C. subaequalis* (Grunow) Krammer – Оз. Забеловское, 3.07.2007, планктон, единично; протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
 24. *Diatoma anceps* (Ehrenberg) Kirchner – Р. Бастак, 8.07.2007, обрастания камней, единично.
 25. *Didymosphenia geminata* (Lyngbye) M. Schmidt – Заболоченный водоем в устье р. Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; затопленный карьер в долине р. Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, единично.
 26. *Diploneis elliptica* (Kützing) Cleve – Р. Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
 27. *Encyonema elginense* (Krammer) Mann – Реки Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях у берега, редко; Ин, 11.07.2007, в скоплениях водорослей, редко; протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
 28. *E. minutum* (Hilse ex Rabenhorst) Mann – Реки Бастак, 8.07.2007, обрастания камней, редко; Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, выжимка мха, единично – редко; Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях у берега, редко; Ин, 11.07.2007, в скоплениях водорослей, часто; Большой Сореннак, 11.07.2007, в скоплениях водорослей, нередко.
 29. *Epithemia porcellus* Ross – Оз. Забеловское, 3.07.2007, в скоплениях на дне, единично.
 30. *Eunotia ambivalens* Lange-Bertalot et Tagliaventi – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, оч. часто. Ранее указывалась как *Eunotia bilunaris* var. *linearis* (Okuno) Lange-Bertalot et Norpel [10].
 31. *E. bidens* Ehrenberg – Реки Ин, 11.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; Большой Сореннак, 11.07.2007, в скоплениях водорослей, редко. Ранее указывалась как *Eunotia praerupta* var. *bidens* (Ehrenberg) Grunow [10].
 32. *E. circumborealis* Lange-Bertalot et Nörpel – Р. Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях у берега, нередко.

33. *E. incisa* W. Smith ex Gregory – Реки Лосиный Ключ, 10.07.2007, выжимка мха, часто; Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях у берега, выжимка мха, редко – нередко; безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, редко – оч. часто; заболоченный водоем в устье р. Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях водорослей, нередко.
34. *E. major* (W. Smith) Rabenhorst – Р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.
35. *E. mucophila* (Lange-Bertalot, Nörpel-Schempp et Alles) Lange-Bertalot – Р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, нередко; заболоченный водоем в устье р. Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях водорослей, редко. Ранее указывалась как *Eunotia bilunaris* var. *mucophila* Lange-Bertalot, Nörpel-Schempp et Alles [10].
36. *Eunotia zygodon* Ehrenberg – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
37. *Fragilaria radians* (Kützing) Williams et Round – Р. Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, единично; протока Чертовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.
38. *F. tenera* (W. Smith) Lange-Bertalot – Протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.
39. *Frustulia crassinervia* (Brébisson ex W. Smith) Lange-Bertalot et Krammer – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.
40. *F. saxonica* Rabenhorst – Р. Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях у берега, редко; безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, оч. часто.
41. *Gomphonella calcarea* (Cleve) R. Jahn et N. Abarca – Протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; протока Чертовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.
42. *G. olivacea* (Hornemann) Rabenhorst – Оз. Забеловское, 3.07.2007, в скоплениях на дне, единично; реки Бастак, 8.07.2007, обрастания камней, масса; Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, редко; Ин, 11.07.2007, в скоплениях водорослей, нередко; заболоченный водоем в устье р. Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; затопленный карьер в долине р. Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, редко. Ранее указывалась как *Gomphoneis olivaceum* (Hornemann) Dawson ex Ross et Sims [10].
43. *Gomphonema brebissonii* Kützing – Оз. Забеловское, 3.07.2007, в скоплениях на дне, редко; р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, редко; безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, нередко.
44. *G. constrictum* Ehrenberg – Реки Забеловка, 6.07.2007, в скоплениях водорослей, редко; Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; затопленный карьер в долине р. Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, нередко.
45. *G. coronatum* Ehrenberg – Реки Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, часто; Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, единично; затопленный карьер в долине р. Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, единично. Ранее указывалась как *G. acuminatum* var. *coronatum* (Ehrenberg) W. Smith [10].
46. *G. elongatum* W. Smith – Оз. Забеловское, 3.07.2007, в скоплениях на дне, единично.
47. *G. gautieri* (Van Heurck) Lange-Bertalot et Metzeltin – Протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.
48. *G. globiferum* Meister – Оз. Забеловское, 3.07.2007, в скоплениях на дне, единично.
49. * *G. gracile* f. *turris* Hustedt – Р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.
50. *G. grunowii* Patrick et Reimer – Протока Чертовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
51. *G. insigne* Gregory – Р. Большой Сореннак, 11.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
52. *G. micropus* Kützing – Р. Лосиный Ключ, 10.07.2007, выжимка мха, редко.
53. *G. turris* Ehrenberg – Оз. Забеловское, 3.07.2007, в скоплениях на дне, нередко; протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; заболоченный водоем в устье р. Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
54. *G. ventricosum* Gregory – Реки Бастак, 8.07.2007, обрастания камней, единично; Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; протока Чертовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.

55. *G. vibrio* Ehrenberg – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.
56. *Gomphosphenia grovei* var. *lingulata* (Hustedt) Lange-Bertalot – Реки Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, редко; Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, единично; безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.
57. *Hantzschia spectabilis* (Ehrenberg) Hustedt – Оз. Забеловское, 3.07.2007, в скоплениях на дне, единично; р. Забеловка, 6.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
58. *H. virgata* (Roper) Grunow – Р. Большой Сореннак, 11.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
59. * *Hippodonta subcostulata* (Hustedt) Lange-Bertalot, Metzeltin et Witkowski – Р. Большой Сореннак, 11.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
60. *Iconella biseriata* (Brébisson) Ruck et Nakov – Протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
61. *I. curvula* (W. Smith) Ruck et Nakov – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, единично. Ранее указывалась как *Stenopterobia curvula* (W. Smith) Krammer [10].
62. *I. splendida* (Ehrenberg) Ruck et Nakov – Оз. Забеловское, 3.07.2007, планктон, единично; протока Чертовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
63. *I. tenera* (Gregory) Ruck et Nakov – Протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; протока Чертовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, нередко. Ранее указывалась как *Surirella tenera* Gregory [10].
64. *Luticola cohnii* (Hilse) D.G. Mann – Р. Большой Сореннак, 11.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
65. *Meridion constrictum* Ralfs – Р. Ин, 11.07.2007, в скоплениях водорослей, нередко. Ранее указывался как *Meridion circulare* var. *constrictum* (Ralfs) Van Heurck [10].
66. *Navicula capitatoradiata* Germain ex Gasse – Р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
67. *N. cryptotenella* Lange-Bertalot – Реки Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях у берега, редко; Ин, 11.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; заболоченный водоем в устье р. Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях водорослей, редко; затопленный карьер в долине р. Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, оч. часто.
68. *N. cuspidata* f. *craticularis* Skvortzow – Оз. Забеловское, 3.07.2007, планктон, единично; затопленный карьер в долине р. Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, единично.
69. *N. cuspidata* f. *primigena* Dippel – Протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; протока Чертовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, нередко.
70. *N. lanceolata* (C. Agardh) Ehrenberg – Оз. Забеловское, 3.07.2007, планктон, редко; р. Большой Сореннак, 11.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; протока Чертовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.
71. *Navigeia ignota* (Krasske) Bukhtiyarova – Р. Ин, 11.07.2007, в скоплениях водорослей, единично. Ранее указывалась разновидность этого вида *Navicula (Navigeia) ignota* Krasske var. *palustris* (Hustedt) Lund 2007.
72. *Neidium apiculatum* Reimer – Оз. Забеловское, 3.07.2007, планктон, единично; протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
73. *Nitzschia acicularis* (Kützing) W. Smith – Протока Чертовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.
74. *N. acuta* Hantzsch – Оз. Забеловское, 3.07.2007, планктон, единично.
75. *N. amphibia* Grunow – Протока Чертовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
76. *N. gracilis* Hantzsch – Протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; заболоченный водоем в устье р. Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.
77. *Pinnularia brebissonii* (Kützing) Rabenhorst – Протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; заболоченный водоем в устье р. Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.
78. *P. decrescens* (Grunow) Krammer – Оз. Забеловское, 3.07.2007, в скоплениях на дне, единично; протока Чертовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
79. *P. eifelana* (Krammer) Krammer – Реки Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях у берега, редко; Большой Сореннак, 11.07.2007, в скоплениях

- водорослей, единично; протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; протока Чертовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, редко; безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, редко; заболоченный водоем в устье р. Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях водорослей, часто – оч. часто.
80. *P. erratica* Krammer – Р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, нередко.
81. *P. gentilis* (Donkin) Cleve – Протока Чертовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.
82. *P. grunowii* Krammer – Протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
83. *P. nobilis* (Ehrenberg) Ehrenberg – Протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
84. *P. stauroptera* (Grunow) Rabenhorst – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.
85. *P. subgibba* Krammer – Реки Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, выжимка мха, единично; Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях у берега, нередко; протока Чертовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, редко; безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, нередко; заболоченный водоем в устье р. Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях водорослей, часто – оч. часто; затопленный карьер в долине р. Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, часто.
86. *P. turbulenta* (A. Cleve) Krammer – Протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
87. * *Placoneis cuneata* (Möller ex Foged) Rotarova – Безымянное озеро в долине р. Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
88. *P. hambergii* (Hustedt) Bruder – Протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
89. *Prestauroneis integra* (W. Smith) Bruder – Оз. Забеловское, 3.07.2007, в скоплениях на дне, единично; протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично. Ранее указывался как *Navicula integra* (W. Smith) Ralfs [10].
90. *Psammothidium bioretii* (Germain) Bukhtiyarova et Round – Оз. Забеловское, 3.07.2007, в скоплениях на дне, единично.
91. *P. marginulatum* (Grunow) Bukhtiyarova et Round – Р. Ин, 11.07.2007, в скоплениях водорослей, нередко.
92. *Pseudostaurosira subconstricta* (Grunow) Kulikovskiy et Genkal – Оз. Забеловское, 3.07.2007, в скоплениях на дне, единично. Ранее указывалась как *Fragilaria parasitica* var. *subconstricta* (W. Smith) Grunow [10].
93. *Sellaphora americana* (Ehrenberg) Mann – Протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
94. *S. bacillum* (Ehrenberg) Mann – Оз. Забеловское, 3.07.2007, планктон, нередко; р. Забеловка, 6.07.2007, в скоплениях водорослей, редко; протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; протока Чертовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, редко.
95. *S. rectangularis* (Gregory) Lange-Bertalot et Metzeltin – Оз. Забеловское, 3.07.2007, планктон, нередко.
96. *Staurosira venter* (Ehrenberg) Cleve et Möller – Р. Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, редко.
97. *Staurosirella pinnata* (Ehrenberg) Williams et Round – Оз. Забеловское, 3.07.2007, планктон, часто; протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
98. *Stephanodiscus hantzschii* Grunow – Протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, нередко.
99. *Surirella grunowii* Kulikovskiy, Lange-Bertalot et Witkovski – Протока Крестовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
100. *Ulnaria acus* (Kützing) Aboal – Протока Чертовая, 3.07.2007, в скоплениях водорослей, единично.
101. *U. inaequalis* (H. Kobayasi) M. Idei – Реки Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; Ин, 11.07.2007, в скоплениях водорослей, единично; затопленный карьер в долине р. Глинянка, 10.07.2007, выжимка мха, единично. Ранее указывалась как *Synedra inaequalis* H. Kobayasi [10].
102. *U. ulna* (Nitzsch) Compère – Оз. Забеловское, 3.07.2007, планктон, редко; реки Бастак, 8.07.2007, обрастания камней, оч. часто; Лосиный Ключ, 8.07.2007, в скоплениях водорослей, выжимка мха, нередко – часто; Глинянка, 9.07.2007, в скоплениях у берега, выжимка мха, редко – нередко; Большой Сореннак, 11.07.2007, в скоплениях водорослей, оч. часто. Ранее указывалась как *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehrenberg [10].

Таким образом, с учетом наших дополнений, видовое богатство диатомовых водорослей заповедника «Бастак» значительно увеличилось.

Найдено 4 таксона, новых для территории российского Дальнего Востока. Наибольшим видовым разнообразием характеризуются роды *Gomphonema* – 13 и *Pinnularia* – 10 видов.

Обнаружен ряд интересных и редких видов водорослей, характеризующихся своеобразными экологическими особенностями и обладающих ограниченным распространением.

Центрическая водоросль *Actinocyclus normanii* считается морским и ископаемым видом, хотя иногда отмечается в пресных водоемах [3, 14], *Caloneis pulchra* нечасто встречающийся вид, впервые для Дальнего Востока обнаруженный нами на территории Сихотэ-Алинского заповедника [5]. *Cavinula pusio* также довольно редкий вид, впервые указанный нами для Азиатской части Пацифики [7]. Согласно базе данных AlgaeBase [15] таксон *Cymbella tumida* var. *borealis* имеет весьма ограниченное распространение, однако для водоемов Дальнего Востока вид довольно обычен, впервые он указывался для оз. Ханка [13], а впоследствии отмечен в ряде водотоков [10]. Вид *Eunotia circumborealis* также имеет довольно узкое распространение, нами впервые указана в бассейне р. Бурей (Хабаровский край) [6]. Согласно базе данных AlgaeBase *Gomphonema elongatum* имеет ограниченное распространение, имеются только отдельные указания для европейской территории и северной Америки, для Азиатского континента впервые указывался Б.В. Скворцовым из оз. Ханка [13]. *Gomphonema gracile* f. *turris* также является весьма редким таксоном, отмеченным главным образом на территории Азиатского континента, хотя имеются единичные указания для Исландии, Африки и Австралии [15]. *Gomphosphenia grovei* var. *lingulata* – первая находка для континентальной части Дальнего Востока, впервые вид и его разновидность были указаны как *Gomphonema grovei* и ее разновидность var. *lingulatum* для оз. Благодатное (о-в Итуруп) [11]. *Hippodonta subcostulata* имеет довольно широкое распространение, однако впервые отмечается нами для территории Дальнего Востока [15]. Относительно редкими являются некоторые представители рода *Pinnularia*: *P. eifelana*, *P. erratica*. *Pinnularia turbulenta* ранее впервые была указана нами для территории Дальнего Востока [6], *Placoneis cuneata* имеет ограниченное распространение, впервые указывается для Дальнего Востока. *Sellaphora americana* впервые указывалась как *Navicula americana* С.С. Бариновой для Артемовского водохранилища [1].

Интересно нахождение вида *Eunotia zygodon*.

Ранее для заповедника указывались и типичная *E. Zygodon*, и ее разновидность var. *elongata* [10]. Однако в настоящий момент мы пришли к выводу, что определение *Eunotia zygodon* var. *elongata* было ошибочным. Изучая популяцию *Eunotia zygodon* из реки Ломами (приток р. Конго) тропической Африки, Дж. Тейлор с коллегами провели интенсивное исследование рассматриваемой выборки этого вида для определения диапазона размеров и других ключевых характеристик. Исследователи показали, что изменение контура клетки является следствием геометрической прогрессии уменьшения размеров во время бесполого размножения [24]. Согласно иллюстрациям и выводам этих авторов, мы пришли к заключению, что указанную нами ранее разновидность *Eunotia zygodon* var. *elongata* следует отнести к типичной форме.

Таким образом, с учетом наших дополнительных, видовое богатство диатомовых водорослей заповедника «Бастак» значительно возросло. Найдено 4 таксона, новых для территории российского Дальнего Востока. Видовое разнообразие флоры, по-видимому, является следствием наличия большого количества разнообразных по экологическим условиям водоемов.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 124012400285-7).

ЛИТЕРАТУРА:

1. Барина С.С. Анализ альгофлоры Артемовского водохранилища (Приморский край) // Криптогамические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. С. 29–44.
2. Барина С.С. Полиморфизм соединительных структур диатомовых водорослей // Эволюционные исследования. Вавиловские темы. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 110–122.
3. Генкал С.И. Современные пресноводные центрические диатомовые водоросли России / С.И. Генкал, М.С. Куликовский, И.В. Кузнецова. Ярославль: Филигрань, 2020. 430 с.
4. Кордэ Н.В. Методика биологического изучения донных отложений озер (полевая работа и биологический анализ) // Жизнь пресных вод СССР. М.; Л.: АН СССР, 1956. Т. 4. Ч. 1. С. 383–413.
5. Медведева Л.А. Альгофлора бассейна реки Серебрянки (Приморский край) // Ботанический журнал. 1986. Т. 71, № 5. С. 634–637.
6. Медведева Л.А. Каталог пресноводных во-

- дорослей юга Дальнего Востока России / Л.А. Медведева, Т.В. Никулина. Владивосток: Дальнаука, 2014. 271 с.
7. Медведева Л.А. Материалы к альгофлоре р. Пещерная и некоторых ее притоков (Сихотэ-Алинский заповедник) // Систематико-флористические исследования споровых растений Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 76–82.
 8. Медведева Л.А. Новые сведения о составе цианобактерий и водорослей заповедника «Бастак» // Региональные проблемы. 2023. Т. 26, № 1. С. 36–44. DOI: 10.31433/2618-9593-2023-26-1-36-44.
 9. Медведева Л.А., Никулина Т.В. Видовое разнообразие цианобактерий и водорослей водоемов бассейна р. Бурья (Хабаровский край) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток: Дальнаука, 2019. Вып. 8. С. 91–113. DOI:10.2522/levanidov.08.10.
 10. Медведева Л.А., Саватеев И.Н. Водоросли // Флора, микобиота и растительность заповедника «Бастак». Владивосток: Дальнаука, 2007. С. 37–82.
 11. Никулина Т.В., Мотылькова И.В. Видовой состав фитопланктона оз. Благодатное (о-в Итуруп, Курильские о-ва, Россия) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток: Дальнаука, 2023. Вып. 10. С. 182–201. DOI: 10.2522/levanidov.10.16.
 12. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 4. Диатомовые водоросли / М.М. Забелина, И.А. Киселев, А.И. Прошкина-Лавренко, В.С. Шешукова. М.: Советская наука, 1951. 619 с.
 13. Скворцов Б.В. Материалы по изучению водорослей Приморской губернии. Диатомовые водоросли озера Ханка. Владивосток: Книжное дело, 1929. 75 с. (Записки Южно-Уссурийского отдела Государственного Русского географического общества. Вып. 3).
 14. Belcher J.H., Swale E.M.F. English freshwater records of *Actinocyclus normani* (Greg.) Hustedt (Bacillariophyceae) // British Phycological Journal. 1979. Vol. 14. P. 225–229. DOI: 10.1080/000716179000650251.
 15. Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2016–2022. URL: <http://www.algaebase.org> (дата обращения: 15.09.2023).
 16. Hartley B. An Atlas of British Diatoms / B. Hartley, H.G. Barber, J.R. Carter. Bristol: Biopress Ltd., 1996. 601 p.
 17. Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats. Vol. 1. Krammer K. The genus *Pinnularia*. Ruggell, Königstein / Germany: A.R.G. Gantner Verlag K.G., 2000. 703 p.
 18. Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats. Vol. 3. Krammer K. The genus *Cymbella*. Ruggell, Königstein / Germany: A.R.G. Gantner Verlag K.G., 2002. 584 p.
 19. Krammer K. Bacillariophyceae. Achnantheaceae, *Navicula* und *Gomphonema*. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Teil 4 / K. Krammer, H. Lange-Bertalot. Gustav Fisher, Stuttgart, Jena, 1991. 438 p.
 20. Krammer K. Bacillariophyceae. Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Teil 2 / K. Krammer, H. Lange-Bertalot. Gustav Fisher, Stuttgart, New York, 1988. 596 p.
 21. Krammer K. Bacillariophyceae. Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Teil 2, 3 / K. Krammer, H. Lange-Bertalot. Gustav Fisher, Stuttgart, Jena, 1991. 576 p.
 22. Krammer K. Bacillariophyceae. Naviculaceae. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Teil 1 / K. Krammer, H. Lange-Bertalot. VEB Gustav Fisher, Jena, 1986. 876 p.
 23. Swift E. Cleaning diatoms frustules with ultraviolet radiation and peroxide // Phycologia. 1967. Vol. 6, N 2–3. P. 161–163. DOI: 10.2216/i0031-8884-6-2-161.1.
 24. Taylor J.C., Cocquyt C., Mayama S. New and interesting *Eunotia* (Bacillariophyta) taxa from the Democratic Republic of the Congo, tropical central Africa // Plant Ecology and Evolution. 2016. Vol. 149, N 3. P. 291–307. DOI: 10.5091/plecevo.2016.1219.

REFERENCES:

1. Barinova S.S. Analysis of the algoflora of Artemovskoe reservoir (Primorsky Krai), in *Kriptogamicheskie issledovaniya na Dal'nem Vostoke* (Cryptogamic investigations in the Far East). Vladivostok: FEB AS USSR, 1990, pp. 29–44. (In Russ.).
2. Barinova S.S. Polymorphism of the connecting structures of diatoms, in *Evoljutsionnye issledovaniya. Vavilovskie temy* (Evolutionary studies. Vavilov's themes). Vladivostok: FEB AS USSR, 1988, pp. 110–122. (In Russ.).
3. Genkal S.I. *Sovremennye presnovodnye tsentricheskie diatomovye vodorosli Rossii* (The recent freshwater centric diatoms of Russia), S.I. Genkal, M.S. Kulikovskiy, I.V. Kuznetsova. Yaro-

- slavl: Filigran' Publ., 2020. 430 p. (In Russ.).
4. Korde N.V. Methods of biological study of bottom sediments of lakes (field work and biological analysis), in: *Zhizn' presnykh vod SSSR* (Life of fresh waters of the USSR). Moscow; Leningrad: AS SSSR, 1956, vol. 4, p. 1, pp. 383–413. (In Russ.).
 5. Medvedeva L.A. Algal flora of the Serebryanka River basin (Primorye Region). *Botanical Journal*, 1986, vol. 71, no 5, pp. 634–637. (In Russ.).
 6. Medvedeva L.A. *Katalog presnovodnykh vodoroslei yuga Dal'nego Vostoka Rossii* (Catalogue of freshwater algae of the southern part of the Russian Far East), L.A. Medvedeva, T.V. Nikulina. Vladivostok: Dal'nauka Publ., 2014. 271 p. (In Russ.).
 7. Medvedeva L.A. Materials to the algoflora of the Peschernaja River and some its tributaries (Sikhote-Alin reserve), in *Sistematiko-floristicheskie issledovaniya sporovykh rastenii Dal'nego Vostoka* (Systematic and floristic researches of spore plants of Far East). Vladivostok: FEB AS USSR, 1984, pp. 76–82. (In Russ.).
 8. Medvedeva L.A. New information about the composition of cyanobacteria and algae of the «Bastak» State Nature Reserve. *Regional'nye problemy*. 2023, vol. 26, no 1, pp. 36–44. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2023-26-1-36-44.
 9. Medvedeva L.A., Nikulina T.V. Species diversity of cyanobacteria and algae in the Bureya River basin (Khabarovsk territory), in *Chteniya pamyati Vladimira Yakovlevicha Levanidova* (V.Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings). Vladivostok: Dal'nauka Publ., 2019, vol. 8, pp. 91–113. (In Russ.).
 10. Medvedeva L.A., Savateev I.N. Algae, in: *Flora, mikrobiota i rastitel'nost' zapovednika «Bastak»* (Flora, Mycobiota and Vegetation of the nature reserve «Bastak»). Vladivostok: Dal'nauka Publ., 2007, pp. 38–82. (In Russ.).
 11. Nikulina T.V., Motylkova I.V. Species composition of phytoplankton of the Blagodatnoye Lake (Iturup Island, Kuril Islands, Russia), in *Chteniya pamyati Vladimira Yakovlevicha Levanidova* (V.Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings). Vladivostok: Dal'nauka Publ., 2023, vol. 10, pp. 182–201. (In Russ.).
 12. *Opredelitel' presnovodnykh vodoroslei SSSR. Vyp. 4. Diatomovye vodorosli* (Determinant of freshwater algae of the USSR. Issue 4. Diatoms), M.M. Zabelina, I.A. Kiselev, A.I. Proshkina-Lavrenko, V.S. Sheshukova. Moscow: Sovetskaya nauka Publ., 1951. 619 p. (In Russ.).
 13. Skvortsov B.V. *Materialy po izucheniyu vodoroslei Primorskoj gubernii. Diatomovye vodorosli ozera Khanka* (Materials on the study of algae of the Primorsky province. Diatoms of Lake Khanka). Vladivostok: Knizhnoe delo Publ., 1929. 75 p. (Notes of the South Ussuri Department of the State Russian Geographical Society, no. 3). (In Russ.).
 14. Belcher J.H., Swale E.M.F. English freshwater records of *Actinocyclus normani* (Greg.) Hustedt (Bacillariophyceae). *British Phycological Journal*, 1979, vol. 14, pp. 225–229. DOI: 10.1080/00071617900650251.
 15. Guiry M.D., Guiry G.M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2016–2022. Available at: <http://www.algaebase.org> (accessed: 15.09.2023).
 16. Hartley B. *An Atlas of British Diatoms*, B. Hartley, H.G. Barber, J.R. Carter. Bristol: Biopress Ltd., 1996. 601 p.
 17. *Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats*. Vol. 3. Krammer K. The genus *Cymbella*. Ruggell, Königstein / Germany: A.R.G. Gantner Verlag K.G., 2002. 584 p.
 18. *Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats*. Vol. 1. Krammer K. The genus *Pinnularia*. Ruggell, Königstein / Germany: A.R.G. Gantner Verlag K.G., 2000. 703 p.
 19. Krammer K. *Bacillariophyceae. Achnantheaceae, Navicula und Gomphonema*. 111 von Mitteleuropa. Teil 4, K. Krammer, H. Lange-Bertalot. Gustav Fisher, Stuttgart, Jena, 1991. 438 p.
 20. Krammer K. *Bacillariophyceae. Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae*. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Teil 2, K. Krammer, H. Lange-Bertalot. Gustav Fisher, Stuttgart, New York, 1988. 596 p.
 21. Krammer K. *Bacillariophyceae. Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae*. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Teil 2, 3, K. Krammer, H. Lange-Bertalot. Gustav Fisher, Stuttgart, Jena, 1991. 576 p.
 22. Krammer K. *Bacillariophyceae. Naviculaceae*. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Teil 1, K. Krammer, H. Lange-Bertalot. VEB Gustav Fisher, Jena, 1986. 876 p.
 23. Swift E. Cleaning diatoms frustules with ultraviolet radiation and peroxide. *Phycologia*, 1967, vol. 6, no. 2–3, pp. 161–163. DOI: 10.2216/i0031-8884-6-2-161.1.

24. Taylor J.C., Cocquyt C., Mayama S. New and interesting *Eunotia* (Bacillariophyta) taxa from the Democratic Republic of the Congo, tropical central Africa. *Plant Ecology and Evolution*, 2016, vol. 149, no. 3, pp. 291–307. DOI: 10.5091/plecevo.2016.1219.

ADDITIONAL DATA TO THE BASTAK RESERVE DIATOM ALGAE FLORA (BACILLARIOPHYTA)

L.A. Medvedeva

The article provides new information concerning the composition of diatoms at the Bastak State Nature Reserve. Previously, in the published collective monograph materials, the diatom (Bacillariophyta) section contained 204 species (together with varieties and forms) were identified. The search was conducted in Lake Zabelovskoye, the rivers of Zabelovkaya, Losiny Klyuch, Glinyanka, Bastak, Maly Sorennak, two of the Amur channels (Krestovaya and Chertovaya), unnamed lake in the valley of the Losiny Klyuch river, and a swampy reservoir at the Glinyanka river mouth. The author provides an annotated list of detected taxa, indicating the location, collection time, and frequency of occurrence. The genera Gomphonema, which includes 13 species, and that of Pinnularia, 10 species, are characterized by the greatest species diversity. We have discovered a number of interesting and rare alga species, characterized by unique ecological features and limited distribution. They are: Eunotia circumborealis Lange-Bertalot et Nörpel, E. zygodon Ehrenberg, Caloneis pulchra Messikommer, Cavinula pusio (Cleve) Lange-Bertalot, Gomphonema elongatum W. Smith, Gomphosphenia grovei var. lingulata (Hustedt) Lange-Bertalot, as well as some representatives of the genus Pinnularia: P. eifelana (Krammer) Krammer, P. erratica Krammer, P. turbulenta (A. Cleve) Krammer. We have found 4 taxa new to the territory of the Russian Far East: Cymbopleura subaequalis (Grunow) Krammer, Gomphonema gracile f. turris Hustedt, Hippodonta subcostulata (Hustedt) Lange-Bertalot, Metzeltin et Witkowski, Placoneis cuneata (Möller ex Foged) Potapova. Apparently, the species diversity of the diatom flora is connected with diverse ecological conditions in a large number of water bodies.

Keywords: diatoms, Bastak Nature Reserve, Far East.

Reference: Medvedeva L.A. Additional data to the Bastak Reserve diatom algae flora (Bacillariophyta). *Regional'nye problemy*, 2024, vol. 27, no. 1, pp. 78–87. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2024-27-1-78-87.

Поступила в редакцию 11.12.2023

Принята к публикации 22.03.2024

ГЕОЛОГИЯ. ГЕОЭКОЛОГИЯ

Научная статья
УДК 553.411(572.61)

ПЕРСПЕКТИВЫ СОЛОВЬЕВСКОГО ЗОЛОТОРОССЫПНОГО ЦЕНТРА ПРИАМУРСКОЙ ПРОВИНЦИИ

В.А. Степанов¹, А.В. Мельников²

¹Научно-исследовательский геотехнологический центр ДВО РАН,
Северо-Восточное шоссе 30, г. Петропавловск-Камчатский, 683002,
e-mail: vitstepanov@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7028-3662>;

²Институт геологии и природопользования ДВО РАН,
Релочный пер. 1, г. Благовещенск, 675000,
e-mail: melnikov_anton1972@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5193-2938>

Произведен анализ геолого-структурных особенностей и золотоносности Соловьевского золотороссыпного центра, расположенного на западном фланге Приамурской золотоносной провинции и приуроченного к сочленению Алдано-Станового, Монголо-Охотского и Амурского геоблоков. Центр состоит из девяти рудно-россыпных узлов (Березитовый, Соловьевский, Уркиминский, Джелтулакский, Талгинский, Успенский, Иликано-Унахинский, Золотогорский и Моготский). В геолого-структурном плане рудно-россыпным узлам отвечают интрузивно-купольные поднятия (Березитовый, Соловьевский и Уркиминский узлы) или тектонические блоки метаморфических пород основания Алдано-Станового геоблока, насыщенные интрузивными образованиями с возрастом от архея до позднего мезозоя (Джелтулакский, Талгинский, Успенский, Иликано-Унахинский, Золотогорский и Моготский узлы). На площади центра находится 383 россыпи золота и 9 месторождений рудного золота – Березитовое, Шахта Мосина, Кировское, Соловьевское, Малоурканское, Одолго, Успенское, Золотая Гора, Уганское, а также десятки проявлений золота. Из россыпей центра начиная с 1867 года добыто около 500 т золота, в среднем около 3,3 т в год. Золоторудные месторождения дали около 53 т рудного золота. Отношение количества извлеченного из недр россыпного и рудного золота равно 9,4:1. Это указывает на высокие перспективы центра на выявление новых золоторудных месторождений. Определены перспективы дальнейшей эксплуатации россыпей, заключающиеся во внедрении новых технологий, обеспечивающих извлечение мелких и тонких фракций золота и вовлечение за счет этого в эксплуатацию бедных и техногенных россыпей. Показано, что будущее Соловьевского золотороссыпного центра зависит от выявления и эксплуатации новых золоторудных месторождений золото-полиметаллической, золото-сульфидно-кварцевой, золото-кварцевой, золото-сурьмяной и золото-ртутной формаций.

Ключевые слова: провинция, золотороссыпной центр, рудно-россыпной узел, россыпь, месторождение, рудная формация.

Образец цитирования: Степанов В.А., Мельников А.В. Перспективы Соловьевского золотороссыпного центра Приамурской провинции. // Региональные проблемы. 2024. Т. 27, № 1. С. 88–102. DOI: 10.31433/2618-9593-2024-27-1-88-102.

Введение

Из выделенных нами ранее трех золотороссыпных центров – Соловьевского, Октябрьского и Харгинского [10] Соловьевский центр обладает наиболее богатыми россыпями. Из них начиная с 1867 г. добыто около 500 т золота (45% от об-

щей добычи россыпного золота провинции). Но россыпи близки к истощению, поэтому вопрос о дальнейшей перспективе развития золотодобывающей промышленности региона чрезвычайно актуален. Целью статьи является рассмотрение металлогенической позиции и геологического

строения Соловьевского центра и слагающих его рудно-россыпных узлов, описание россыпей и самородного золота, а также определение перспектив золотоносности рассматриваемого золотороссыпного центра на ближайшие десятилетия.

Металлогения и геологическое строение Соловьевского золотороссыпного центра

Соловьевский золотороссыпной центр приурочен к западному флангу Приамурской золотоносной провинции (рис. 1). В его состав включены РРУ Янканской (Березитовый и Соловьевский)

и Желтулакской (Уркиминский, Желтулакский, Талгинский, Успенский, Иликано-Унахинский, Золотогорский и Моготский) металлогенических зон [6]. Этот центр близок к определению минерально-сырьевого или промышленно-сырьевого, а не металлогенического подразделения [1] в пределах Приамурской золотоносной провинции.

Центр приурочен к сочленению трех крупных геоблоков – Алдано-Станового, Амурского и зажатого между ними узкого клиновидного Монголо-Охотского геоблока. Границами геоблоков

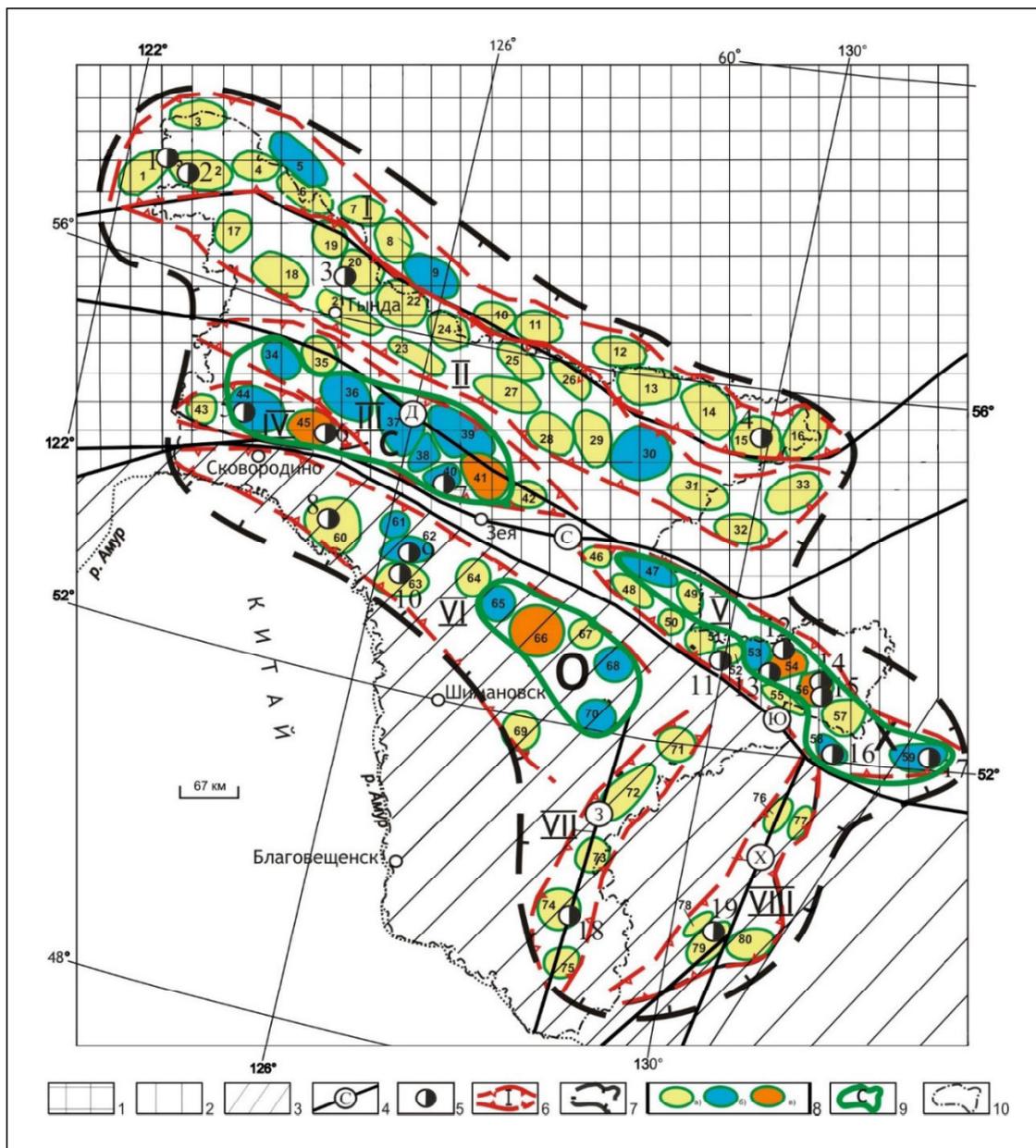


Рис. 1. Золотороссыпные центры Приамурской провинции

1–3 – геоблоки: 1 – Алдано-Становой; 2 – Монголо-Охотский; 3 – Амурский; 4 – региональные разломы (С – Северо-Тукурингский, Ю – Южно-Тукурингский, Д – Желтулакский, З – Западно-Туранский, Х – Хинганский); 5 – золоторудные месторождения и их номера (1 – Ледяное, 2 – Скалистое, 3 – Бамское,

4 – Колчеданный Утёс, 5 – Березитовое, 6 – Кировское, 7 – Золотая Гора, 8 – Буринда, 9 – Пионер, 10 – Покровское, 11 – Маломыр, 12 – Токур, 13 – Сагур, 14 – Харга, 15 – Албын, 16 – Буровое, 17 – Кербинское, 18 – Прогнозное, 19 – Нони); 6 – металлогенические зоны и их номера (I – Южно-Якутская, II – Северо-Становая, III – Джелтулакская, IV – Янканская, V – Джагды-Селемджинская, VI – Северо-Буреинская, VII – Туранская, VIII – Восточно-Буреинская); 7 – контур золотоносной Приамурской провинции; 8 – рудно-россыпные узлы и их номера: а) низкопродуктивные (1 – Китемяхтинский, 2 – Каларский, 3 – Ханьинский, 4 – Юкталийский, 6 – Чильчинский, 7 – Верхнеалданский, 8 – Беркакитский, 10 – Верхнесутамский, 11 – Среднесутамский, 12 – Алгаминский, 13 – Чапский, 14 – Оконосский, 15 – Сологу-Чайдахский, 16 – Кун-Маньёнский, 17 – Балыктахский, 18 – Лопчинский, 19 – Тогунасский, 20 – Бамский, 21 – Ларбинский, 22 – Лапринский, 23 – Штыкжакский, 24 – Малогилуиский, 25 – Верхнебрянтинский, 26 – Утугайский, 27 – Среднебрянтинский, 28 – Мульмугинский, 29 – Бомнакский, 31 – Купуриинский, 32 – Удыхинский, 33 – Чогарский, 35 – Хорогочинский, 42 – Журбанский, 43 – Уркинский, 46 – Долбырьский, 48 – Туксинский, 49 – Дугдинский, 50 – Норский, 51 – Эгорский, 52 – Маломырский, 55 – Огоджинский, 57 – Восточноселемджинский, 60 – Буриндинский, 63 – Тыгдинский, 64 – Умлеканский, 67 – Адамихинский, 69 – Чагоянский, 71 – Быссинский, 72 – Исинский, 73 – Алеунский, 74 – Симичинский, 75 – Архаринский, 76 – Иорикский, 77 – Ургальский, 78 – Верхнеушумунский, 79 – Нонинский, 80 – Верхнегуджалский), б) среднепродуктивные (5 – Кабактанский, 9 – Верхнетимптонский, 30 – Сугджарский, 34 – Уркиминский, 36 – Джелтулакский, 37 – Талгинский, 38 – Успенский, 39 – Иликан-Унахинский, 40 – Золотогорский, 44 – Березитовый, 47 – Унья-Бомский, 53 – Верхнестойбинский, 58 – Софийский, 59 – Кербинский, 61 – Игакский, 62 – Улунгинский, 65 – Ясенский, 68 – Сохатинский, 70 – Нижнеселемджинский), в) высокопродуктивные (41 – Моготский, 45 – Соловьёвский, 54 – Токурский, 56 – Харгинский, 66 – Октябрьский); 9 – контур золотороссыпных центров (С – Соловьёвский, О – Октябрьский, Х – Харгинский), 10 – граница Амурской области

Fig. 1. Gold alluvial centers of the Amur province

1–3 – geoblocks: 1 – Aldano-Stanovoy; 2 – Mongol-Okhotsk; 3 – Amursky; 4 – regional faults (N – North Tukuringra, S – South Tukuringra, D – Dzheltulak, W – West Turan, X – Khingan); 5 – gold deposits and their numbers (1 – Ledyanoe, 2 – Skalistoe, 3 – Bamskoe, 4 – Pyrite Cliff, 5 – Berezitovoye, 6 – Kirovskoe, 7 – Zolotaya Gora, 8 – Burinda, 9 – Pioneer, 10 – Pokrovskoe, 11 – Malomyr, 12 – Tokur, 13 – Sagur, 14 – Kharga, 15 – Albyn, 16 – Burovoye, 17 – Kerbinskoe, 18 – Prognoznoe, 19 – Noni); 6 – metallogenic zones and their numbers (I – South Yakut, II – North Stanovaya, III – Dzheltulak, IV – Yankan, V – Dzhagdy-Selemdzhinsk, VI – North Bureya, VII – Turan, VIII – East Bureya); 7 – outline of the gold-bearing Amur province; 8 – ore-placer nodes and their numbers: a) low productive (1 – Kitemyakhinsky, 2 – Kalarsky, 3 – Khanisky, 4 – Yuktaliysky, 6 – Chilchinsky, 7 – Verkhnealdansky, 8 – Berkakitsky, 10 – Verkhnesutamsky, 11 – Middle Sutamsky, 12 – Algaminsky, 13 – Chapsky, 14 – Okononsky, 15 – Sologu-Chaidakhsky, 16 – Kun-Manyonsky, 17 – Balyktakhsky, 18 – Lopchinsky, 19 – Togunassky, 20 – Bamsky, 21 – Larbinsky, 22 – Laprinsky, 23 – Shtykhzhaksky, 24 – Malogilyuisky, 25 – Verkhnebryantinsky, 26 – Utugaisky, 27 – Srednebryantinsky, 28 – Mulmuginsky, 29 – Bomnasky, 31 – Kupurinsky, 32 – Udykhinsky, 33 – Chogarsky, 35 – Khogochinsky, 42 – Zhurbansky, 43 – Urkinsky. – Chagoyansky, 71 – Byssinsky, 72 – Isinsky, 73 – Aleunsky, 74 – Simichinsky, 75 – Arkharinsky, 76 – Ioriksky, 77 – Urgalsky, 78 – Verkhneushmunsky, 79 – Noninsky, 80 – Verkhnegudzhalsky), b) moderately productive (5 – Kabaktansky, 9 – Verkhnetimptonsky, 30 – Sugdzharsky, 34 – Urkiminsky, 36 – Dzheltulaksky, 37 – Talginsky, 38 – Uspensky, 39 – Ilikan-Unakhinsky, 40 – Zolotogorsky, 44 – Berezitovy, 47 – Unya-Bomsky, 53 – Verkhnestoibinsky, 58 – Sofia, 59 – Kerbinsky, 61 – Igaksky, 62 – Ulunginsky, 65 – Yasnensky, 68 – Sokhatinsky, 70 – Nizhneselemdzhinsky), c) highly productive (41 – Mogotsky, 45 – Solovyovovsky, 54 – Tokursky, 56 – Kharginsky, 66 – Oktyabrsky); 9 – contour of gold placer centers (N – Solovyovovsky, O – Oktyabrsky, X – Kharginsky), 10 – border of the Amur region

служат Северо-Тукурингский и Южно-Тукурингский межблоковые региональные разломы. В ансамбль разрывных нарушений входит и Джелтулакский внутриблоковый разлом, оперяющий Северо-Тукурингский. Он делит Алдано-Становую блок на две части – западную Селенгино-Становую и восточную Джугджуро-Становую. Эти три разлома служат основными структурными элементами, определяющими тектоническую позицию Соловьёвского россыпного центра (рис. 2).

Северо-Тукурингский межблоковый разлом является пологим надвигом или взбросо-надвигом, наклоненным к северу. Он отнесен к группе «надмантийных» разломов, проявляющихся со смещениями по границе Мохоровичича. Вертикальные амплитуды смещения поверхности Мо-

хоровичича (залегает на глубине 38–42 км) по разлому составляют 1–6 км. Южно-Тукурингский межблоковый разлом отнесен к группе «надбазитовых» разломов, проявляющихся смещениями по поверхности протобазальтового слоя. Предполагается, что в мезозое, в период тектоно-магматической активизации, Южно-Тукурингский разлом представлял собой взброс с активным северным крылом [3]. Джелтулакский внутриблоковый разлом – это система дизъюнктивов общей шириной 10–20 км сдвигового, сбросо-сдвигового и надвигового типов [4]. Н.Н. Петрук с соавторами он отнесен к группе «надбазитовых» разломов трансформного типа. Разломы этого типа смещают отдельные блоки протобазальтового слоя [3]. По мнению М.В. Горошко с соавторами, Джелту-

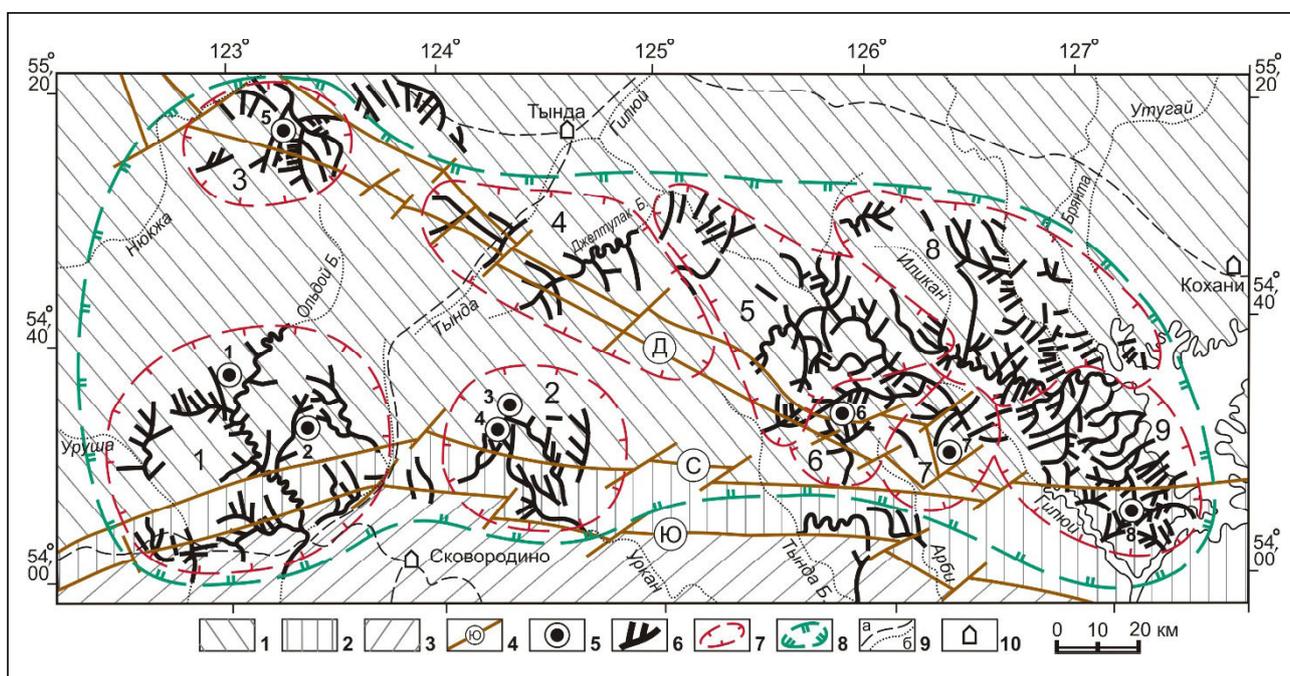


Рис. 2. Соловьёвский золотороссыпной центр

1–3 – геоблоки: 1 – Алдано-Становой; 2 – Монголо-Охотский; 3 – Амурский; 4 – региональные глубинные разломы (Д – Джелтулакский, С – Северо-Тукурингский, Ю – Южно-Тукурингский); 5 – золоторудные месторождения (1 – Березитовое, 2 – Шахта Мосина, 3 – Кировское, 4 – Соловьёвское, 5 – Одолго, 6 – Успенское, 7 – Золотая Гора, 8 – Уганское); 6 – россыпи золота; 7 – границы россыпных узлов (1 – Березитовый, 2 – Соловьёвский, 3 – Уркиминский, 4 – Джелтулакский, 5 – Талгинский, 6 – Успенковский, 7 – Золотогорский, 8 – Иликан-Унахинский, 9 – Моготский); 8 – контур Соловьёвского золотороссыпного центра; 9 – а) железные дороги, б) водотоки; 10 – населённые пункты

Fig. 2. Solovievsky Gold Deposit Center

1–3 – geoblocks: 1 – Aldano-Stanovoy; 2 – Mongol-Okhotsk; 3 – Amursky; 4 – regional deep faults (D – Dzheltulaksky, S – North-Tukuringrsky, J – South Tukuringrsky); 5 – gold ore deposits (1 – Berezitovoye, 2 – Mosina Mine, 3 – Kirovskoye, 4 – Solovyovskoye, 5 – Odolgo, 6 – Uspenovskoye, 7 – Zolotaya Gora, 8 – Uganskoye); 6 – gold placers; 7 – boundaries of placer nodes (1 – Berezitovy, 2 – Solovyovsky, 3 – Urkiminsky, 4 – Dzheltulaksky, 5 – Talginsky, 6 – Uspenovsky, 7 – Zolotogorsky, 8 – Ilikan-Unakhinsky, 9 – Mogotsky); 8 – contour of the Solovyov gold-gravel center; 9 – a) railways, b) watercourses; 10 – settlements

лакский разлом коровый, хотя и имел в разные периоды и на разных участках связь с мантией [2].

Алдано-Становой геоблок, занимающий основную часть Соловьевского центра, сложен гнейсами, гранито-гнейсами и кристаллосланцами с прослоями кварцитов, мраморов и кальцифиров преимущественно раннеархейского возраста, отнесенных к могочинской серии в пределах Селенгино-Становой части Алдано-Станового геоблока и иликанской серии в Джугджуро-Становой. Желтулакский разлом трассируется узкими грабенообразными впадинами, сложенными метаалевролитами, метааргиллитами, двуслюдяными, биотитовыми, хлорит-слюдяными и гранат-графит-ставролитсодержащими сланцами желтулакской серии раннего протерозоя. Супракристалльные образования архея прорваны серией крупных гранитоидных интрузий широкого возрастного диапазона – от архея и протерозоя до мезозоя.

Южнее Северо-Турунгрского разлома узкой полосой с выклиниванием к западу протягивается Монголо-Охотский геоблок, выполненный вулканогенно-осадочными и терригенными породами, метаморфизованными в фации зеленых сланцев. Возраст их меняется от рифея до раннего палеозоя. Они прорваны интрузиями габбро и диоритов пиканского комплекса позднего палеозоя. Вдоль Северо-Турунгрского разлома располагается ряд приразломных впадин, выполненных терригенными образованиями юрского возраста.

Южным ограничением Монголо-Охотского блока служит Южно-Турунгрский региональный разлом. Южнее его на западном фланге Соловьевского россыпного центра расположен Амурский геоблок, сложенный терригенно-карбонатными породами раннего и среднего палеозоя, представленными кварцитами, песчаниками, алевролитами и известняками с обильной фауной. Они прорваны небольшими интрузиями гранитоидов, а также сериями даек пестрого состава мелового возраста.

Рудно-россыпные узлы Соловьевского центра

В состав Соловьевского центра входят 9 рудно-россыпных узлов (РРУ) (с запада на восток): Березитовый, Соловьевский, Уркиминский, Желтулакский, Талгинский, Успенский, Иликано-Унахинский, Золотогорский и Моготский (табл. 1).

В геолого-структурном плане рудно-россыпным узлам отвечают интрузивно-купольные поднятия (Березитовый, Соловьевский и Уркиминский узлы) или тектонические блоки метаморфиче-

ских пород основания Алдано-Станового геоблока, насыщенные интрузивными образованиями с возрастом от архея до позднего мезозоя (Желтулакский, Талгинский, Успенский, Иликано-Унахинский, Золотогорский и Моготский узлы).

Россыпи золота

Добыча золота в Соловьевском центре началась в 1867 г. из россыпи р. Джалинда. Этот год считается началом золотодобычи в Приамурье. По добыче золота из россыпей два РРУ Соловьевского центра являются высокопродуктивными с добычей более 50 т (Соловьевский – 200 т, Моготский – 130 т), остальные – среднепродуктивные с добычей 10–50 т золота [9]. Всего в данном центре добыто 497,2 т золота. Добыча производилась из 383 россыпей в количестве от первых сотен кг до 130 т из уникальной россыпи по р. Джалинда, среднее извлечение золота из одной россыпи – 1,3 т. Средняя годовая добыча из россыпей центра за полторы сотни лет оценивается в 3,3 т в год. Краткое описание наиболее продуктивных россыпей приведено в табл. 2.

В Соловьевском центре находятся 383 россыпи золота. Золото в россыпях от мелкого до крупного, разной степени окатанности. Формы золотин преимущественно пластинчатой, уплощенной, лепешковидной, таблитчатой, чешуйчатой и комковатой форм. Реже встречаются дендритовидные, кристаллические, проволоковидные и крючковатые золотины. Состав золота варьирует в широких пределах: от 725 до 1000‰ (рис. 3). Наиболее часто встречается золото с пробой в интервале 925–950‰ (26% выборки) и 875–900‰ (около 20% выборки). По классификации Н.В. Петровской это высокопробное и умеренно высокопробное золото [8]. В составе примесей отмечается повышенное содержание (в г/т): Cu – 74–370, Fe – 8–460, Hg – 10–800, Pt – 10–79 [7].

В процессе окатки в россыпях в золотилах появляется высокопробная оболочка, что приводит к увеличению пробы россыпного золота по сравнению с исходным рудным. Толщина этой оболочки зависит от времени нахождения золота в россыпи и интенсивности механических деформаций. Например, в Яснополянской россыпи Моготского РРУ хорошо окатанное пластинчатое золото содержит высокопробную оболочку с полиэдрическим строением с часто встречаемыми двойниками прорастания. Часто эта оболочка занимает значительную часть объема зерна [7]. Увеличение пробы россыпного золота учитывалось при сравнении составов рудного и россыпного золота.

Ore-placer nodes of the Solovyovsky gold-placer center [5]

Структура узла	Типы золотого оруденения	Локализация россыпей золота и добыча в т	Типоморфизм россыпного золота
Березитовый РРУ			
Интрузивно-купольное поднятие, сложенное метаморфическими и интрузивными образованиями	Березитовое золото-полиметаллическое месторождение, проявления золото-кварцевой, золото-сульфидно-кварцевой, золото-полиметаллической и золото-ртутной формаций. Добыто 13,1 т золота	Россыпи тяготеют к периферии узла. Добыто 47,5 т золота	Золото мелкое и средней крупности. Самородки до 600 г. Проба 850–900%
Соловьевский РРУ			
Интрузивно-купольное поднятие, сложенное метаморфическими и осадочными породами, прорванными интрузиями раннего мела	Кировское золото-сульфидно-кварцевое месторождение, проявления золото-кварцевой, золото-сульфидной, золото-сурьмяной и золото-ртутной формаций. Добыто 9,4 т золота	Источник богатых россыпей – Кировское рудное поле. Добыто 200 т золота	Золото в россыпях мелкое и средней крупности. Самородки до 400 г. Проба 900–950%
Уркиминский РРУ			
Интрузивно-купольное поднятие, сложенное метаморфическими и интрузивными образованиями	Месторождение Одолго и проявления золото-кварцевой формации. Из Одолго добыто 0,157 т золота	Россыпи расположены в центральной и северной части узла. Добыто 30,1 т золота	Золото в россыпях мелкое и среднее, самородки весом до 2,1 кг. Проба золота 800–950%
Желтулакский РРУ			
Часть рифтовой зоны Желтулакского разлома, сложенной сланцами раннего протерозоя. Интрузии протерозоя, палеозоя и мезозоя	Проявления преимущественно золото-кварцевой, реже золото-сульфидно-кварцевой, еще реже золотосодержащей шеелит-сульфидной формации	Россыпи расположены в центральной части узла. Добыто 143 т золота	Золото мелкое, иногда средней крупности и крупное. Самородки до 288 г. Проба золота 812–923%
Талгинский РРУ			
Тектонический блок между Желтулакским и Пригилюйским разломами, сложенный сланцами архея, прорванными интрузиями от раннего архея до раннего мела	Проявления преимущественно золото-кварцевой, реже золото-сульфидно-кварцевой и золото-полиметаллической формаций	Россыпи развиты в юго-восточной и северо-западной частях узла. Добыто 21,2 т золота	Золото мелкое, средней крупности и крупное. Самородки до 40 г. Проба 754–968%, чаще 750–800 и 875–900%
Успенковский РРУ			
Блок юго-восточного фланга Желтулакского разлома, сложенный сланцами докембрия, прорванными интрузиями архея, раннего протерозоя, палеозоя и мезозоя	Успенковское месторождение, проявления золото-кварцевой, реже золото-полиметаллической и золото-сульфидной формаций. Ориентировочная добыча 0,4–1,0 т золота	Россыпи приурочены к северо-западной части узла. Добыто 24,4 т золота	Золото крупное, средней крупности и мелкое. Самородки до 2 кг. Проба 852–936%

Структура узла	Типы золотого оруденения	Локализация россыпей золота и добыча в т	Типоморфизм россыпного золота
Иликано-Унахинский РРУ			
Блок зоны Пригилюйского разлома, сложенный метаморфическими сланцами архея, прорванными интрузивами раннего архея, раннего протерозоя и мезозоя	Проявления золото-кварцевой формации, проявление Иличи золото-серебряной формации	Россыпи тяготеют к юго-восточной части узла. Добыто 27,5 т золота	Золото часто мелкое, самородки до 90 г. Проба 736–948‰
Золотогорский РРУ			
Западное окончание Дамбукинского блока раннеархейских сланцев, прорванных интрузиями раннего архея и раннего протерозоя, а также дайками раннего мела	Месторождение Золотая Гора золото-кварцевой формации, проявления золото-кварцевой, редко золото-полиметаллической формаций. Добыто 2 т золота	Россыпи тяготеют к западной части узла. Добыто 18,4 т золота	Золото от мелкого до крупного. Самородки до 50 г. Проба высокая (906–959‰), преобладающая 925–950‰
Моготский РРУ			
Трапециевидная восточная часть Дамбукинского блока, сложенная сланцами раннего архея, прорванными интрузиями докембрия, палеозоя и мезозоя	Месторождение Уганское, проявления золото-кварцевой, реже золото-сульфидно-кварцевой формации. Добыто 0,1 т золота	Россыпи развиты равномерно на всей площади узла. Добыто 131,1 т золота	Золото от мелкого до среднего и крупного. Самородки до 200 г. Проба в пределах 800–996‰

Характеристика наиболее продуктивных россыпей Соловьевского центра

Таблица 2

Description of the Solovyovsky Center most productive placers

Table 2

№ п/п	Название россыпи	Добыча, т	Средняя проба золота	Крупность золота, мм, самородки	Форма золота	Типы предполагаемых источников сноса
Березитовый РРУ						
1.	Участок Хайкта Б. Ольдоя	2.962	865	Мелкое	Пластинчатая, уплощенная	Золото-полиметаллическое месторождение Березитовое
2.	Хайкта	2.693	865	Мелкое и средней крупности	Пластинчатая, комковатая, проволочковидная	
3.	Монголи	6.021	898 (777–914)	Мелкое и среднее, самородки до 500 г	Пластинчатая, комковидная, реже нитевидная	
4.	Коровина	4.119	847	Мелкое	Пластинчатая	

№ п/п	Название россыпи	Добыча, т	Средняя проба золота	Крупность золота, мм, самородки	Форма золота	Типы предполагаемых источников сноса
Соловьевский РРУ						
5.	Янкан	15.981	930 (870–950)	1.08	Пластинчатая, чешуйчатая	Золото-сульфидно-кварцевое Кировское месторождение
6.	Джалинда целиком	130.0	940 (930–950)	Мелкое	Пластинчатая, чешуйчатая, комковидная	
7.	Нагима	7.378	960 (912–979)	Мелкое	Пластинчатая, редко комковидная	
8.	Мал. Уркан	13.444	943 (915–970)	Мелкое	Комковидная, уплощенная, крючковатая	
Уркиминский РРУ						
9.	Уркима	8.784	876 (803–926)	Мелкое и средней крупности, самородки до 320 г	Пластинчатая, губчатая, комковидная, проволочковидная	Золото-кварцевое месторождение Одолго
10.	Одолго	5.705	897 (854–917)	Мелкое и средней крупности	Пластинчатая, комковидная, проволочковидная	
11.	Онон	7.186	872 (758–893)	Средней крупности. Самородки до 700 г	Комковидная, пластинчатая, проволочковидная	
Джелтулакский РРУ						
12.	Бурпала	4.627	872 (687–917)	Мелкое и средней крупности	Комковидная, округлая, таблитчатая	Золото-кварцевое месторождение Одолго
13.	Бол. Джелтулак	3.539	900 (877–923)	1.97. Самородки до 288 г	Таблитчатая, лепешковидная и комковидная	
Талгинский РРУ						
14.	Могоктас	2.684	799 (713–849)	0.85	Пластинчатая, лепешковидная	Золото-полиметаллическое месторождение Березитовое
15.	Благовещенский	2.439	844 (822–872)	Мелкое	Пластинчатая, чешуйчатая	
Успенковский РРУ						
16.	Бол. Джувакит	10.109	930 (888–973)	Среднее и крупное. Мелкие самородки	Таблитчатая, кристаллическая	Золото-кварцевое месторождение Золотая Гора
17.	Миллионный	4.109	892 (810–979)	Крупное. Самородки до 600 г	Чешуйчатая, пластинчатая, гороховидная,	

№ п/п	Название россыпи	Добыча, т	Средняя проба золота	Крупность золота, мм, самородки	Форма золота	Типы предполагаемых источников сноса
Иликано-Унахинский РРУ						
18.	Иликан	2.461	936	Мелкое	Чешуйчатая, пластинчатая, комковидная	Золото-кварцевое месторождение Золотая Гора
19.	Олонгро	3.758	891 (812–957)	Мелкое и средней крупности	Пластинчатая, чешуйчатая, комковидная	
Золотогорский РРУ						
20.	Хугдер	8.864	930	Мелкое и среднее. Самородки до 18 г	Пластинчатая, комковидная, палочкообразная	Золото-кварцевое месторождение Золотая Гора
21.	Петровская	2.419	959 (945–988)	Мелкое	Пластинчатая, таблитчатая	
Моготский РРУ						
22.	Джалон	19.009	960 (940–985)	Мелкое и крупное. Самородки до 56 г	Пластинчатая, чешуйчатая	Золото-кварцевое месторождение Золотая Гора
23.	Джалта	8.568	952	Мелкое	Пластинчатая, чешуйчатая	
24.	Горациевский	13.152	968 (950–987)	1.05. Самородки до 200 г	Пластинчатая, комковидная	
25.	Бол. Ульдегит	8.476	908 (880–956)	Мелкое. Самородки до 16 г	Пластинчатая, таблитчатая, кристаллическая	
26.	Бол. Могот	6.153	930 (904–940)	0.83. Самородки до 25 г	Пластинчатая	

Нередко в россыпях встречаются самородки. Вес большинства из них колеблется в пределах от 1–10 до сотен грамм, самого крупного – 10 кг. Например, в россыпи р. Хайкта Березитового узла было найдено несколько самородков весом 100–400 г, а самородок «Машенька» округлой формы весил 1060 г. Проба этого самородка, судя по составу золота в россыпи, 865–880‰ (рис. 4). Наиболее крупный самородок обнаружен в россыпи р. Гиллой Успеневского узла, вес его 10 кг (проба золота в россыпи 860‰). Самый высокопробный самородок (962,5‰), весом 110 г, извлечен из Петровской россыпи Золотогорского узла. С самородным золотом в россыпях ассоциируют

следующие минералы тяжелой фракции шлиха – магнетит, ильменит, гематит, пирит, гранат, циркон, иногда киноварь и сперрилит.

Наиболее полно изучено самородное золото россыпей из богатых РРУ с добычей более 30 т – Березитового, Соловьевского и Моготского. Средняя проба россыпей Березитового узла колеблется от 772‰ до 993‰, наиболее часто встречается золото с пробой в интервале 800–950‰ [6]. Средние размеры зерен колеблются в интервале 0,38–2,38 мм. Преобладающая форма их пластинчатая, чешуйчатая и комковидная. Встречаются сростки золота с кварцем, реже с кальцитом и пиритом. На наличие в первичных рудах сульфидов

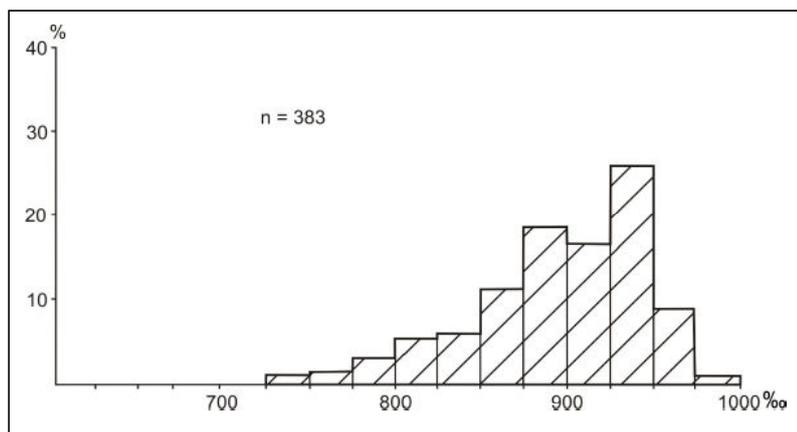


Рис. 3. Гистограмма пробы россыпного золота Соловьёвского центра

Fig. 3. Histogram of the Solovyovskiy Center placer gold sample

указывают пленки гидроксидов железа на поверхности золотин. Среди шлиховых минералов отмечаются галенит, пирит и арсенопирит. Золото в россыпях имеет хорошо выраженное зернистое и полисинтетически двойниковое внутреннее строение. Наиболее характерными микропримесями в нем являются железо, медь, свинец, цинк и сурьма [7]. По пробе, набору элементов примесей и другим признакам россыпное золото этого узла отвечает рудному золоту месторождения Березитовое золото-полиметаллической формации. 80% определений пробы золота этого месторождения колеблется в пределах 800–999‰, а среди микропримесей преобладают медь, сурьма, железо и ртуть. Кроме того, золото-полиметаллическое оруденение служило основой для формирования россыпей Талгинского РРУ.



Рис. 4. Самородок Машенька из россыпи р. Хайкта Березитового РРУ

Fig. 4. Mashenka nugget from the Berezitov OPM placer at the Haikta River

В россыпях Соловьёвского узла золото характеризуется средней пробой в пределах 899–956‰, наиболее часто встречаются россыпи с золотом 900–950 пробы. Средние размеры золотин находятся в интервале 0,18–1,89 мм. Форма их лепешковидная, комковидная и чешуйчатая, иногда дендритовидная и проволоковидная. Часто наблюдаются сростки золота с кварцем, иногда с сульфидами, кальцитом, полевыми шпатами и лимонитом, на золотилах отмечаются пленки гидроксидов железа и марганца [6]. Среди микропримесей в золоте отмечаются повышенные количества меди, цинка, сурьмы и висмута [7]. Указанные и другие типоморфные особенности россыпного золота совпадают с размерностью и составом самородного золота Кировского месторождения золото-сульфидно-кварцевой формации.

Россыпное золото Моготского РРУ отличается высокой пробой в интервале 800–991‰, наиболее распространенная 900–950‰. Форма золотин пластинчатая, чешуйчатая и лепешковидная, реже комковидная и дендритовидная. Наблюдаются сростки золотин с кварцем, иногда на поверхности золотин отмечаются пленки гидроксидов железа [6]. Среди микропримесей преобладают железо и медь [7]. Источниками сноса предположительно является оруденение золото-кварцевой формации, его ближайший представитель – месторождение Золотая Гора Золотогорского РРУ. Золото этого месторождения обладает высокой пробой (927–997‰), а в качестве микропримесей содержит высокие концентрации меди, железа, свинца и ртути [6]. Оруденение золото-кварцевой формации преобладает также в пределах Уркиминского, Джелтулакского, Успеновского, Иликано-Унахинского и Золотогорского узлов и является основной россыпеобразующей формацией.

Золоторудные месторождения

На площади россыпного центра известно 9 месторождений рудного золота – Березитовое, Шахта Мосина, Кировское, Соловьевское, Малоурканское, Одолго, Успенское, Золотая Гора, Уганское, а также десятки проявлений и сотни точек минерализации (табл. 3).

Наибольший вклад в формирование россыпей Соловьевского центра внесли широко развитые месторождения и проявления золото-поли-

металлической, золото-сульфидно-кварцевой и золото-кварцевой формаций. Основными представителями их являются месторождения Березитовое золото-полиметаллической, Кировское золото-сульфидной и Золотая Гора золото-кварцевой формаций. Наиболее часто встречающееся в россыпях золото с пробой в интервале 925–950‰ образовано за счет оруденения золото-кварцевой и золото-сульфидно-кварцевой формаций, а золото с пробой интервале 875–900‰ – за счет орудене-

Характеристика золоторудных месторождений Соловьевского центра

Таблица 3

Table 3

Description of the Solovyovsky Center Gold Ore Deposits

№ п/п	Месторождение	Годы открытия (освоения)	Добыча золота, т	Золоторудная формация	Тип рудных тел	Среднее содержание золота, г/т
Березитовый РРУ						
1.	Березитовое	1932 (2007–2022)	34,3	Золото-полиметаллическая	Зона рудоносных метасоматитов	3,0
2.	Шахта Мосина	1912 (1912)	0,1	Золото-сульфидно-кварцевая	Сульфидно-кварцевые жилы и прожилки	85
Соловьевский РРУ						
3.	Кировское	1884 (1890–1917, 1932–1962)	9,7	Золото-сульфидно-кварцевая	Сульфидно-кварцевые жилы	8,5
4.	Соловьевское	2014 (2015–2022)	5,2	Золото-сульфидно-кварцевая	Сульфидно-кварцевые жилы	3,7
5.	Малоурканское	1910 (1937–1941)	-	Золото-сурьмяная	Кварц-антимонитовые и кварц-баритовые жилы	0,8–1,5
Уркиминский РРУ						
6.	Одолго	1959 (2007–2009)	0,5	Золото-кварцевая	Залежь метасоматитов	2,5–10,0
Успенский РРУ						
7.	Успенское	1917 (1917–1931)	0,4-1,0	Золото-кварцевая	Кварцевая прожилково-жильная зона	12,0
Золотогорский РРУ						
8.	Золотая Гора	1917 (1917–1922)	2,0	Золото-кварцевая	Кварцевые, карбонатно-кварцевые жилы	от 7,1 г/т до 5–10 кг/т
Моготский РРУ						
9.	Уганское	1885 (1896–1900)	0,1	Золото-кварцевая	Кварцевая жила	До 100

ния золото-полиметаллической формации. То же относится и к самородкам. Так, самородок «Машенька» образовался за счет разрушения оруденения золото-полиметаллической формации, а высокопробный самородок из Петровской россыпи – за счет золото кварцевого оруденения.

Всего из золоторудных месторождений центра добыто около 53 т рудного золота. Отношение количества извлеченного из недр россып-

ного и рудного золота равно 9,4:1. Это указывает на высокие перспективы центра на выявление новых золоторудных месторождений.

Перспективы золотоносности Соловьевского центра

Россыпные месторождения Соловьевского центра за полуторастолетнюю эксплуатацию в значительной мере отработаны. Но анализ добычи золота за последние две пятилетки показал, что

Таблица 4

Добыча золота из россыпей Соловьевского центра за 2012–2016 гг. [5]

Table 4

Gold mining from the Solovyovsky Center placers for 2012–2016 [5]

Россыпные узлы	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2015 г.	2016 г.
1. Березитовый	473	689	895	996	770
2. Соловьёвский	1174	1122	945	722	680
3. Уркиминский	684	852	988	1180	811
4. Желтулакский	219	188	207	222	175
5. Талгинский	34	37	49	92	124
6. Успенковский	157	105	90	170	188
7. Золотогорский	33	32	31	18	11
8. Иликано-Унахинский	187	325	356	544	615
9. Моготский	159	134	375	657	867
Итого по узлам	3120	3484	3936	4601	4241
Итого в 2012–2016 гг.	19 382				

Таблица 5

Добыча золота из россыпей Соловьевского центра за 2017–2021 гг. [5]

Table 5

Gold mining from the Solovyovsky Center placers for 2017–2021 [5]

Россыпные узлы	2017 г.	2018 г.	2019 г.	2020 г.	2021 г.
1. Березитовый	1036	1010	890	1023	1000
2. Соловьёвский	656	690	865	867	870
3. Уркиминский	962	898	734	790	800
4. Желтулакский	210	239	188	213	200
5. Талгинский	189	184	150	120	130
6. Успенковский	118	229	307	233	240
7. Золотогорский	15	18	17	16	20
8. Иликано-Унахинский	944	866	878	998	950
9. Моготский	792	1032	1011	913	950
Итого по узлам	4922	5266	5040	5173	5160
Итого в 2017–2021 гг.	25 561				

добыча золота в целом в пределах центра увеличивается при значительных колебаниях в отдельных узлах (табл. 4, 5). В 2012–2016 гг. она составляла 19382 кг, а в 2017–2021 гг. – 25561 кг. То есть в последние 10 лет средняя добыча золота из россыпей Соловьевского центра составляла около 4,5 т в год. Это больше средней годовой добычи россыпного золота по Соловьевскому центру, которая начиная с 1867 г. прошлого века в среднем равна около 3,3 т в год.

Значительное увеличение производства золота произошло в последние 10 лет в Березитовом, Иликано-Унахинском и Моготском узлах, менее значительное в Уркминском, Талгинском и Успенском. Причины этого заключаются в постановке геологоразведочных работ на малоизученных на россыпи площадях, вовлечении в эксплуатацию бедных и глубокозалегающих россыпей, в том числе в зоне затопления Зейского водохранилища, а также в переработке отвалов многочисленных старых россыпей с привлечением новых технологий, позволяющих извлекать золото тонких и мелких классов крупности.

Например, в Иликано-Унахинском и Моготском узлах производились широкомасштабные геологоразведочные работы на малоизученных площадях. Этими работами было выявлено порядка 30 новых россыпных месторождений с запасами от 20 до 300 кг.

В Моготском узле в 2000-х гг. переразведана для драг россыпь «Зейский залив», представленная затопленными Зейским водохранилищем приустьевыми частями разведанных еще в 1965–1970-х гг. россыпями рек Дамбуки Большие, Дамбуки Малые, Могот, Гальчима, Брянта и Унаха. Золотодобыча зависит от уровня Зейского водохранилища, при котором возможна отработка месторождений. При высоком уровне Зейского водохранилища (+315 м) драги заходят в долины рек и перебивают в основном свои отвалы, а при низком уровне водохранилища драги спускаются и обрабатывают ранее затопленные промышленные блоки.

В Соловьевском узле заканчивается отработка запасов богатейшей Джалиндинской россыпи, давшей более 130 т золота. В настоящее время основной объем золотодобычи приходится на Нагиминскую погребенную россыпь, из которой каждый год извлекается до 400–500 кг золота, а также дорабатываются разведанные еще в 1990–2000-х гг. крупные россыпи по рекам Ольдой, Уркима и Малый Уркан.

В Талгинском и Успенском узлах произ-

водилась переразведка забалансовых запасов, которые по кондициям считались нерентабельными для отработки, и техногенных россыпей. Это дало небольшой подъем золотодобычи в этих узлах.

Здесь уместно вспомнить публикацию М.М. Иванова о том, что уже к 1902 г. золотое дело в районе Соловьевского прииска начало клониться к упадку. К тому времени в связи с выработкой богатых золотоносных россыпей золотопромышленная деятельность ограничивалась одной промывкой старых отвалов и доработкой бортов [5]. Но с тех пор прошло уже более века, а добыча россыпного золота в Соловьевском центре держится на высоком уровне. Похоже, что россыпи этого центра – это прямо-таки неиссякаемый источник золота, к которому в ближайшие десятилетия следует относиться достаточно оптимистично.

Тем не менее, рано или поздно, но добыча россыпного золота будет сокращаться, и будущее золотодобычи заключается в открытии и эксплуатации новых крупных золоторудных месторождений. Фонд золоторудных месторождений центра в настоящее время невелик. Производится добыча рудного золота на Березитовом и недавно открытом Соловьевском месторождениях. Добыча рудного золота за последние 8 лет сократилась в Соловьевском россыпном центре от почти 5 т до менее 2,5 т (табл. 6). Для открытия промышленных золоторудных месторождений потребуются тщательная переоценка имеющихся в пределах центра известных мелких месторождений и перспективных проявлений. В этом центре прогнозируется выявление новых золоторудных месторождений золото-полиметаллической, золото-сульфидно-кварцевой, золото-кварцевой, золото-сурьмяной и золото-ртутной (карлинский тип) формаций.

Заключение

Соловьевский золотороссыпной центр расположен на западном фланге Приамурской золотоносной провинции и приурочен к сочленению Алдано-Станового, Монголо-Охотского и Амурского геоблоков. В ансамбль разделяющих блоки региональных разрывных нарушений входят Северо-Тукурингский, Южно-Тукурингский и Джелтулакский. Из 383 россыпей Соловьевского центра начиная с 1867 года добыто около 500 т золота.

Несмотря на значительную истощенность россыпей, средняя годовая добыча за последние десять лет выросла до 4,5 т в год. Этот феномен объясняется вовлечением в эксплуатацию бедных и глубокозалегающих россыпей, а также отва-

Gold mining from the Solovyovsky Center ore deposits of [9]

Месторождения	Годы эксплуатации / Добыча в кг							
	2015 г.	2016 г.	2017 г.	2018 г.	2019 г.	2020 г.	2021 г.	2022 г.
Березитовое	3897	2440	2848	1629	1898	2113,1	1736,2	1359,6
Соловьёвское	30	111,8	102,8	1012,3	1036,3	1040	1107,5	1134,5
Итого	3927	2551,8	3877,8	2641,3	2934,3	3153,1	2843,7	2494,1

лов многочисленных старых россыпей благодаря внедрению новых технологий, позволяющих извлекать из россыпей золото тонких и мелких фракций. Тем не менее, будущее золотодобычи в Соловьёвском центре заключается в открытии и эксплуатации новых золоторудных месторождений. Для их выявления рекомендуется переоценка известных мелких месторождений и перспективных проявлений рудного золота.

ЛИТЕРАТУРА:

1. Алексеев Я.В., Заскинд Е.С., Конкина О.М. К вопросу выделения минерально-сырьевых центров твердых полезных ископаемых // Отечественная геология. 2021. № 2. С. 19–27.
2. Горошко М.В., Каплун В.Б., Малышев Ю.Ф. Джелтулакский разлом: глубинное строение, эволюция, металлогения // Литосфера. 2010. № 6. С. 38–54.
3. Государственная геологическая карта Российской Федерации (третье поколение). Масштаб 1:1 000 000. Дальневосточная серия. Лист N-51, (M-51) – Сквородино. Объяснительная записка / Н.Н. Петрук, М.Н. Шилова, С.А. Козлов и др. СПб.: ВСЕГЕИ, 2009. 300 с.
4. Забродин В.Ю. Разломная тектоника материковой части Дальнего Востока России / В.Ю. Забродин, О.В. Рыбас, Г.З. Гильманова. Владивосток: Дальнаука, 2015. 132 с.
5. Иванов М.М. Геологические исследования в золотоносных районах западной части Амурской области в 1902 г. // Геологические исследования в золотоносных областях Сибири. Амурско-Приморский золотоносный район. Вып. 5. СПб.: Типография М.М. Стасюлевича, 1904. С. 107–142.
6. Мельников А.В. Рудно-россыпные узлы Приамурской золотоносной провинции. Ч. 2. Центральная часть провинции / А.В. Мельников, В.А. Степанов. Благовещенск: АмГУ, 2014. 300 с.

7. Неронский Г.И. Типоморфизм золота месторождений Приамурья. Благовещенск: АмурНЦ, 1998. 320 с.
8. Петровская Н.В. Самородное золото. М.: Наука, 1973. 347 с.
9. Степанов В.А. Высоко продуктивные золотоносные узлы Приамурья / В.А. Степанов, А.В. Мельников. Lap Lambert Academic Publishing, 2018. 148 с.
10. Степанов В.А., Мельников А.В. Золотороссыпные центры Приамурья // Региональная геология и металлогения. 2022. № 92. С. 77–84.

REFERENCES:

1. Alekseev Ya.V., Zaskind E.S., Konkina O.M. To the Issue of the Solid Mineral Center Allocation. *Otechestvennaya geologiya*, 2021, no. 2, pp. 19–27. (In Russ.).
2. Goroshko M.V., Kaplun V.B., Malyshev Yu.F. The Dzheltulak fault: deep structure evolution and metallogeny. *Litosfera*, 2010, no. 6, pp. 38–54. (In Russ.).
3. *Gosudarstvennaya geologicheskaya karta Rossiiskoi Federatsii (tret'e pokolenie). Masshtab 1:1 000 000. Dal'nevostochnaya seriya. List N-51, (M-51) – Skovorodino. Ob'yasnitel'naya zapiska* (State Geological Map of the Russian Federation (third generation). Scale 1:1 000 000. The Far Eastern series. Sheet N-51, (M-51) – Skovorodino. Explanatory note), N.N. Petruk, M.N. Shilova, S.A. Kozlov, etc. Saint-Petersburg: VSEGEI, 2009. 300 p. (In Russ.).
4. Zabrodin V.Yu. *Razlomnaya tektonika materikovoï chasti Dal'nego Vostoka Rossii* (Fault tectonics of the Russian Far East mainland), V.Yu. Zabrodin, O.V. Rybas, G.Z. Gilmanova. Vladivostok: Dal'nauka Publ., 2015. 132 p. (In Russ.).
5. Ivanov M.M. Geological studies in the gold-bearing regions of the western part of the Amur region in 1902, in *Geologicheskie issledovaniya v zolo-*

- tonosnykh oblastiakh Sibiri. Amursko-Primorskii zolotonosnyi raion* (Geological studies in the gold-bearing regions of Siberia. Amur-Primorsky gold-bearing region), no. 5. St. Petersburg: Printing house of M.M. Stasyulevich, 1904, pp. 107–142. (In Russ.).
6. Melnikov A.V. *Rudno-rossyppnye uzly Priamurskoi zolotonosnoi provintsii. Ch. 2. Tsentral'naya chast' provintsii* (Ore-placer gold-bearing nodes Amur province. Part 2. The central part of the province), A.V. Melnikov, V.A. Stepanov. Blagoveshchensk: AmSU, 2014. 300 p. (In Russ.).
 7. Neronsky G.I. *Tipomorfizm zolota mestorozhdenii Priamur'ya* (Typomorphism of gold in the priamurye deposits). Blagoveshchensk: Amur Scientific Center, 1998. 320 p. (In Russ.).
 8. Petrovskaya N.V. *Samorodnoe zoloto* (Native gold). Moscow: Nauka Publ., 1973. 347 p. (In Russ.).
 9. Stepanov V.A. Highly productive gold-bearing nodes of the Amur region / V.A. Stepanov, A.V. Melnikov. Lap Lambert Academic Publishing, 2018. 148 p. (In Russ.).
 10. Stepanov V.A., Melnikov A.V. Gold-Placer Centers of the Amur Region. *Regional'naya geologiya i metallogeniya*, 2022, no. 92, pp. 77–84. (In Russ.).

PROSPECTS OF THE SOLOVYOVSKY GOLD MINING CENTER AT THE AMUR PROVINCE

V.A. Stepanov, A.V. Melnikov

The authors have carried out the analysis of geological and structural features and gold content of the Solovyov gold-bearing center, located on the western flank of the Amur gold-bearing province and confined to the junction of the Aldano-Stanovoi, Mongol-Okhotsk and Amur geoblocks. The center consists of nine ore-placer nodes (Berezitovy, Solovyovsky, Urkiminsky, Dzheltulaksky, Talginsky, Uspensky, Ilikano-Unakhinsky, Zolotogorsky and Mogotsky). In geological and structural terms, ore-placer nodes correspond to intrusive dome uplifts (Berezite, Solovyovsky and Urkiminsky nodes) or tectonic blocks of the Aldano-Stanovoy geoblock base metamorphic rocks, saturated with intrusive Archean to late Mesozoic formations (Jeltulak, Talginsky, Uspensky, Ilikano-Unakhinsky, Zolotogorsky and Mogotsky nodes). In the center there are 383 placers of gold and 9 deposits of ore gold – Berezitovoye, Mosin Mine, Kirovskoye, Solovyevskoye, Malourkanskoye, Odolgo, Uspenskoye, Golden Mountain, Uganskoe, as well as dozens of gold manifestations. Since 1867, about 500 tons of gold have been extracted from the placers of the center, on average about 3.3 tons per year. Gold deposits yielded about 53 tons of ore gold. The ratio of the amount of placer and ore gold extracted from the subsoil is 9.4:1. This indicates the center high prospects for finding new gold deposits. The prospects for further exploitation of placers have been identified, consisting in the introduction of new technologies that ensure the extraction of small and fine fractions of gold and thereby involve poor and man-made placers in the exploitation. It is shown that the Solovyovsky placer gold center future depends on the identification and exploitation of new deposits of gold-polymetallic, gold-sulfide-quartz, gold-quartz, gold-antimony and gold-mercury formations.

Keywords: province, gold-placer center, ore-placer node, placer, deposit, ore formation.

Reference: Stepanov V.A., Melnikov A.V. Prospects of the Solovyovsky gold mining center at the Amur province. *Regional'nye problemy*, 2024, vol. 27, no. 1, pp. 88–102. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2024-27-1-88-102.

Поступила в редакцию 15.11.2023

Принята к публикации 22.03.2024

ГЕОЛОГИЯ. ГЕОЭКОЛОГИЯ

Научная статья
УДК 552.3(571.6)

ГЕОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ГАББРОИДОВ И ГРАНИТОИДОВ НЯТЫГРАНСКОГО КОМПЛЕКСА (БУРЕЙНСКИЙ МАССИВ)

Е.В. Нига́й

Институт тектоники и геофизики им. Ю.А. Косыгина ДВО РАН,
ул. Ким Ю Чена 65, г. Хабаровск, 680000,
e-mail: helenvn54@gmail.com, <https://orcid.org/0009-0000-9649-6626>

Гнейсовидные габбро, габбродiorиты, гранодиориты и граниты позднепротерозойского нятыгранского комплекса, вскрытые эрозией в восточной части Буреинского массива, слагают небольшие и малые интрузивы в бассейне р. Буряя и ее крупных притоков. Геохимические особенности пород комплекса установлены нами на основе анализа микроэлементного и химического составов пород комплекса. Рассчитанные показатели агпаитового индекса для габброидов очень низкие, они составили 0.11–0.33. У гранодиоритов значения индекса несколько выше – 0.38–0.50 и только гнейсограниты имеют плюмазитовые значения агпаитности – 0.45–0.75. По показателям агпаитности и габброиды, и гранитоиды относятся к известково-щелочным породам. Гнейсовидные габбро, в которых преобладают темноцветные минералы (лабрадор, роговая обманка), имеют повышенную для габбро щелочность (4%); в них магнезиальность преобладает над железистостью. Для них характерна высокая глиноземистость (15–18%), достигающая 20,38%. Геохимически они интерпретируются как магматические породы I-типа. Гнейсовидные гранитоиды с небольшим преобладанием железистости над магнезиальностью менее глиноземистые (Al_2O_3 12–15%). Интерпретируются они как гранитоиды S-типа (sedimentary) и I-типа (igneous), которые сформировались в осадочном и гранитном слоях земной коры. Габброиды и гранитоиды нятыгранского комплекса по данным петрохимических диаграмм относятся к вулканическим дугам активной континентальной окраины.

Ключевые слова: габброиды, гранитоиды, нятыгранский комплекс, Буреинский массив, химический и микроэлементный составы пород.

Образец цитирования: Нига́й Е.В. Геохимические особенности габброидов и гранитоидов Нятыгранского комплекса (Буреинский массив) // Региональные проблемы. 2024. Т. 27, № 1. С. 103–111. DOI: 10.31433/2618-9593-2024-27-1-103-111.

Введение

Целью исследований явилось выяснение важнейших геохимических характеристик интрузивных пород нятыгранского интрузивного комплекса.

Методы исследований заключались в обработке, анализе и обобщении геохимических данных, подборе и построении петрохимических диаграмм, их интерпретации. Подсчитывались кларки концентраций металлов, редких и редкоземельных элементов. При построении диаграмм использовались опубликованные и фондовые данные по химическому и микроэлементному составам нятыгранских пород, а также некоторые

новые неопубликованные данные, полученные в ЦКП ИТиГ ДВО РАН.

Интрузивные массивы нятыгранского интрузивного комплекса образуют небольшие и мелкие массивы вблизи Чепканского, Мельгинского и Буреинского разломов северо-восточного простирания.

Наиболее крупные из нятыгранских интрузивных массивов по [1] – это Томь-Сербакский (17х6 км²), Чепкан-Алагирский (18х8 км²) и Талибджанский (6х3 км²), локализованные в бассейнах рек Алагир, Чепкан, Талибджан. Более мелкие интрузивы вскрыты в устье р. Верх. Мельгин и по право- и левобережью долины р. Буряя в ее среднем течении (рис. 1).

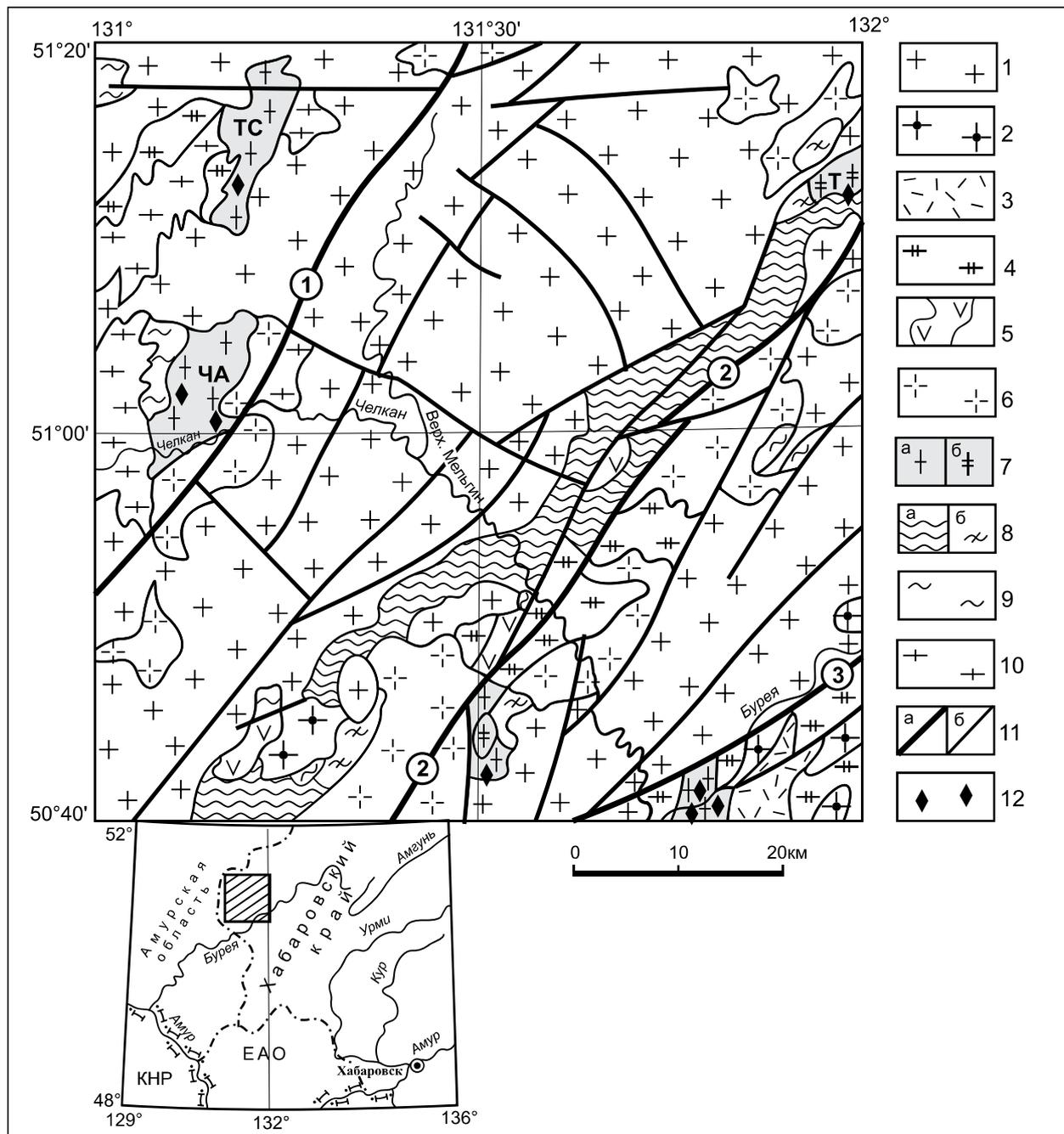


Рис. 1. Схематическая геологическая карта бассейна р. Верхний Мельгин

Составлена Е.В. Нигай с использованием данных [1, 2]:

1 – триас-юрские граниты харинского комплекса; 2 – позднетриасовые сиениты алтахтинского комплекса; 3 – триасовые риолиты таловского комплекса; 4 – пермско-триасовые гранитоиды тырмо-буреинского комплекса; 5 – позднепалеозойские (D–P?) вулканогенно-осадочные образования амганского комплекса; 6 – кембрий-ордовикские гранитоиды кивилийского и суларинского комплексов; 7 – неопротерозойский нятыгранский комплекс: а – гранитоиды, б – габбро и габбродiorиты; 8 – нерасчленённые протерозойско-палеозойские комплексы пород Мельгинского прогиба (а), протерозойские слюдяные черные сланцы нятыгранской свиты (б); 9 – позднеархейские (?) гнейсовидные плагиограниты древнебуреинского комплекса; 10 – позднеархейские (?) кристаллосланцы и гнейсы дягдагейской толщи; 11 – разломы: а – основные, б – второстепенные: 1 – Чепканский, 2 – Мельгинский, 3 – Буреинский; 12 – места отбора проб; интрузивные массивы нятыгранского комплекса: ТС – Томь-Сербакский, Т – Талибджанский, ЧА – Чепкан-Алагирский; на врезке квадратом показан район исследований

Fig. 1. Schematic geological map of the Upper Melgin River basin

Compiled by E.V. Nigai, using data from [1, 2]:

1 – Triassic-Jurassic granites of the Kharinsky Complex; 2 – Late Triassic syenites of the Altakhta Complex; 3 – Triassic rhyolites of the Talovsky Complex; 4 – Permian-Triassic granitoids of the Tyrma-Bureya Complex; 5 – Late Paleozoic (D–P?) volcanogenic-sedimentary rocks of the Amgan Complex; 6 – Cambrian-Ordovician granitoids of the Kivilian and Sularinsky complexes; 7 – Neoproterozoic Nyatygran Complex: *a* – granitoids, *b* – gabbro and gabbrodiorites; 8 – poorly defined Proterozoic-Paleozoic rock assemblages of the Melgin trough (*a*), Proterozoic mica and graphite schists of the Nyatygran Formation (*b*); 9 – Late Archean (?) gneissic plagiogranites of the Drevnebureinsky Complex; 10 – Late Archean (?) crystalline schists and gneisses of the Dyagdagleya strata; 11 – faults: *a* – principle, *b* – auxiliary: 1 – Chepkansky, 2 – Melginsky, 3 – Bureinsky; 12 – sampling sites; intrusive massifs of the Nyatygran Complex: TC/TS – Tom-Serbaksky, T – Talibdzhansky, ЧА/ChA – Chepkan-Alagirsky; The square in the inset shows the study area

Гнейсовидные габброиды (габбро и габбро-диориты) имеют незначительное распространение и слагают ксенолиты (площадью до 1,0 км²) внутри указанных массивов, а также разрозненные небольшие малые интрузии в притоках р. Верх. Мельгин и р. Буря площадью менее 2,0 км². Талибджанский массив представляет собой небольшое тело в северо-восточной части Мельгинского прогиба, вытянутое в северо-восточном направлении и сложенное преимущественно полосчато-сланцеватыми массивными габбро и габбро-диоритами. Гнейсовидными гранодиоритами и гранитами комплекса сложены Томь-Сербакский, Чепкан-Алагирский массивы и периферийные части Талибджанского массива, а также малые интрузии в бассейне среднего течения р. Буря.

Особенности химического и микроэлементного составов пород

Химический состав проб нятыгранского комплекса и состав микроэлементов представлен в табл. 1–3. На основе них построены геохимические диаграммы и спайдер-диаграммы, показывающие петрологические особенности этих образований и принадлежность к различным типам магматитов, рассчитаны показатели агпаитности.

Показатели агпаитового индекса для габброидов очень низкие, они составили 0.11–0.33, у гранодиоритов значения индекса несколько выше – 0.5–0.38 и только гнейсограниты имеют плюмазитовые значения агпаитности – 0.45–0.75. По показателям агпаитности и габброиды, и гранитоиды относятся к известково-щелочным породам.

По содержанию K₂O габброиды относятся к умереннокалиевым (2.1%) и низкокалиевым (0.2%) породам, гранодиориты – к низкокалиевым (1.1–1.2%), граниты – к высококалиевым (3.0–7.4%) (табл. 1).

Большую часть проб, как видно из табл. 1, составляют гранитоиды (SiO₂ 63.9–74.5%, сумма щелочей 6.2–10.5%). Пробы габбро (SiO₂ 46.2–49.3%, сумма щелочей 1.6–3.9%) и габбро-диоритов (SiO₂ 54.5%, сумма щелочей 5.0%) составляют небольшое количество. Геохимические диаграммы, построенные с использованием данных табл. 1, представлены на рис. 2 (а, б, в, е).

Фигуративные точки нятыгранских габброидов на TAS-диаграмме SiO₂ – Na₂O+K₂O по [5] находятся в поле пород нормальной и повышенной щелочности (рис. 2а).

На диаграмме разделения пород по степени глиноземистости Al₂O₃/(CaO+Na₂O+K₂O) – Al₂O₃/(Na₂O+K₂O) по [6] точки габброидов разместились в поле метглиноземистых пород, содержания глинозема выше суммы щелочных оксидов натрия и калия в 1.8–3.4 раза (рис. 2б). Это можно видеть и в представленных таблицах – содержания Al₂O₃ в пробах габбро достигают 17.9–20.3%. Все фигуративные точки, характеризующие габброиды комплекса, на диаграмме «железистость – магнезиальность», построенной по соотношениям FeO*/(FeO* + MgO) по [4], находятся в поле магнезиальных пород (рис. 2в).

На диаграмме Al₂O₃/(CaO+Na₂O+K₂O) – (Na₂O+K₂O)/Al₂O₃ по разделению пород на А, I и S-типы по [6] (рис. 2е) фигуративные точки габброидов разместились в поле магматических пород I-типа (igneous), насыщенных темноцветными минералами, кристаллизация которых произошла на самых ранних стадиях внедрения магмы основного состава. Габбро нятыгранского комплекса, таким образом, представляют собой высокоглиноземистые и высокомагнезиальные магматические породы I-типа.

Гнейсовидные гранитоиды согласно диаграмме SiO₂ – Na₂O+K₂O по [5] являются породами

Химический состав представительных проб нятыгранского комплекса [1]

Table 1

Chemical compositions of the Nyatygransky omplex representative samples [1]

№ пробы	335901	K-1041	339101	5634-a	2196	2310	588	K-1001	K-1038	5620	K-832	8168	3314	3278	129604	5054
№ п/п	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
SiO ₂	48.13	54.55	46.2	49.31	69.1	70.04	68.9	72.66	74.51	71.45	63.95	64.03	73.05	72.1	72.27	71.89
TiO ₂	1.58	0.62	3.57	1.36	0.37	0.31	0.22	0.23	0.24	0.28	0.55	0.54	0.28	0.3	0.35	0.13
Al ₂ O ₃	17.89	13.96	14.07	19.26	14.94	14.78	16.11	13.36	12.06	13.75	15.78	16.48	13.4	14.24	14.24	15.03
Fe ₂ O ₃	2.21	3.04	3.06	2.85	0.48	0.48	0.36	0.15	0.24	1.4	1.11	1.48	0.3	0.49	1.0	0.18
FeO	7.44	4.93	8.31	5.67	3.46	3.2	1.53	2.01	1.65	1.99	4.47	4.55	2.06	2.05	1.67	1.04
MnO	0.16	0.06	0.08	0.16	0.04	0.07	0.05	0.03	0.01	0.07	0.2	0.13	0.03	0.05	0.04	0.03
MgO	5.97	8.27	9.29	5.19	1.1	0.81	0.42	0.26	0.39	1.08	1.5	2.12	0.67	0.16	0.5	0.42
CaO	10.16	8.4	11.97	9.54	3.43	3.25	1.41	0.93	1.38	2.11	5.28	3.57	1.95	1.59	2.03	1.87
Na ₂ O	2.31	2.9	1.36	3.4	3.34	3.34	3.17	3.64	2.45	3.75	3.48	3.72	3.38	3.46	3.21	3.74
K ₂ O	1.64	2.17	0.26	0.96	3.0	2.85	7.37	5.96	6.03	3.11	1.09	1.25	4.35	4.35	4.02	4.81
P ₂ O ₅	0.19	0.1	0.05	0.46	0.07	0.06	0.04	0.04	0.06	0.04	0.13	0.13	0.08	0.05	0.1	0.02
П. п. п.	0.11	0.0	0.31	0.01	0.01	0.02	0.01	0.01	0.01	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.12	0.0
Сумма	99.5	99.6	99.8	99.8	100	99.5	100	99.7	99.5	99.8	99.5	99.9	100	99.6	100	99.6

Примечание: Выделены повышенные содержания Al₂O₃ > 13.9 %, повышенное (в сумме) количество Na₂O и K₂O**Note.** It is found the elevated contents of Al₂O₃ > 13.9% and increased amounts of the sum of Na₂O and K₂O

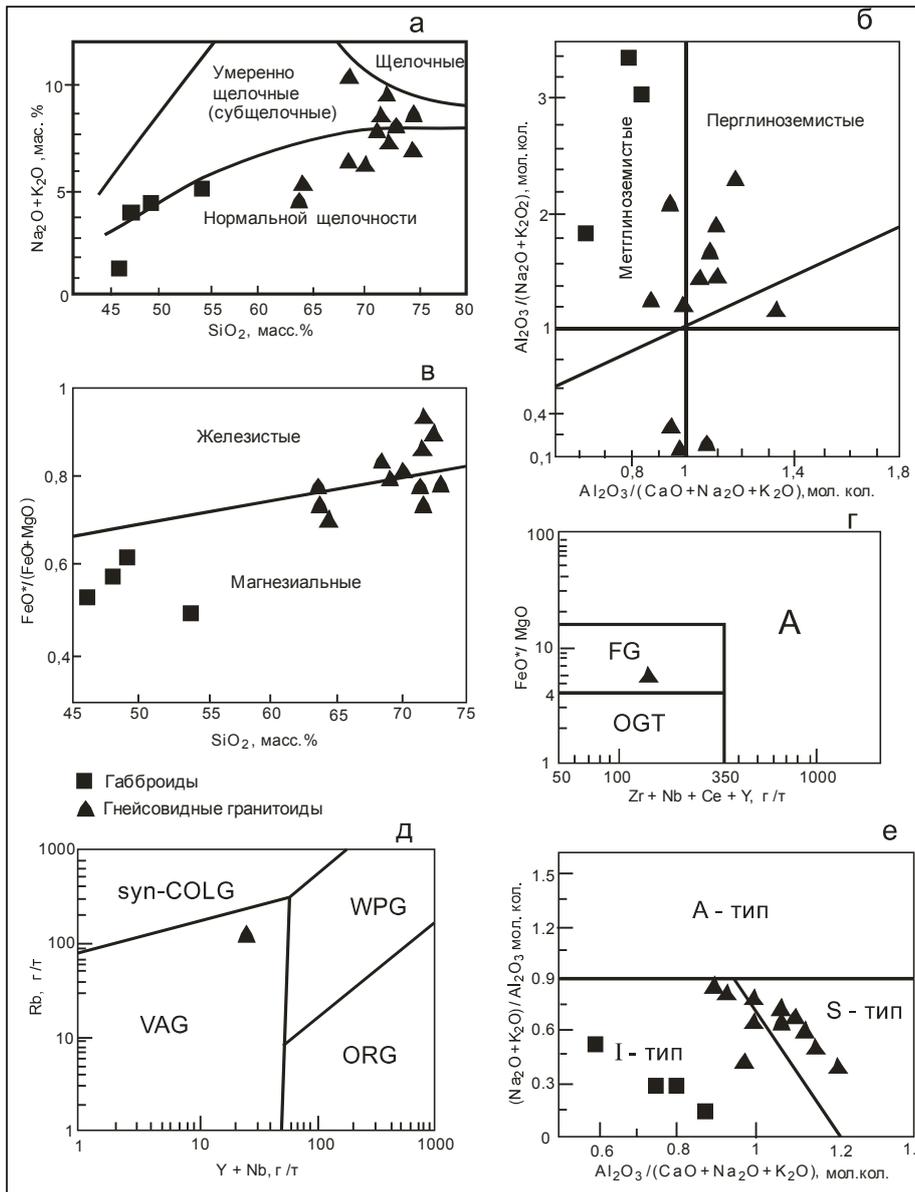


Рис. 2. Классификационные геохимические диаграммы для магматических пород нятыгранского комплекса

Составлены Е.В. Нугай

а – диаграмма разделения магматических пород по степени щёлочности $\text{SiO}_2\text{--Na}_2\text{O} + \text{K}_2\text{O}$; б – диаграмма разделения пород по степени глиноземистости $\text{Al}_2\text{O}_3/(\text{CaO} + \text{Na}_2\text{O} + \text{K}_2\text{O})\text{--Al}_2\text{O}_3/(\text{Na}_2\text{O} + \text{K}_2\text{O})$; в – диаграмма «железистость–магнезиальность»: $\text{FeO}^*/(\text{FeO}^* + \text{MgO})$; г – диаграмма $\text{FeO}^*/\text{MgO}\text{--Zr} + \text{Nb} + \text{Ce} + \text{Y}$: поля гранитоидов: FG – фракционированных гранитоидов, OGT – нефракционированных М-, I-, S-типов, А – анорогенных гранитов А-типа; д – диаграмма $\text{Y} + \text{Nb}\text{--Rb}$; гранитоиды: sin-COLG – синколлизийные, WPG – внутриплитные, VAG – вулканических дуг, ORG – океанических хребтов; е – диаграмма

$\text{Al}_2\text{O}_3/(\text{CaO} + \text{Na}_2\text{O} + \text{K}_2\text{O})\text{--}(\text{Na}_2\text{O} + \text{K}_2\text{O})/ \text{Al}_2\text{O}_3$: разделение на А-тип (анорогенные граниты), I-тип (магматогенные граниты), S-тип (седиментационные граниты); 1 – габброиды; 2 – гнейсо-граниты

Fig. 2. Classification geochemical diagrams for igneous rocks of the Nyatygransky Complex

Compiled by E. V. Nigai:

a – diagram showing the division of igneous rocks by their degree of alkalinity $\text{SiO}_2\text{--Na}_2\text{O} + \text{K}_2\text{O}$; б – diagram showing the division of rocks by their degree of alumina $\text{Al}_2\text{O}_3/(\text{CaO} + \text{Na}_2\text{O} + \text{K}_2\text{O})\text{--Al}_2\text{O}_3/(\text{Na}_2\text{O} + \text{K}_2\text{O})$; c – iron content-magnesium content diagram: $\text{FeO}^*/(\text{FeO}^* + \text{MgO})$; d – diagram $\text{FeO}^*/\text{MgO}\text{--Zr} + \text{Nb} + \text{Ce} + \text{Y}$: granitoid fields: FG – fractionated granitoids, OGT – unfractionated M-, I-, S-types, A – A-type anorogenic granites; e – $\text{Y} + \text{Nb}\text{--Rb}$ diagram; sin-COLG – syncollisional granitoids, WPG – within-plate granitoids, VAG – volcanic arc granitoids, ORG – oceanic ridges granitoids; f – diagram $\text{Al}_2\text{O}_3/(\text{CaO} + \text{Na}_2\text{O} + \text{K}_2\text{O})\text{--}(\text{Na}_2\text{O} + \text{K}_2\text{O})/ \text{Al}_2\text{O}_3$: division into A-type (anorogenic granites), I-type (igneous granites), S-type (sedimentary granites); 1 – gabbroids; 2 – gneiss-granites

повышенной и нормальной щелочности (рис. 2а). На диаграмме $Al_2O_3/(CaO+Na_2O+K_2O) - Al_2O_3/(Na_2O+K_2O)$ по [6] они разделились на перглиноземистые, метглиноземистые и нормальной глиноземистости граниты (рис. 2б). Соотношения глинозема и суммы щелочных оксидов рассчитаны в молекулярных количествах. На диаграмме $FeO^*/(FeO^* + MgO)$ по [4] гранитоиды разделились на железистые гранитоиды (большая часть) и магнезиальные (меньшая часть) (рис. 2в).

На диаграмме $Al_2O_3/(CaO+Na_2O+K_2O) - (Na_2O+K_2O)/Al_2O_3$ по разделению пород на А, I и S-типы по [6] (рис. 2е) большая часть фигуративных точек попала в поле магматитов S-типа (sedimentary), а меньшая – в поле гранитоидов I-типа (igneous). Гранитоиды S-типа – это кварц-полевошпатовые амфибол-биотитовые и биотитовые граниты и лейкограниты с преоблада-

ющей долей переплавленных при высоких температурах пород осадочного слоя коры. Гранитоиды I-типа были выплавлены в гранитном слое, в условиях гораздо более высоких температур и давлений. Они представлены гранодиоритами. По химическому составу они близки к габбродиоритам.

Данные табл. 2 характеризуют микроэлементный состав единственной пробы (обр. 129604) нятыгранского гнейсогранита, проанализированной в ЦКП ХИАНЦ при ИТиГ ДВО РАН им. Ю.А. Косыгина на редкие, редкоземельные, радиоактивные и благородные металлы. Использовались эти данные при построении диаграмм, показанных на рис. 2г, 2д. Калиевый гнейсогранит (SiO_2 72.2%; сумма щелочей 7.2%; $K_2O:Na_2O=4:3$) относится к фракционированным гранитам FG (рис. 2г), разделение границ по [10]. На диаграмме с разделением границ по [6] фигуративная точка

Таблица 2

Микроэлементный состав нятыгранского гнейсогранита

Table 2

Trace-element compositions of the Nyatygransky gneiss-granite

Образец 129604 (PR _{3n})							
Элемент	г/т /Кк	Элемент	г/т /Кк	Элемент	г/т /Кк	Элемент	г/ т/Кк
Li	29.16/0.36	Ge	1.43/0.95	La	37.36/ 1.06	Hf	1.28/0.18
Be	1.99/0.58	As	0.47/0.29	Ce	76.24/ 1.05	Ta	0.98/0.39
B	1.32/0.088	Rb	129.9/0.61	Pr	8.61/0.95	W	57.33/ 28.66
P	398.16/0,45	Sr	288.8/ 1.06	Nd	30.36/0.97	Y	13.26/0.33
Sc	5.55/ 138.75	Zr	45.11/0.22	Sm	5,67/0.63	Hg	2.60/ 37.14
Ti	1925.9/0.96	Nb	12.51/0.62	Eu	1.14/0.87	Tl	0.87/0.46
V	10.69/0,15	Mo	0.76/0.5	Gd	5.73/0.76	Pb	20.91/ 1.04
Cr	3.37/0.24	Ag	0.001/0.025	Tb	0.69/0.62	Bi	0.06/0.09
Mn	301.86/0.55	Cd	0.04/0.23	Dy	3.19/0.78	Th	14.18/0.67
Co	2.42/0.242	Sn	1.76/0.35	Ho	0.53/0.37	U	1.75/0.38
Ni	2.36/0.295	Sb	0.04/0.13	Er	1.40/0.41	Au	0.018/ 9.26
Cu	3.26/0.13	Te	0.001/ 1.01	Tm	0.18/0.25	Pt	0.002/0.68
Zn	83.26/ 1.4	Cs	2.54/0.5	Yb	1.03/0.26	Pd	0.0056/ 5.65
Ga	18.20/0.96	Ba	1133.7/ 1.6	Lu	0.13/0.12	Ir	0.0015/ 250

Примечания. Проба проанализирована в ЦКП ХИАНЦ при ИТиГ ДВО РАН им. Ю.А. Косыгина. Аналитики А.В. Штарева, А.И. Лушникова, Г.М. Золотухина. В числителе – содержание, в знаменателе – Кк. Выделены Кк>1.0. Кк элементов по отношению к их средним содержаниям в кислых породах по [3], рассчитаны автором

Note. The sample was analyzed at the Khabarovsk Innovation and Analytical Center of the Kosygin Institute of Tectonics and Geophysics, FEB RAS. The analysts are: A.V. Shtareva, A.I. Lushnikova, and M. Zolotukhina. The content is the numerator, Kk - the denominator. The analysis results showed Kk>1.0. Kk of elements in relation to their average contents in acidic rocks according to [3] was calculated by the author

Chemical and REE compositions of rocks from the complex [1, 2]

Номера проб	10400	C-1226	C-1191	C-1154	129604	407101	C-1257
№ п/п	1	2	3	4	5	6	7
Петрогенные оксиды, %							
SiO ₂	47.69	73.06	72.89	71.31	72.27	72.85	72.88
TiO ₂	0.99	0.33	0.26	0.32	0.35	0.33	0.20
Al ₂ O ₃	20.38	13.59	13.26	14.17	14.24	13.73	13.20
Fe ₂ O ₃	3.85	2.64*	3.38*	3.95*	1.0	1.0	2.72*
FeO	4.38				1.67	1.64	
MnO	0.12	0.06	0.04	0.06	0.04	0.04	0.03
MgO	8.76	0.26	0.45	0.76	0.50	0.81	0.13
CaO	10.42	1.95	2.22	2.82	2.03	2.03	1.71
Na ₂ O	2.10	3.61	3.29	3.90	3.21	3.08	3.63
K ₂ O	0.55	3.87	3.09	2.37	4.02	3.84	4.18
P ₂ O ₅	0.04	0.10	0.04	0.06	0.12	0.08	0.03
П. п. п.	1.04	0.23	0.36	0.36	0.40	0.48	0.11
Сумма	100.32	99.7	99.28	100.21	99.45	99.16	99.26
РЗЭ, г/т							
La	5.37	34.22	48.19	34.29	37.36	35.18	99.51
Ce	11.9	61.19	109.84	61.91	76.24	79.92	204.34
Pr	1.52	7.75	10.33	6.54	8.61	7.03	23.02
Nd	7.55	29.94	38.36	26.84	30.36	23.73	87.84
Sm	1.64	7.05	8.32	5.34	5.67	3.83	19.71
Eu	0.87	1.11	1.17	0.86	1.14	0.63	1.91
Gd	1.52	8.15	9.48	6.48	5.73	4.31	23.79
Tb	0.23	1.25	1.32	0.88	0.69	0.52	3.70
Dy	1.29	7.47	7.58	5.84	3.19	2.54	22.95
Ho	0.31	1.56	1.12	1.17	0.53	0.49	5.14
Er	0.8	4.08	4.18	3.88	1.40	1.35	14.80
Tm	0.1	0.58	0.55	0.52	0.18	0.18	2.15
Yb	0.76	3.44	3.38	3.88	1.03	1.7	13.05
Lu	0.11	0.53	0.50	0.54	0.13	0.16	1.94
Σ РЗЭ	33.97	91.91	244.32	158.97	172,26	161.57	523.85

Примечания. Выделены: а) высокое содержание глинозема в габбро; б) повышенные содержания РЗЭ в пробе C-1257. Звездочкой отмечено суммарное железо в форме Fe₂O₃

Note. Findings: a) high alumina content in gabbro; and b) elevated REE contents in sample C-1257. The asterisk indicates the total iron in the form of Fe₂O₃

попала в поле VAG – гранитоидов вулканических дуг (рис. 2д).

В табл. 2 выделены химические элементы с $K_k > 1.0$. Одну группу представляют металлы с высокими концентрациями, значительно превышающими их средние содержания в кислых породах (в скобках рассчитанные нами кларки концентраций K_k): это Sc (138.75), W (28.66), Hg (37.14), Au (9.26), Pd (5.65) и Ir (250). Другую группу представляют элементы, в которых установлены кларковые и повышенные содержания, от 1.0 до 1.6 – это Zn, Sr, Te, Ba, La, Ce, Pb. Остальные элементы содержатся в низких концентрациях, их $K_k < 1.0$.

В табл. 3 представлен химический состав нятыгранских пород и содержания в них редкоземельных элементов. Обращает на себя внимание проба высокоглиноземистого гнейсовидного габбро (обр. 10400) с содержанием Al_2O_3 20.38%. Повышенная сумма РЗЭ отмечается в пробе гнейсогранита С-1257. Она равна 523.85 г/т (*примечание автора: промышленно интересная сумма содержаний РЗЭ по методическим справочникам составляет 400 г/т и выше*). При сравнении содержаний РЗЭ в габброидах и гранитоидах выявлены низкие содержания их в габбро и повышенные в гранитах – суммы РЗЭ в гранитах от 3 до 15 раз выше, чем в габбро. В гранитоидах отношение LREE (легких РЗЭ) к HREE (тяжелым РЗЭ) следующее: La/Yb=7-10; Ce/Lu=100-500.

Заключение

Габбро и габбродиориты гнейсовидного облика нятыгранского интрузивного комплекса нормальной и повышенной щелочности относятся к высокоглиноземистым и высокомагнезиальным породам. Установленные в пробах содержания Al_2O_3 достигают высоких значений, до 19.3–20.4%. Концентрации MgO в габбро и габбродиоритах повышенные и составляют 8–9%. Габброиды представляют собой типичные магматические породы I-типа. Гранитоиды имеют нормальную и повышенную щелочность и преимущественно повышенную глиноземистость (14,07–16,5% Al_2O_3), в них отмечается небольшое преобладание железистости над магнезиальностью. Они представлены S- и I-типами гранитоидов, сформированных в осадочном и гранитном слоях земной коры. Формирование нятыгранских магматитов происходило в позднем докембрии [1, 2], в условиях палеогеодинамической обстановки вулканических дуг.

ЛИТЕРАТУРА:

1. Арапов В.Н. Государственная геологическая карта масштаба 1:200 000. Лист М-52-ХII. Объяснительная записка / В.Н. Арапов,

С.А. Амелин. СПб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2018. 324 с.

2. Овчинников Р.О. Древнейшие комплексы Буреинского континентального массива: возраст, источники, геодинамические условия формирования: дис. ... канд. геол.-минерал. наук. Благовещенск, 2020. 137 с.
3. Требования к геохимической основе Государственной геологической карты РФ. М., 2001. 29 с.
4. Frost B.R., Barnes C.G., Collins W.J., Arculus R.J., Ellis D.J., Frost C.D. A geochemical classification for granitic rocks // J. Petrol. 2001. Vol. 42, N 11. P. 2033–2048.
5. Le Maitre R.W. Classification of Igneous Rocks and Glossary of Terms: Recommendations of the International Union of Geological Sciences, Subcommittee on the Systematics of Igneous Rocks. Oxford: Blackwell, 1989. 193 p.
6. Maniar P.D., Piccoli P.M. Tectonic discrimination of granitoids // Geological Society of America Bulletin. 1989. Vol. 101, N 5. P. 635–643.
7. Pearce J.A., Harris N.B.W., Tindle A.G. Trace element discrimination diagrams for the tectonic interpretation of granitic rock // J. of Petrol. 1984. Vol. 25. P. 956–983.
8. Sun S., McDonough W.F. Chemical and isotopic systematics of oceanic basalt: implication for mantle composition and processes // Geol. Soc. Spec. Publ. 1989. N 42. P. 313–345.
9. Taylor S.R. The continental crust: Its evolution and composition / S.R. Taylor, S.M. McLennan. London: Blackwell, 1985. 312 p.
10. Whalen J.B., Currie K.L., Chappell B.W. A-type granites: geochemical characteristics, discrimination and petrogenesis // Contributions to Mineralogy and Petrology. 1987. Vol. 95, N 4. P. 407–419.

REFERENCES:

1. Arapov V.N. Gosudarstvennaya geologicheskaya karta masshtaba 1:200 000. List M-52-XII. Ob'yasnitel'naya zapiska (State Geological Map, scale 1:200 000. Sheet M-52-XII. Explanatory Note), V.N. Arapov, S.A. Amelin. Saint Petersburg: VSEGEI Card Factory. 2018. 324 p. (In Russ.).
2. Ovchinnikov R.O. The most ancient complexes of the Bureya continental massif: age, sources, geodynamic formation settings. Dissertation of cand. Sci. (geol. –mineral.). Blagoveshchensk, 2020. 137 p. (In Russ.).
3. Trebovaniya k geokhimicheskoi osnove Gosudarstvennoi geologicheskoi karty RF (Requirements for the geochemical basis of the

- State Geological Map of the Russian Federation). Moscow, 2001. 29 p. (In Russ.).
4. Frost B.R., Barnes C.G., Collins W.J., Arculus R.J., Ellis D.J., Frost C.D. A geochemical classification for granitic rocks. *J. Petrol.*, 2001, vol. 42, no. 11, pp. 2033–2048.
 5. Le Maitre R.W. *Classification of Igneous Rocks and Glossary of Terms: Recommendations of the International Union of Geological Sciences, Subcommission on the Systematics of Igneous Rocks*. Oxford: Blackwell, 1989. 193 p.
 6. Maniar P.D., Piccoli P.M. Tectonic discrimination of granitoids. *Geological Society of America Bulletin*, 1989, vol. 101, no. 5, pp. 635–643.
 7. Pearce J.A., Harris N.B.W., Tindle A.G. Trace element discrimination diagrams for the tectonic interpretation of granitic rock. *J. of Petrol.*, 1984, vol. 25, pp. 956–983.
 8. Sun S., McDonough W.F. Chemical and isotopic systematics of oceanic basalt: implication for mantle composition and processes. *Geol. Soc. Spec. Publ.*, 1989, no. 42, pp. 313–345.
 9. Taylor S.R. *The continental crust: Its evolution and composition*, S.R. Taylor, S.M. McLennan. London: Blackwell, 1985. 312 p.
 10. Whalen J.B., Currie K.L., Chappell B.W. A-type granites: geochemical characteristics, discrimination and petrogenesis. *Contributions to Mineralogy and Petrology*, 1987, vol. 95, no. 4, pp. 407–419.

GEOCHEMICAL FEATURES OF GABBROIDS AND GRANITOIDS FROM THE NYATYGRANSKY COMPLEX (BUREYA MASSIF)

E.V. Nigai

Gneissic gabbros, gabbrodiorites, granodiorites, and granites of the Late Proterozoic Nyatygransky Complex, exposed by erosion in the eastern part of the Bureya massif, form small intrusive bodies within the boundaries of the Melgin metalliferous trough, as well as around it. Analysis of chemical and trace-element compositions of rocks from the Nyatygransky Complex revealed their geochemical features. The calculated agpaitic index values for gabbroids are very low and range from 0.11 to 0.33. Granodiorites have slightly higher index values ranging from 0.5 to 0.38, and only gneiss-granites are plumbitic with agpaitic index values between 0.45 and 0.75. Both gabbroids and granitoids are assigned to calc-alkaline rocks by their agpaitic index. Gneissic gabbros, dominated by dark-colored minerals (labradorite, hornblende), show enhanced alkalinity not common to gabbros (4%); in them, the magnesium content prevails over the iron content. They are characterized by high alumina content (15–18%), reaching 20.38%. Geochemically, they are interpreted as I-type igneous rocks. Gneissic granitoids with a slight predominance of the iron content over the magnesium content are less aluminous (Al_2O_3 12–15%). They are interpreted as S-type (sedimentary) and I-type (igneous) granitoids, formed in sedimentary and granitic layers of the earth's crust. According to petrochemical diagrams, the gabbroids and granitoids of the Nyatygransky Complex belong to the volcanic arcs of the active continental margin.

Keywords: gabbroids, granitoids, Nyatygransky Complex, Bureya massif, chemical and trace-element compositions of rocks.

Reference: Nigai E.V. Geochemical features of gabbroids and granitoids from the Nyatygransky Complex (Bureya Massif). *Regional'nye problemy*, 2024, vol. 27, no. 1, pp. 103–111. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2024-27-1-103-111.

Поступила в редакцию 12.02.2024

Принята к публикации 22.03.2024

ГЕОЛОГИЯ. ГЕОЭКОЛОГИЯ

Научная статья
УДК 581.9(571.621)

ОЦЕНКА СОВРЕМЕННОГО СОСТОЯНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА Г. ОБЛУЧЬЕ ПО МУЛЬТИСПЕКТРАЛЬНЫМ ДАННЫМ

Д.В. Жучков, Д.М. Фетисов

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
ул. Шолом-Алейхема 4, г. Биробиджан, 679016,
e-mail: dmitriy.zhuchkov.2000@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7474-2910>;
e-mail: dfetisov@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-9613-8690>

Задачи в области устойчивого развития городов и населенных пунктов обуславливают актуальность оценки состояния инфраструктуры городского озеленения в современных урбанистических исследованиях. Широкое распространение в таких работах получило использование геоинформационных систем и данных дистанционного зондирования Земли (ДЗЗ). Целью исследования являлся анализ представленности зеленых насаждений малого города Облучье (Еврейская автономная область) по мультиспектральным данным с оценкой индикаторов его устойчивого развития. Источниками информации выступили мультиспектральные продукты Sentinel-2A, Правила землепользования и застройки г. Облучье, материалы полевых исследований, фондовые материалы ИКАРП ДВО РАН, литературные источники. Выявление и анализ пространственного распределения зеленых насаждений г. Облучье основаны на результатах расчета нормализованного вегетационного индекса растительности (NDVI). Определено, что значение NDVI 0,55 и более является граничным для выделения зеленых насаждений г. Облучье, 0,75 и более – для древесной растительности. С NDVI в диапазоне 0,55...0,74 выделяются травянисто-кустарниковая растительность на газонах, неблагоустроенных участках, а также естественные и производные луга. Значениями NDVI 0,75 и более на снимке определяются лесная растительность рекреационной зоны г. Облучье, древесно-кустарниковые заросли вдоль русел рек и пойменные леса, древесные массивы в застроенной части города.

Распределение зеленых насаждений по участкам функциональных зон в городе неравномерное. Территории с высоким и очень высоким уровнем озеленения приурочены к периферии г. Облучье и соответствуют зонам рекреационной и жилой застройки. Древесные насаждения в большинстве случаев расположены в рекреационной зоне, преимущественно за пределами городской застройки. Однако все градостроительные зоны имеют высокие значения среднего уровня озеленения (от 71 до 93%).

Расчет индикаторов устойчивого развития, отражающих обеспеченность малого города Облучье зелеными насаждениями, показывает, с одной стороны, что уровень озеленения заметно превышает установленные нормы (не менее 40%) и составляет в пределах городской застройки 53%. С другой стороны, доля озелененных территорий общего пользования в суммарной площади зеленых насаждений г. Облучье очень низкая – всего 1,6%. Таким образом, для города актуально качественное совершенствование зеленой инфраструктуры.

Ключевые слова: зеленые насаждения, индикаторы, устойчивое развитие, малый город, нормализованный вегетационный индекс растительности, Дальний Восток, Облучье.

Образец цитирования: Жучков Д.В., Фетисов Д.М. Оценка современного состояния растительного покрова г. Облучье по мультиспектральным данным // Региональные проблемы. 2024. Т. 27, № 1. С. 112–124. DOI: 10.31433/2618-9593-2024-27-1-112-124.

Введение

Город как урбогеосистема представляет собой сложное образование, состоящее из трех основных блоков – экономический, социальный и экологический (природный) [13]. Изучение растительного покрова сохраняет актуальность в связи с важностью выполняемых им экологических функций в формировании благоприятной городской среды [7, 11, 19, 20, 34, 36]. Обеспечение доступа к зеленым насаждениям и снижение негативного экологического воздействия городов являются задачами для достижения цели устойчивого развития № 11 «Обеспечение открытости, безопасности, жизнестойкости и экологической устойчивости городов и населенных пунктов» [30].

Современным распространенным методом сбора информации о площади зеленых насаждений, их распределении и состоянии является геоинформационный с использованием данных ДЗЗ. С этой целью применяются расчеты специальных индексов, среди которых популярным и простым представляется нормализованный относительный индекс растительности (NDVI) [17]. Также он широко используется в практической деятельности, например, в сельском и лесном хозяйстве [3, 9, 12].

По состоянию на 1 января 2023 г. в общей структуре городских населенных пунктов России 1119 городов, из которых численно преобладают малые и средние – 947 (около 85%) [31]. С другой стороны, уровень изученности растительного покрова в крупных городах выше, чем в малых и средних [16, 28].

Целью данной работы является анализ представленности зеленых насаждений малого города Облучье (Еврейская автономная область) по мультиспектральным данным с оценкой индикаторов его устойчивого развития.

Объект и методы исследования

Объектом исследования выступают зеленые насаждения г. Облучье. По численности населения город относится к категории малых (7 183 чел. на 01.01.2023) [31]. По функциональному зонированию площадь города составляет 1153,65 га [21]. Он расположен на северо-западе Еврейской автономной области (ЕАО), является центром Облученского муниципального района и одноименного городского поселения, транспортным узлом на Транссибирской железнодорожной магистрали [2, 29]. Объект исследования является частью Малохинганского геоботанического района хвойно-широколиственных, долинных лесов и лугово-болотных сообществ [25]. Г. Облучье расположен в долине горной р. Хинган в окружении низкогорий

хребта Малый Хинган. Растительный покров района исследований сильно трансформирован антропогенной деятельностью. На склонах преобладают производные осиново-белоберезовые леса (*Betula platyphylla* Sukacz., *Populus tremula* L.) с участием лиственницы (*Larix cajanderi* Mayr.) и других хвойных пород (*Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim., *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr., *P. obovata* Ledeb.). Склоны, обращенные к городу, лишены коренной лесной растительности. Сегодня на них распространены вейниковые луга (*Calamagrostis langsдорffii* (Link) Trin.) с участием осок, лабазника дланевидного (*Filipendula palmata* (Pall.) Maxim.), полыни побегоносной (*Artemisia stolonifera* (Maxim.) Kom.), вероничника сибирского (*Veronicastrum sibiricum* (L.) Pennell) и других видов с порослью кустарников из лещины маньчжурской (*Corylus mandshurica* Maxim. in Rupr. et Maxim.), шиповника иглистого (*Rosa acicularis* Lindl.), рододендрона даурского (*Rhododendron dauricum* L.), спиреи иволистной (*Spiraea salicifolia* L.). По берегам р. Хинган сохранились пойменные леса и заросли ив (*Salix caprea* L., *S. rorida* Laksch., *S. schwerinii* E. Wolf), а также заочкаренные осоково-разнотравно-вейниковые луга с ивой козьей (*S. caprea*) и лиственницей. Ранние исследования растительного покрова г. Облучье затрагивали распространение редких видов растений и адвентивный компонент флоры [24, 25].

Для достижения поставленной цели использовались картографический, геоинформационный и полевые методы исследования. Кроме инвентаризационных полевых работ источником информации о растительном покрове г. Облучье и его окрестностей выступили литературные данные [1, 15, 24, 25] и фондовые базы данных Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН (ИКАРП ДВО РАН), собранные Т.А. Рубцовой или под ее руководством.

Под термином «зеленые насаждения» в работе, согласно ГОСТ 28329-89 «Озеленение городов. Термины и определения» (от 10.11.1989 № 3336), понимается совокупность древесных, кустарниковых и травянистых растений на определенной территории, представленных как естественными, так и полуестественными сообществами. Они включают как природные экосистемы, так и искусственные сообщества. Часть зеленых насаждений, представленная древостоями, отнесена к древесной растительности.

Выявление, оценка и картирование зеленых насаждений проводились на основе мультиспек-

тральных данных Sentinel-2, доступ к которым предоставлен с помощью сайта открытого доступа EarthData [35]. Использовался снимок от 24 июля 2022 г. в период активной вегетации растений. Класс продукта – Level-2A с уже выполненной атмосферной коррекцией, что обеспечивает увеличение качества дешифровки снимка и репрезентативность результатов. Выбор данного продукта также обоснован тем, что красный (Red) и ближний инфракрасный (NIR) каналы имеют разрешение 10 м. Такая точность важна при проведении исследований для небольших по площади городов [38, 39]. Анализ зеленых насаждений проводился с использованием результатов расчета нормализованного относительного индекса растительности (NDVI) в геоинформационной системе QGIS 3.28. Индекс широко применяется в научных исследованиях и производственной деятельности. Его расчет основан на данных спектральных каналов Red и NIR:

$$NDVI = \frac{NIR - Red}{NIR + Red}$$

Для красного канала характерно максимальное поглощение солнечной радиации хлорофиллом, а для ближнего инфракрасного – максимум отражаемой солнечной энергии клеточной структурой листа. С помощью NDVI помимо простой фиксации факта присутствия растительности на территории оценивается состояние растительного покрова, его структура, разреженность (фрагментированность) застройкой и открытыми пространствами с искусственным покрытием [38]. Значения индекса изменяются от -1 до +1. Наличие растительности определяется положительными значениями NDVI. Выбор граничных значений индекса для классификации зеленых насаждений индивидуален для каждого города [33]. Значение NDVI 0,55 и более было установлено для выделения зеленых насаждений г. Облучье, 0,75 и более – для древесной растительности. Распределение зеленых насаждений по функциональным зонам г. Облучье оценивалось через отношение количества пикселей изображения с растительным покровом к их общему числу [14].

В качестве индикаторов устойчивого развития экспертами выбраны показатели, которые позволяют контролировать степень достижения целей сбалансированного развития сообществ, стран, регионов, городов. Полученные данные по зеленым насаждениям г. Облучья использовались для расчета и оценки ряда индикаторов устойчивого развития города [4, 5, 17, 23, 37]:

1. Уровень озеленения (%). Для оценки по-

казателя результаты расчетов были переведены в площадные единицы измерения (га). Согласно ГОСТ ИСО 37120-2020, индикатор используется для оценки вклада зеленых насаждений в выполнение задач по формированию благоприятной среды, сохранению биоразнообразия, а также улучшению качества жизни горожан. СНиП 2.07.01-89 «Градостроительство. Планировка и застройка городских и сельских поселений» его актуализированной версии СП 42.13330.2016 определяет, что доля озелененных территорий любой категории в пределах городской застройки должна составлять не менее 40%;

2. Площадь зеленых насаждений (га) на 100 тыс. жителей. В его расчете учитываются не только искусственные насаждения, но и участки с естественной и полустественной растительностью. Численность населения малых и средних городов в России менее 100 тыс. чел. В связи с этим дополнительное приведение этого показателя к 1 тыс. жителей сделает его более понятным при изучении и сравнении рассматриваемой категории населенных пунктов [10];

3. Доля озелененных территорий общего пользования в суммарной площади зеленых насаждений (%). Согласно ГОСТ 28329-89 «Озеленение городов. Термины и определения», к озелененным территориям общего пользования относятся озелененные территории, предназначенные для различных форм отдыха. Они включают лесопарки, парки, скверы, бульвары и городские леса. Данный индикатор характеризует представленность в городе зеленых насаждений, которые имеют некоторый уровень обустроенности, открыты и доступны жителям;

4. Процент площади городских земель, покрытых пологом деревьев. Использование этого индикатора более распространено за рубежом [37]. Он отражает экологическую роль деревьев в городском ландшафте (регулирование содержания поллютантов в атмосферном воздухе, формирование микроклимата и др.).

Расчеты и картирование проводились в программе Quantum GIS 3.28. Для пространственного анализа зеленых насаждений использовались функциональные зоны г. Облучье. Они представлены на карте функционального зонирования города, утвержденной решением Собрании депутатов от 01.07.2019 № 149 «Правила землепользования и застройки города Облучье Облученского городского поселения Облученского муниципального района Еврейской автономной области» (рис. 1) и положений Генерального плана г. Облучье [21].

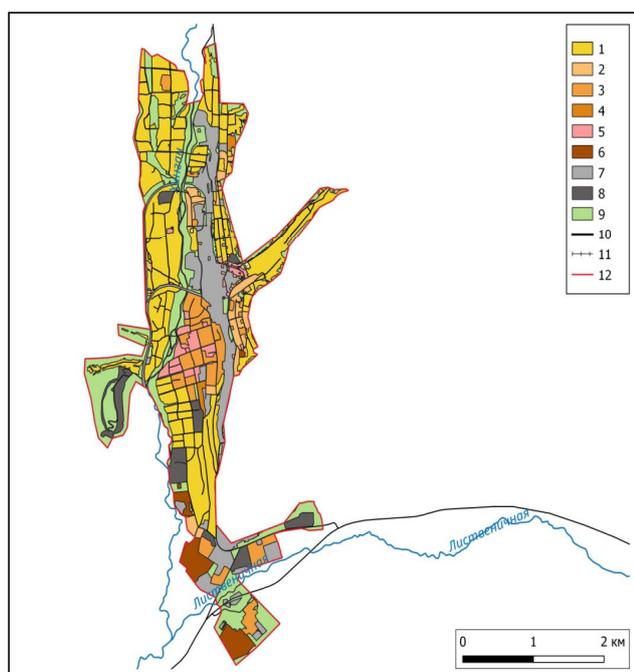


Рис. 1. Градостроительное зонирование г. Облучье

Цифрами на карте обозначены: 1–10 – функциональные зоны, а именно 1) индивидуальная жилая застройка, 2) малоэтажная жилая застройка, 3) многоэтажная жилая застройка, 4) смешанная жилая застройка; 5) центральные, общественно-деловые и коммерческие, 6) промышленные, 7) коммунальные, 8) специальные; 9) рекреационные; 10–11 – дороги: 10) автомобильные, 11) железные; 12 – граница города

Fig. 1. Urban planning in Obluchye

The numbers indicate, exactly: 1–10 – functional zones: 1) individual development, 2) low-rise development, 3) multi-storey development, 4) mixed residential development, 5) central, public-business and commercial, 6) industrial, 7) communal, 8) special, 9) recreational; 10–11 – roads: 10) highway, 11) railways; 12 – town boundary

Результаты

Характеристика значений NDVI для г. Облучье. Значения нормализованного вегетационного индекса в границах изучаемого города меняются от -0,1 до 1 (рис. 2).

Значения NDVI -0,10...0,19 характерны для участков с плотной многоэтажной застройкой, водных объектов, особенно неглубоких карьеров. На рис. 2 пиксели с такими значениями вегетацион-

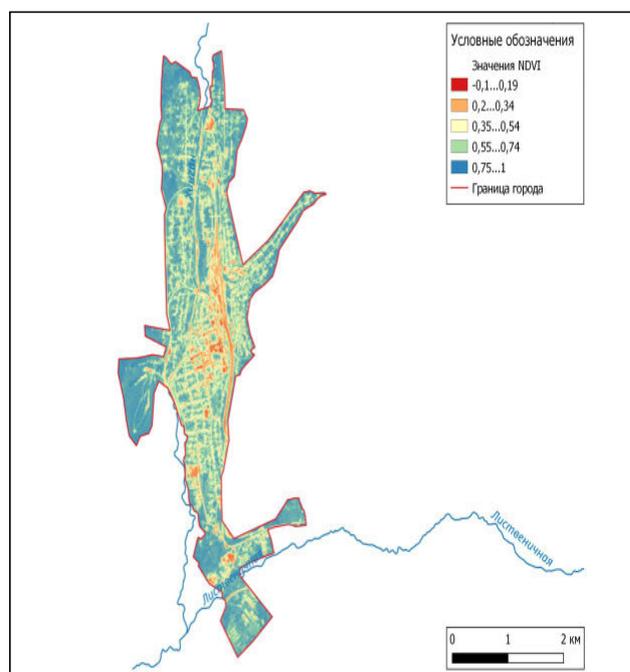


Рис. 2. Распределение значений NDVI на территории г. Облучье

Fig. 2. Distribution of NDVI values in the territory of Obluchye

ного индекса отмечены только для центральной части города с многоэтажной застройкой и пространствами с асфальтовым покрытием.

Значениями индекса 0,20...0,34 в границах Облучья отображаются территории, занятые мало- и многоэтажной жилой застройкой, железной дорогой, а также связанные с ней складские и производственные объекты. Кроме того, данными значениями NDVI на рис. 2 выделяются каменистая пойма и русло р. Хинган, покрытые щебнем пространства.

Значение вегетационного индекса 0,35...0,54 интерпретируется как дороги (особенно грунтовые), малоэтажная жилая застройка и ее уличная сеть, ЛЭП, горнолыжные трассы, русла рек.

NDVI со значениями 0,55...0,74 отражает преобладание вегетирующей растительности. Следовательно, значение 0,55 выбрано в работе граничным для выделения зеленых насаждений г. Облучье, расчета их площади и распределения по функциональным зонам города.

Зеленые насаждения представлены травянисто-кустарниковой растительностью на газонах, неблагоустроенных участках. Основную роль играют мятлики (*Poa annua* L., *P. compressa* L., *P. trivialis* L.), овсяница луговая (*Festuca pratensis*

Huds.), тимофеевка степная и луговая (*Phleum phleoides* (L.) Karst., *P. pratense* L.), коммелина обыкновенная (*Commelina communis* L.), ячмень гривастый (*Hordeum jubatum* L.), лапчатки (*Potentilla approximata* Bunge, *P. bifurca* L., *P. canescens* Bess., *P. intermedia* L.), клевер ползучий и луговой (*Amoria repens* (L.) C. Presl, *Trifolium pratense* L.), одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* Wigg.) и др. Также распространен ильм низкий (*Ulmus pumila* L.) в виде поросли.

Кроме искусственной растительности и пустырей значением вегетационного индекса 0,55...0,75 характеризуются луга, в том числе производные. По долинам рек и ручьев распространены осоково-разнотравно-вейниковые луга с ивой (*S. caprea*, *S. schwerinii*, *S. udensis* Trautv. et Mey.), лиственницей. В травостое доминируют вейник Лангсдорфа, осока придатконосная (*Carex appendiculata* (Trautv. et Mey.) Kuk.), кровохлебки (*Sanguisorba officinalis* L., *S. parviflora* (Maxim.) Takeda), лабазник дланевидный и др. Производные вейниковые луга на склонах, как отмечалось выше, характеризуются участием в травостое осок, лабазника дланевидного, полыни побегоносной, вероничника сибирского и других видов с порослью кустарников из лещины маньчжурской,

шиповника иглистого, рододендрона даурского, спиреи иволистной.

Значения NDVI 0,75...1,0 соответствуют древесным насаждениям. Они представлены лесной растительностью рекреационной зоны г. Облучье (осиново-белоберезовые леса), древесно-кустарниковыми зарослями вдоль русел рек и пойменными лесами из ивы Шверина, россистой, удской (*S. udensis* Trautv. et Mey.), тополя душистого (*Populus suaveolens* Fisch.), корянки земляничниколистной (*Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skvorts.) и других пород. В застроенной части города этими значениями индекса выделяются отдельно стоящие деревья и массивы. Видовой состав древесно-кустарниковых насаждений представлен тополем душистым и дрожащим, березой плосколистной, ильмом низким, ивой козьей и Шверина, а также ильмом японским (*Ulmus japonica* (Rehd.) Sarg.), яблоней ягодной (*Malus baccata* (L.) Borkh.), елью сибирской, сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и лиственницей Каяндера.

Распределение зеленых насаждений по функциональным зонам города. Значения уровня озеленения отдельных функциональных зон города представлены в табл.

Характеристика функциональных зон г. Облучье

Таблица

Table

Characteristics of the Obluchye functional zones

Зона	Состав	Площадь, га	Среднее значение NDVI	Средний уровень озеленения, %
Жилая	Застройка: индивидуальная малоэтажная многоэтажная смешанная	572,46	0,65 0,6 0,5 0,55	90,35 89,3 74,6 88,0
Центральная, общественно-деловая и коммерческая	Зона делового ядра городского центра. Административные, общественные организации, торговые объекты и некоторые объекты социальной инфраструктуры	43,73	0,5	70,71
Специальная	Объекты здравоохранения, спорта, образования, кладбищ, обороны и безопасности	155,03	0,6	78,54
Коммунальная	Транспортная и инженерная инфраструктура	197,34	0,55	80,95
Промышленная	Предприятия различного класса вредности	31,75	0,7	81,5
Рекреационная	Ландшафтно-рекреационные объекты (озелененные территории)	153,34	0,7	92,5

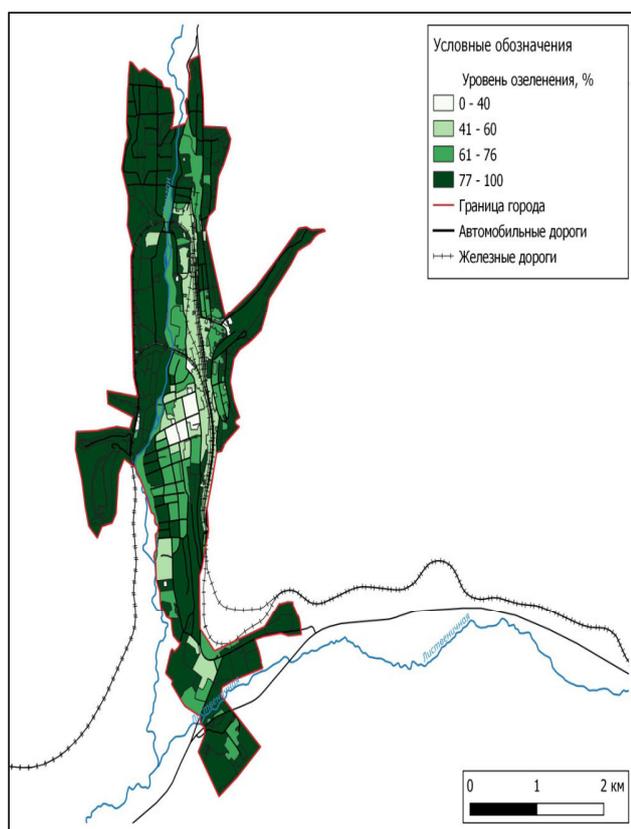


Рис. 3. Уровень озеленения участков функциональных зон г. Облучье

Fig. 3. Level of landscaping in the Obluchye functional zones

Все градостроительные зоны имеют высокие уровни озеленения. Однако по отдельным участкам зон г. Облучье значение этого показателя сильно меняется (рис. 3).

Низкий уровень озеленения (менее 40%) преимущественно характерен для участков зоны многоэтажной жилой застройки (61% от площади территорий анализируемого уровня озеленения), а также зоны центральной, общественно-деловой и коммерческой (8%). В целом площадь территорий данной категории в городе занимает всего 1% (11,85 га).

Средний уровень озеленения (41–60%) фрагментарно наблюдается на участках коммунальной (79% площади пространств с данным уровнем озеленения), многоэтажной жилой застройки (16%) и центральной, общественно-деловой и коммерческой (5%). Общая площадь пространств этого уровня озеленения составляет 7% от площади города (83 га).

Участки с *высоким уровнем* озеленения (61–76%) встречаются во всех функциональных зонах,

за исключением зоны смешанной жилой застройки и промышленной. Около 60% площади территорий данной категории озеленения приходится на участки специальной и коммунальной зоны. Далее расположились участки с многоэтажной жилой застройкой, для которых площадь данной категории составляет 12%, и рекреационных зон (8%). Оставшиеся 20% территории приходятся на выделены жилой индивидуальной и малоэтажной застройки, а также центральных, общественно-деловых и коммерческих зон. Общая площадь этих участков в г. Облучье составляет 95 га (8%).

Участки с *очень высоким* уровнем озеленения (77–100%) выявлены во всех функциональных зонах изучаемого города. В основном они характерны для рекреационной зоны (73% площади территорий с этой категорией озеленения) и индивидуальной жилой застройки (16%). В сумме они составляют 84% от общей площади города (900 га).

Пространственное распределение древесных насаждений в г. Облучье. Площадь города, занятая древесной растительностью, составляет 300 га (26% его территории). Кроме того, эти насаждения распределены по городу неравномерно. На рис. 4 прослеживается общая закономерность – с удалением от центральной части Облучья уровень озелененности древесными насаждениями увеличивается, достигая наиболее высоких показателей на границе города. В Quantum GIS с помощью встроенного алгоритма естественных границ Дженкса участки функциональных зон города по доле древесных насаждений в их площади были ранжированы в четыре группы.

На участках с *низким значением* доля площади древесных насаждений не превышает 13%. Они занимают 300 га (26% от площади города). В основном в данную группу входят участки коммунальной (28% от площади территории группы), а также зоны жилой застройки (совместно индивидуальной, мало- и многоэтажной) – 45%.

Участки со *средним уровнем* (14–36%) характерны для большинства функциональных зон, за исключением смешанной жилой застройки и специальной. Их площадь – 350 га (30% от площади г. Облучье). В основном участки, отнесенные к данной категории, отмечены для зон индивидуальной жилой застройки (55% от общей площади группы), коммунальной (21%) и рекреационной (14%).

Высоким уровнем представленности древесных насаждений со значениями от 37 до 68% оцениваются участки, которые есть почти во всех

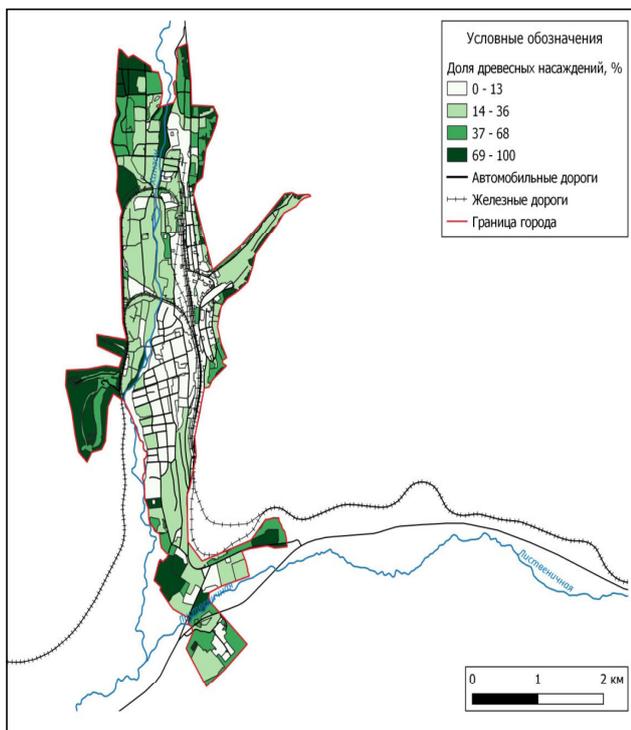


Рис. 4. Доля древесных насаждений на участках функциональных зон г. Облучье

Fig. 4. Tree plantations proportion in the Obluchye functional zones

функциональных зонах г. Облучье за исключением центральной, общественно-деловой и коммерческой. Высокие значения на этих территориях связаны с распространением естественной лесной растительности. Общая площадь участков данной категории составляет 150 га (13% от территории города).

Очень высоким уровнем оцениваются участки функциональных зон, где древесные насаждения преобладают по площади (60–100%). Они занимают 385 га (31%) территории города и сосредоточены в рекреационной функциональной зоне (96% площади данной категории). Остальные 4% приходятся на участки зон индивидуальной и многоэтажной жилой застройки, коммунальной, промышленной и специальной. Для данной категории представленности древесных насаждений характерно преобладание естественной лесной растительности.

Оценка индикаторов устойчивого развития г. Облучье. На основе дистанционных данных по зеленым насаждениям города был выполнен расчет ряда индикаторов устойчивого развития города.

1. *Уровень озеленения.* Общая площадь зеленых насаждений изучаемого города составляет 745 га, в черте городской застройки – 490 га; общая площадь города (в пределах городской черты по карте градостроительного зонирования) – 1153,65 га, застроенной территории – 917 га. Таким образом, в границах городской черты г. Облучье уровень озеленения составляет 65%. В пределах городской застройки значение показателя снижается до 53%. Согласно СНиП 2.07.01.89 «Градостроительство. Планировка и застройка городских и сельских поселений», а также в его актуализированной версии СП 42.13330.2016 уровень озеленения г. Облучье выше нормы (более 40%).

2. *Площадь зеленых насаждений на 100 тыс. жителей.* Учитывая данные численности населения г. Облучье, на 100 тыс. жителей приходится 10 372 га зеленых насаждений или 104 га/тыс. чел. В границах городской застройки значение данного показателя составляет 6822 га/100 тыс. жителей (68 га/тыс. чел.). Законодательно установленные нормы для оценки этого показателя отсутствуют. Полученные данные за 2022 г. в перспективе могут быть использованы для анализа изменения его значений с определенной периодичностью.

Для сравнения отметим, что в административных границах г. Облучье значение этого индикатора ниже, чем в г. Биробиджане (104 и 130 га/тыс. жителей соответственно). Объяснение связано, на наш взгляд, с тем, что для обоих городов существенное значение в обеспеченности зелеными насаждениями имеет естественная растительность, основные площади которой расположены в природно-рекреационных зонах. В г. Облучье доля данной функциональной зоны от общей площади города составляет 13%, а в г. Биробиджане – 77%.

В пределах городской застройки площадь зеленых насаждений г. Облучье, в сравнении с г. Биробиджаном, существенно выше – 68 и 13 га/тыс. чел. соответственно. Предположительно, такое различие объясняется более высоким уровнем озелененности центральной, общественно-деловой и коммерческой, промышленной, специальной и коммунальной зон в г. Облучье, чем в г. Биробиджане. Кроме того, важным фактором является различие в плотности населения городов, приведенной к площади застроенной территории. В г. Облучье значение этого показателя соответствует 8 чел./га, в г. Биробиджане – 15 чел./га.

3. *Доля озелененных территорий общего пользования в суммарной площади зеленых насаждений.* К озелененным территориям общего

пользования относятся озелененные территории, предназначенные для различных форм отдыха. Информация о парках, скверах, бульварах и аллеях, которые относятся к данному типу зеленых насаждений, взята с карты градостроительного зонирования г. Облучье. Их общая площадь составляет 11,5 га – 1,6% от суммарной площади зеленых насаждений города. Озелененные территории рассматриваемого типа в основном сосредоточены в центре города (7,45 га). Значение рассматриваемого индикатора в 1,6% очень низкое. Например, в малом по численности населения городе Апатиты (55,7 тыс. чел. на 2018 г.) Мурманской области доля озелененных территорий общего пользования в суммарной площади зеленых насаждений достигает 50%, в г. Биробиджане – более 70% [10, 18, 26]. Однако, согласно исследованиям [18], посещаемость озелененных территорий общего пользования в малых городах невелика. Ежедневно в них бывает только 2,5–5% жителей города, из которых 30–60% – это транзитные посетители. Одной из причин является доступность для отдыха зеленых насаждений пригорода.

4. *Процент городских земель, покрытых пологом древесных насаждений.* Площадь городской территории, занятой древесной растительностью (при значении NDVI 0,75 и более), в Облучье составляет 300 га (26% от площади города). В пределах городской застройки значение этого индикатора снижается до 140 га (12%). В г. Биробиджане данные значения выше – 38% и 20% соответственно.

В РФ используется сходный показатель «Доля площади лесного покрова в общей площади территории города», в расчете которого не учитываются рядовые древесные посадки и одиночно произрастающие деревья в черте города [5]. Для г. Облучье значение этого показателя составляет 160 га (14% от площади города). Значение этого показателя схоже с данными по другим малым и средним городам России. Например, в г. Рузаевка (Республика Мордовия) древесная растительность занимает 16% от площади города [32], в г. Саров (Нижегородская область) – 17% [8], в г. Усолье-Сибирское (Иркутская область) – 18% [27]. В то же время в нашей стране есть города с более высокими значениями оцениваемого индикатора. В г. Дубна и г. Балашиха (Московская область) – 27 и 40% соответственно [6, 22], в г. Биробиджане – 30% [10].

Заключение

С использованием результатов расчета нормализованного относительного индекса рас-

тительности выполнен анализ распределения зеленых насаждений и оценка части индикаторов устойчивого развития г. Облучье Еврейской автономной области. По мультиспектральным данным Sentinel-2 летом 2022 г. значение NDVI 0,35 и более было установлено для выделения зеленых насаждений г. Облучье, 0,75 и более – для древесной растительности. С NDVI в диапазоне 0,55...0,74 выделяются травянисто-кустарниковая растительность на газонах, неблагоустроенных участках, а также естественные и производные луга. Значениями NDVI 0,75 и более на снимке определяются лесная растительность рекреационной зоны г. Облучье, древесно-кустарниковые заросли вдоль русел рек и пойменные леса, древесные массивы в застроенной части города.

Распределение зеленых насаждений по участкам функциональных зон в городе неравномерное. Территории с высоким и очень высоким уровнем озеленения приурочены к периферии г. Облучье и соответствуют зонам рекреационной и жилой застройки. Древесные насаждения в большинстве случаев расположены в рекреационной зоне, преимущественно за пределами городской застройки. Однако все градостроительные зоны имеют высокие значения среднего уровня озеленения (от 71 до 93%).

Расчет индикаторов устойчивого развития, отражающих обеспеченность малого города Облучье зелеными насаждениями, показывает, что уровень озеленения заметно превышает установленные нормы. Площадь зеленых насаждений в границах городской застройки на 100 тыс. жителей в пять раз выше, чем в административном центре Еврейской автономной области г. Биробиджане. С другой стороны, доля озелененных территорий общего пользования в суммарной площади зеленых насаждений г. Облучье очень низка – всего 1,6%. По площадному показателю около 75% благоустроенных озелененных территорий общего пользования Облучья располагается в центральной части городской застройки в пределах зоны многоэтажной жилой застройки. Остальные 25% сосредоточены в южной части города. В северной части (зона индивидуальной жилой застройки) озелененные территории общего пользования, предназначенные для отдыха населения, отсутствуют. Древесные насаждения, расположенные преимущественно за пределами городской застройки, в основном представляют собой естественную лесную растительность. Они доступны местному населению для рекреационной деятельности, но не обеспечивают комфортные и

безопасные условия для отдыха. Следовательно, задачи формирования благоприятной городской среды г. Облучье в рамках устойчивого развития должны быть ориентированы на качественное совершенствование зеленой инфраструктуры, с учетом среди прочих факторов выявленной пространственной неоднородности распределения зеленых насаждений в городе и востребованности для отдыха естественной лесной растительности пригорода.

Данную работу можно считать началом мониторинга современного состояния растительного покрова на территории малых и средних городов юга Дальнего Востока.

ЛИТЕРАТУРА:

1. Белая Г.А. Конспект флоры сосудистых растений Еврейской автономной области / Г.А. Белая, В.Л. Морозов. Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН, 1995. 205 с.
2. Бреславский А.С. Городское население Еврейской автономной области в исторической динамике конца 1980-х – 2010-х годов // Крестьяноведение. 2022. Т. 7, № 3. С. 151–173. DOI: 10.22394/2500-1809-2022-7-3-151-173.
3. Глаголев В.А., Коган Р.М. Проектирование геоинформационной системы прогноза возникновения и распространения травяных пожаров // Региональные проблемы. 2016. Т. 19, № 2. С. 47–53.
4. ГОСТ Р ИСО 37120-2020. Устойчивое развитие сообщества. Показатели городских услуг и качества жизни. М.: Стандартинформ, 2020. 118 с.
5. ГОСТ Р ИСО 37123-2023. Устойчивое развитие сообществ. Показатели для адаптивных городов. М.: Российский институт стандартизации, 2023. 78 с.
6. Дейнега Е.А., Жмылев П.Ю. Озеленение г. Дубна: общая оценка // Евразийский союз ученых. 2015. № 4–10 (13). С. 14–16.
7. Ерзин И.В., Рузумовский Ю.В. О функциях системы озелененных и природных территорий: терминология и классификация // Лесной вестник. 2018. Т. 22, № 4. С. 59–67. DOI: 10.18698/2542-1468-2018-4-59-67.
8. Ермохин А.А. Оценка экологического каркаса города Сарова // Globus. 2020. № 6 (52). С. 5–8.
9. Ерошенко Ф.В., Лапенко Н.Г., Сторчак И.Г., Бильдиева Е.А., Костицын Р.Д., Старостин М.А. Оценка природных растительных сообществ с использованием данных дистанционного зондирования Земли в условиях степей Ставропольского края // Инженерные технологии и системы. 2022. Т. 32, № 3. С. 390–409. DOI: 10.15507/2658-4123.032.202203.390-409.
10. Жучков Д.В., Фетисов Д.М. Оценка индикаторов устойчивого развития города Биробиджана: озелененные пространства // Региональные проблемы. 2023. Т. 26, № 2. С. 23–36. DOI: 10.31433/2618-9593-2022-26-2-23-36.
11. Жучков Д.В., Фетисов Д.М., Макаренко В.П. Функции зеленых насаждений городов в обеспечении целей устойчивого развития // Вестник Приамурского государственного университета им. Шолом-Алейхема. 2023. № 2 (51). С. 38–60. DOI: 10.24412/2227-1384-2023-251-38-60.
12. Зубарев В.А. Изменение некоторых агрофизических свойств залежных осушенных бурых горно-лесных почв в Еврейской автономной области // Вестник Дальневосточного отделения Российской академии наук. 2023. № 2 (228). С. 100–109. DOI: 10/37102/0869-7698_2023_228_02_8.
13. Калманова В.Б. Город как урбогеосистема // Региональные проблемы. 2009. № 12. С. 26–28.
14. Кравчук Л.А., Яновский А.А., Баженова Н.М., Лац А.Ч. Дифференцированная оценка зеленой инфраструктуры г. Минска с использованием данных дистанционного зондирования Земли // Природопользование. 2019. № 2. С. 152–167.
15. Куренцова Г.Э. Очерк растительности Еврейской автономной области. Владивосток: Кн. изд-во, 1967. 63 с.
16. Макаренко В.П., Фетисов Д.М., Жучков Д.В. Изучение растительного покрова малых и средних городов России: современное состояние // Региональные проблемы. 2022. Т. 25, № 1. С. 3–15. DOI: 10.31433/2618-9593-2022-25-1-3-15.
17. Методика формирования индекса качества городской среды: распоряжение Правительства РФ от 23 марта 2019 № 510-р. URL: <http://static.government.ru/media/files/wbRiqrDYKeKbPh9FzCHUwWoturf2Ud0G.pdf> (дата обращения: 20.01.2024).
18. Мингалева Т.А., Горячева А.А., Мингалева Е.И., Мингалева А.И. Социальные и экологические функции общественных парков малого города в условиях Севера (на примере г. Апатиты Мурманской области) // Труды Кольского научного центра РАН. 2020. № 2–8. С. 179–195. DOI: 10.37614/2307-5252.2020.2.8.019.
19. Морозова Г.Ю., Дебелая И.Д. Анализ проблем озеленения современного города (на примере

- Хабаровска) // Вестник Дальневосточного отделения Российской академии наук. 2018. № 4 (200). С. 38–48.
20. Морозова Г.Ю., Дебелая И.Д. Зеленая инфраструктура как фактор обеспечения устойчивого развития Хабаровска // Экономика региона. 2018. Т. 14, №. 2. С. 562–574. DOI: 10.17059/2018-2-18.
 21. Облученское городское поселение. Генеральные планы. URL: <https://obluchye.eao.ru/about/architecture/gradostroitelstvo/generalnye-plany/> (дата обращения: 21.01.2024).
 22. Подрубный Д.Г., Широкова В.А. Геоэкологические особенности зеленой инфраструктуры (на примере городского округа Балашиха Московской области) // Международный сельскохозяйственный журнал. 2022. № 6 (390). С. 569–572. DOI: 10.55186/25876740_2022_65_6_569.
 23. Руководство по определению первоочередных направлений развития городской среды с помощью индекса качества городской среды. URL: https://niisf.org/images/easyblog_articles/703/rukovodstvo_IQ.pdf (дата обращения: 20.01.2024).
 24. Рубцова Т.А., Антонова Л.А. Адвентивный компонент флоры Еврейской автономной области: современный список видов, дополнения // Региональные проблемы. 2020. Т. 23, № 2. С. 12–22. DOI: 10.31433/2618-9593-2020-23-2-12-22.
 25. Рубцова Т.А. Флора Еврейской автономной области. Хабаровск: Антар, 2017. 241 с.
 26. Святковская Е.А. Формирование садово-парковых ландшафтов в городах Кольского Севера. Апатиты: КНЦ РАН, 2007. 102 с.
 27. Соколова О.Е. Состояние и привлекательность некоторых объектов озеленения г. Усоля-Сибирского // Известия Иркутского государственного университета. Серия: Науки о Земле. 2017. Т. 20. С. 91–105.
 28. Третьякова А.С., Баранова О.Г., Сенатор С.А., Панасенков Н.Н., Суткин А.В., Алихаджиев М.Х. Урабанофлористика в России: современное состояние и перспективы // Turczaninowia. 2021. Т. 24, №. 1. С. 125–144. DOI: 10.24855/biosfera.v13i4.648.
 29. Фетисов Д.М., Комарова Т.М., Калинина И.В., Мищук С.Н. Типология муниципальных образований Еврейской автономной области в результате реализации инвестиционных продуктов // Региональные проблемы. 2020. Т. 23, №. 1. С. 23–32. DOI: 10.31433/2618-9593-2020-23-1-23-32.
 30. Цели в области устойчивого развития. URL: <https://www.un.org/sustainabledevelopment/russian/cities/> (дата обращения: 20.01.2024).
 31. Численность населения Российской Федерации по муниципальным образованиям. URL: <https://rosstat.gov.ru/compendium/document/13282> (дата обращения: 22.01.2024).
 32. Шабайкина В.А., Ларина А.В., Саулин В.А. Оценка состояния системы озеленения г. Рузаевка с использованием многозональных космических снимков // Вектор ГеоНаук. 2020. Т. 3, № 3. С. 96–105.
 33. Bhandaria A.K., Kumara A., Singh G.K. Feature extraction using normalized difference vegetation index (NDVI): A case study of Jabalpur City // Procedia Technology. 2012. N 6. P. 612–621. DOI: 10/1016/j.protcy.2012.10.074.
 34. Chen P.A., Hsu H.W., Zou M.L., Lin W.Y., Wu C.D., Chen Y.M. Effect of urban green spaces on parental sleep quality in the two year after childbirth // European journal of public health. 2023. Vol. 33. P. ii464. DOI: 10.1093/eurpub/ckad160.1164.
 35. EarthData. URL: <https://urs.earthdata.nasa.gov/> (дата обращения: 03.01.2024).
 36. Forman R.T.T. Urban ecology: science of cities. Cambridge University Press, 2014. 480 p.
 37. ISO 37123:2019. Sustainable cities and communities – Indicators for resilient cities. URL: <https://www.iso.org/standard/70428.html> (дата обращения: 10.01.2024).
 38. Kuc G., Chormanskj J. Sentinel-2 imagery for mapping and monitoring imperviousness in urban areas // The International Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences. 2019. Vol. XLII-1/W2. P. 43–47. DOI: 10.5194/isprs-archives-XLII-1-W2-43-2019.
 39. Stamford J.D., Violet-Chabrand S., Cameron I. et al. Development of an accurate low cost NDVI imaging system for assessing plant health // Plant Methods. 2023. Vol. 19, N 9. DOI: 10.1186/s13007-023-00981-8.

REFERENCE:

1. Belaya G.A. *Konspekt flory sosudistyykh rastenii Evreiskoi avtonomnoi oblasti* (Synopsis of the flora of vascular plants of the Jewish Autonomous Region), G.A. Belaya, V.L. Morozov. Birobidzhan. ICARP FEB RAS, 1995. 205 p. (In Russ.).
2. Breslavskii A.S. The urban population of the Jewish Autonomous Region in the historical dynamics of the late 1980s – 2010s. *Krest'yanovedenie*,

- 2022, vol. 7, no. 3, pp. 151–173. (In Russ.). DOI: 10.22394/2500-1809-2022-7-3-151-173.
3. Glagolev V.A., Kogan R.M. Designing a geoinformation system for forecasting the occurrence and spread of grass fires. *Regional'nye problemy*, 2016, vol. 19, no. 2, pp. 47–53. (In Russ.).
 4. GOST R ISO 37120-2020. *Ustoichivoe razvitiye soobshchestva. Pokazateli gorodskikh uslug i kachestva zhizni* (GOST R ISO 37120-2020. Sustainable community development. Indicators of urban services and quality of life). Moscow: Standartinform Publ., 2020. 118 p. (In Russ.).
 5. GOST R ISO 37123-2023. *Ustoichivoe razvitiye soobshchestv. Pokazateli dlya adaptivnykh gorodov* (GOST R ISO 37123-2023. Sustainable community development. Indicators for adaptive cities). Moscow: Russian Standardization Institute, 2023. 78 p. (In Russ.).
 6. Deinega E.A., Zhmylev P.Yu. Landscaping Dubna: a general assessment. *Evrasiiskii soyuz uchenykh*, 2015, no. 4–10 (13), pp. 14–16. (In Russ.).
 7. Erzin I.V., Ruzumovskii Yu.V. About the functions of the system of green and natural areas: terminology and classification. *Lesnoi vestnik*, 2018, vol. 22, no. 4, pp. 59–67. (In Russ.). DOI: 10.18698/2542-1468-2018-4-59-67.
 8. Ermokhin A.A. Assessment of the ecological framework of the city of Sarov. *Globus*, 2020, no. 6 (52), pp. 5–8. (In Russ.).
 9. Eroshenko F.V., Lapenko N.G., Storchak I.G., Bil'dieva E.A., Kostitsyn R.D., Starostin M.A. Assessment of natural plant communities using Earth remote sensing data in the steppes of the Stavropol Territory. *Inzhenernye tekhnologii i sistemy*, 2022, vol. 32, no. 3, pp. 390–409. (In Russ.). DOI: 10.15507/2658-4123.032.202203.390-409.
 10. Zhuchkov D.V., Fetisov D.M. Assessment of indicators of sustainable development of the city of Birobidzhan: green spaces. *Regional'nye problemy*, 2023, vol. 26, no. 2, pp. 23–36. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2022-26-2-23-36.
 11. Zhuchkov D.V., Fetisov D.M., Makarenko V.P. Functions of urban green spaces in ensuring sustainable development goals. *Vestnik Primorskogo gosudarstvennogo universiteta im. Sholom-Aleikhema*, 2023, no. 2 (51), pp. 38–60. (In Russ.). DOI: 10.24412/2227-1384-2023-251-38-60.
 12. Zubarev V.A. Changes in some agrophysical properties of fallow drained brown mountain forest soils in the Jewish Autonomous Region. *Vestnik Dal'nevostochnogo otdeleniya Rossiiskoi akademii nauk*, 2023, no. 2 (228), pp. 100–109. (In Russ.). DOI: 10/37102/0869-7698_2023_228_02_8.
 13. Kalmanova V.B. The city as an urban geosystem. *Regional'nye problemy*, 2009, no. 12, pp. 26–28. (In Russ.).
 14. Kravchuk L.A., Yanovsky A.A., Bazhenova N.M., Lats A.C. Differentiated assessment of the green infrastructure of Minsk using Earth remote sensing data. *Prirodopol'zovanie*, 2019, no. 2, pp. 152–167. (In Russ.).
 15. Kurentsova G.E. *Ocherk rastitel'nosti Evreiskoi avtonomnoi oblasti* (An outline of the vegetation of the Jewish Autonomous Region). Vladivostok: Book Publishing House, 1967. 63 p. (In Russ.).
 16. Makarenko V.P., Fetisov D.M., Zhuchkov D.V. Study of vegetation cover of small and medium-sized cities of Russia: the current state. *Regional'nye problemy*, 2022, vol. 25, no. 1, pp. 3–15. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2022-25-1-3-15.
 17. *Metodika formirovaniya indeksa kachestva gorodskoi sredy: rasporyazhenie Pravitel'stva RF ot 23 marta 2019 № 510-r*. (Methodology for the formation of the urban environment quality index: Decree of the Government of the Russian Federation dated March 23, 2019 no. 510-R.). Available at: <http://static.government.ru/media/files/wbRiqrDYKeKbPh9FzCHUwWoturf2Ud0G.pdf> (accessed: 20.01.2024). (In Russ.).
 18. Mingaleva T.A., Goryacheva A.A., Mingaleva E.I., Mingalev A.I. Social and ecological functions of public parks of a small city in the conditions of the North (on the example of Apatity, Murmansk region). *Trudy Kol'skogo nauchnogo centra RAN*, 2020, no. 2–8, pp. 179–195. (In Russ.). DOI: 10.37614/2307-5252.2020.2.8.019.
 19. Morozova G.Y., Debelaya I.D. Analysis of the problems of greening a modern city (on the example of Khabarovsk). *Vestnik Dal'nevostochnogo otdeleniya Rossiiskoi akademii nauk*, 2018, no. 4 (200), pp. 38–48. (In Russ.).
 20. Morozova G.Y., Debelaya I.D. Green infrastructure as a factor in ensuring the sustainable development of Khabarovsk. *Ekonomika regiona*, 2018, vol. 14, no. 2, pp. 562–574. (In Russ.). DOI: 10.17059/2018-2-18.
 21. *Obluchenskoe gorodskoe poselenie. General'nye plany* (The Irradiated urban settlement. Master plans). Available at: <https://obluchye.eao.ru/about/architecture/gradostroitelstvo/generalnye-plany/> (accessed: 21.01.2024). (In Russ.).
 22. Poddubny D.G., Shirokova V.A. Geoecological

- features of green infrastructure (on the example of the Balashikha urban district of the Moscow region). *Mezhdunarodnyi sel'skokhozyaistvennyi zhurnal*, 2022, no. 6 (390), pp. 569–572. (In Russ.). DOI: 10.55186/25876740_2022_65_6_569.
23. *Rukovodstvo po opredeleniyu pervoocherednykh napravlenii razvitiya gorodskoi sredy s pomoshch'yu indeksa kachestva gorodskoi sredy* (Guidelines for determining the priority directions of urban environment development using the Urban Environment Quality Index). Available at: https://niisf.org/images/easyblog_articles/703/rukovodstvo_IQ.pdf (accessed: 20.01.2024). (In Russ.).
 24. Rubtsova T.A., Antonova L.A. The adventitious component of the flora of the Jewish Autonomous Region: a modern list of species, additions. *Regional'nye problemy*, 2020, vol. 23, no. 2, pp. 12–22. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2020-23-2-12-22.
 25. Rubtsova T.A. *Flora Evreiskoi avtonomnoi oblasti* (Flora of the Jewish Autonomous Region). Khabarovsk: Antar Publ., 2017. 241 p. (In Russ.).
 26. Svyatkovskaya E.A. *Formirovanie sadovo-parkovykh landshaftov v gorodakh Kol'skogo Severa* (The formation of landscape gardening in the cities of the Kola North). Apatity: KSC RAS, 2007. 102 p. (In Russ.).
 27. Sokolova O.E. The state and attractiveness of some landscaping facilities in Usolya-Sibirsky. *Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Nauki o Zemle*, 2017, vol. 20, pp. 91–105. (In Russ.).
 28. Tretyakova A.S., Baranova O.G., Senator S.A. Urban floristics in Russia: the current state and prospects. *Turczaninowia*, 2021, vol. 24, no. 1, pp. 125–144. (In Russ.). DOI: 10.14258/turczaninowia.24.1.15.
 29. Fetisov D.M., Komarova T.M., Kalinina I.V., Mishchuk S.N. Typology of municipalities of the Jewish Autonomous Region as a result of the implementation of investment products. *Regional'nye problemy*, 2020, vol. 23, no. 1, pp. 23–32. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2020-23-1-23-32.
 30. *Tseli v oblasti ustoichivogo razvitiya* (Sustainable Development Goals). Available at: <https://www.un.org/sustainabledevelopment/ru/cities/> (accessed: 20.01.2024). (In Russ.).
 31. *Chislennost' naseleniya Rossiiskoi Federatsii po munitsipal'nym obrazovaniyam* (The population of the Russian Federation by municipality). Available at: <https://rosstat.gov.ru/compendium/document/13282> (accessed: 22.01.2024). (In Russ.).
 32. Shabaikina V.A., Larina A.V., Saulin V.A. Assessment of the state of the greening system of Ruzaevka using multi-zone satellite images. *Vektor GeoNauk*, 2020, vol. 3, no. 3, pp. 96–105. (In Russ.).
 33. Bhandaria A.K., Kumara A., Singh G.K. Feature extraction using normalized difference vegetation index (NDVI): A case study of Jabalpur City. *Procedia Technology*, 2012, no. 6, pp. 612–621. DOI: 10/1016/j.protcy.2012.10.074.
 34. Chen P.A., Hsu H.W., Zou M.L., Lin W.Y., Wu C.D., Chen Y.M. Effect of urban green spaces on parental sleep quality in the two year after childbirth. *European journal of public health*, 2023, vol. 33, pp. ii464. DOI: 10.1093/eurpub/ckad160.1164.
 35. *EarthData*. Available at: <https://urs.earthdata.nasa.gov/> (accessed: 03.01.2024).
 36. Forman R.T.T. *Urban ecology: science of cities*. Cambridge University Press, 2014. 480 p.
 37. *ISO 37123:2019. Sustainable cities and communities – Indicators for resilient cities*. Available at: <https://www.iso.org/standard/70428.html> (accessed: 10.01.2024).
 38. Kuc G., Chormanskj J. Sentinel-2 imagery for mapping and monitoring imperviousness in urban areas. *The International Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences*, 2019, vol. XLII-1/W2, pp. 43–47. DOI: 10.5194/isprs-archives-XLII-1-W2-43-2019.
 39. Stamford J.D., Violet-Chabrand S., Cameron I. et al. Development of an accurate low cost NDVI imaging system for assessing plant health. *Plant Methods*, 2023, vol. 19, N 9. DOI: 10.1186/s13007-023-00981-8.

ASSESSMENT OF THE VEGETATION COVER MODERN STATE AT OBLUCHYE BY USING MULTISPECTRAL DATA

D.V. Zhuchkov, D.M. Fetisov

A sustainable development of regional towns and small settlements demands the urban modern landscape infrastructure study and assessment. For this purpose, geoinformation systems and remote sensing data are widespread used. The aim of the study was to analyze the green spaces in the small town of Obluchye (Jewish Autonomous region) using multispectral data with an assessment of indicators of the town sustainable development. The sources of information were as follows: Sentinel-2A multispectral products, the Rules of land use and development for Obluchye, field research materials, ICARP FEB RAS stock materials, special literature. The identification and analysis of green spaces distribution in Obluchye are based on calculation results of the normalized vegetation index (NDVI). It is stated that the NDVI value of 0.55 or more is the boundary value for the allocation of green spaces in Obluchye; 0.75 or more - for woody vegetation. The NDVI boundary value of 0.55..0.74 is for herbaceous and shrubby vegetation on lawns, unsettled areas, as well as for natural and produced meadows. The NDVI values of 0.75 or more in the image determine the forest vegetation of the Obluchye recreation zone, tree and shrub thickets along riverbeds and floodplain forests, and woodlands in the town built-up zone.

The green spaces distribution across the town functional zones is uneven. The high and very high landscaping areas are characteristic of the Obluchye periphery and correspond to the zones of recreational and residential development. In most cases, tree plantations are located in a recreational area, mainly outside the town. However, all urban development zones have high values of landscaping average level (from 71 to 93%).

The calculated indicators of sustainable development in Obluchye show, on the one hand, a significant exceeding level of landscaping (53%), as compared to the established norms (at least 40%). On the other hand, the share of green areas of common use in the total area of green spaces in Obluchye is very low – only 1.6%. Thus, there is a need in a qualitative improvement of green infrastructure in the town of Obluchye.

Keywords: *vegetation cover, green spaces, indicators, sustainable development, town, multispectral data, normalized difference vegetation index.*

Reference: Zhuchkov D.V., Fetisov D.M. Assessment of the vegetation cover modern state at Obluchye by using multispectral data. *Regional'nye problemy*, 2024, vol. 27, no. 1, pp. 112–124. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2024-27-1-112-124.

Поступила в редакцию 29.01.2024

Принята к публикации 22.03.2024

ЭКОНОМИКА

Научная статья
УДК 338.48(571.621)

ТУРИСТИЧЕСКАЯ ПРИВЛЕКАТЕЛЬНОСТЬ КАК ФАКТОР ДИВЕРСИФИКАЦИИ ЭКОНОМИКИ ЕВРЕЙСКОЙ АВТОНОМНОЙ ОБЛАСТИ

В.С. Гуревич

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
ул. Шолом-Алейхема 4, г. Биробиджан, 679016,
e-mail: gurevichv.48@mail.ru, <https://orcid.org/0009-0005-1512-1459>

Туристическая привлекательность – это оценка потенциальными туристами возможности региона удовлетворить их потребности. Еврейская автономная область – специфический район, непохожий на другие и потому привлекательный для туристов. Для того чтобы глубже представить, что же привлекает туристов, приезжающих в Еврейскую автономную область кроме ее названия, необходимо себя поставить на место людей, которые что-то слышали, что-то читали об автономии, но не бывали в ней и желают получить более полную информацию об этом регионе. В настоящей статье автор раскрывает туристический потенциал области, делится с потенциальными экскурсоводами интересными фактами из истории создания автономии, появления ее отдельных объектов, проблемами и задачами по созданию еще большей привлекательности.

Привлекательность Еврейской автономной области кроется в ее самобытной истории, разнообразных природных ресурсах, в том числе редких и с большими запасами полезных ископаемых, термальных минеральных лечебных источниках, фантастических пейзажах. Без сомнения, туристов привлекает культура народов, проживающих на ее территории, и в первую очередь еврейская культура.

Ключевые слова: Еврейская автономная область, туристическая привлекательность, природные ресурсы, достопримечательности.

Образец цитирования: Гуревич В.С. Туристическая привлекательность как фактор диверсификации экономики Еврейской автономной области // Региональные проблемы. 2024. Т. 27, № 1. С. 125–128. DOI: 10.31433/2618-9593-2024-27-1-112-115.

Изучение и внедрение диверсификации экономики, а именно создание туристической привлекательности, стало одним из направлений деятельности научно-просветительского центра ИКАРП ДВО РАН, общественной организации «Наследие ЕАО».

При этом особое внимание уделяется необходимости широкого информирования потенциальных туристов о Еврейской автономной области, ее культуре и традициях, экономическом потенциале, истории и перспективах развития. Все это и много другой полезной для экскурсоводов, жителей и гостей области информации размещено на общедоступном сайте «Историческое и культурное наследие ЕАО» (nasledie-eao.ru), который регулярно пополняется новыми материалами.

Кроме того, много интересного об области жители и гости автономии могут узнать в издаваемых при поддержке президентских и региональных грантов литературе, путеводителях, на размещаемых на объектах Биробиджана информационных стендах и указателях.

Для того чтобы больше узнали об области, о том, что здесь добывают и отправляют потребителям ежедневно более 8 тысяч тонн концентрата железной руды [4], что здесь на единственном предприятии на Дальнем Востоке производят обувь и, кстати, в ближайшее время увеличат ее производство в несколько раз, что здесь сохраняют, поддерживают и развивают еврейскую культуру и культуру народов, проживающих в автономии, ИКАРП ДВО РАН совместно с журналистами

газеты «Биробиджанер штерн», просто неравнодушными земляками активно занимаются изданием и распространением литературы об области, переводами с идиша на русский литературных произведений, связанных с историей автономии.

Вышел очередной номер литературно-публицистического альманаха «Биробиджан», в котором свои произведения опубликовали местные и из других регионов авторы [3]. И сегодня он стал уже библиографической редкостью. Готовится следующий альманах, который будет посвящен 90-летию образования ЕАО.

Выполнен перевод с идиша на русский язык повести Бориса Миллера «Он из Биробиджана». Это одно из произведений Миллера, в период борьбы с еврейским космополитизмом осужденного на десять лет лагерей. Читатель имеет возможность познакомиться с этой повестью, которая размещена на сайте общественной организации. Одним из самодеятельных театров области планируется постановка спектакля на сцене.

Что-же еще, по нашему мнению, необходимо сделать для создания большей туристической привлекательности области?

Выделим несколько направлений, по которым следовало бы нам вместе с областными и муниципальными органами поработать.

Во-первых, нужна подготовка гидов – людей, которые со знанием и с интересом могли бы рассказать об области, ее истории, предприятиях и организациях, людях, внесших достойный вклад в развитие автономии, и просто ее интересных объектах. И заняться этим должен в первую очередь соответствующий отдел при департаменте экономики правительства области. Мы уже не раз предлагали не просто собирать комиссию по аттестации гидов и констатировать, что в очередной раз никто не подал соответствующее заявление, а организовать для них курсы, семинары. Пусть слушатели не все станут профессиональными гидами, зато сами узнают много нового, а затем расскажут другим. Поэтому, прежде чем показывать достопримечательности города и области, надо самим подучиться, самим более глубоко познать историю области.

Куда же следует привести гостей, туристов? Конечно, туда, куда тянет их интерес, желание узнать что-то новое, то, чего нет там, где они живут. Кто-то хочет во время посещения Биробиджана побывать в православных храмах, монастырях области. Епархия для этого подготовила интересные религиозные маршруты, обучила своих гидов, об

этом интересно рассказал на Дальневосточном туристическом форуме Владыка Ефрем.

Но практически каждый приезжающий из других городов России желает познакомиться с еврейской культурой, традициями, ее религией. И это они делают, посетив Биробиджанскую синагогу, единственный в Сибири и на Дальнем Востоке Музей иудаики общины «Фрейд». За год общинный музей посещает только официально учтенных более трех с половиной тысяч человек. При этом общине следует расширить число экскурсоводов, которые могли бы ежедневно, в том числе и во второй половине дня, принимать туристов.

Каждое воскресенье приезжают в Биробиджан несколько автобусов с туристами из Хабаровска. Приятно, что и молодежь, и люди старшего возраста, приезжающие из других городов, интересуются историей области, ее культурой, традициями проживающих в ней народов.

За день пребывания они успевают познакомиться с городом, совершить экскурсию по его достопримечательностям и памятным местам, побывать в музеях краеведческом и современного искусства. А завершают экскурсию туристы чаще всего знакомством с прекрасной еврейской кухней в кошерном ресторане «Симха» или в одном из многих самобытных объектов питания.

Объектом посещения туристов должна стать областная научная библиотека, где создается Центр еврейской национальной литературы. Следует предоставить посетителям возможность познакомиться с оригиналами или в крайнем случае копиями книг и брошюр редкого фонда, которые сегодня спрятаны глубоко в архиве научной библиотеки.

Культура, традиции, языки, кухня еврейского и других народов, проживающих в области, интересные факты из жизни на ее территории – все это позволяет не только приобщить к ним гостей автономии, но и призвано объединить на ее территории людей разных национальностей.

Гостей и жителей области привлекает промышленный туризм. Это показала практика посещения биробиджанцами, гостями из других регионов и даже из-за границы наших промышленных предприятий. Что может быть интереснее, чем своими глазами увидеть, как добывают и обогащают железную руду, брусит и графит, как производят цемент, трикотаж, обувь и кондитерские изделия, наши предприятия могут и должны стать более привлекательными для молодежи, помочь ей найти здесь для себя интересную работу.

Точкой притяжения туристов может и должна стать Волочаевская сопка. Небольшое, но величественное здание, братская могила с памятным знаком – все объекты вместе представляют собой исторический музейный комплекс «Волочаевское сражение».

Гостей и жителей области ждут горнолыжные комплексы «Фома» в Биробиджане и «Гора Змеиная» в Облучье, туры по загадочным местам Дальнего Востока – комплексу карстовых пещер разных размеров, расположенных по течению реки Биры.

Это мы рассуждаем о гостях из других регионов. А что мы делаем для жителей наших сельских районов области, для школьников, многие из которых ни разу не были в краеведческом и тем более художественном музее, в музее иудаики? Для них в первую очередь необходимо организовывать поездки в город. И здесь основная проблема – затраты на доставку в город и обратно. Руководители муниципальных образований должны взять это на себя, при необходимости решать этот вопрос с помощью грантов и субсидий.

Следует сделать более доступными для учащихся гостиницы Биробиджана. Школьники, приезжающие из отдаленных районов автономии, должны получить недорогую гостиницу для проживания. Например, как в учреждении дополнительного образования «Центр «Мост», где одновременно до 15 детей могут прожить за 300 рублей в сутки. А для того чтобы посетить курортный комплекс «Кульдур», нужна хорошая дорога от Биракана в Кульдур. Это аксиома.

И еще немного о том, что может привлечь туристов в Биробиджан, в районы. Конечно, что-то новое в истории области. Начнем с города. Пора уже довести до жителей и гостей областного центра, когда же появился на карте истории Биробиджан, почему он так называется. А назван Биробиджан не по имени рек Бира и Биджан, а по имени Биробиджанского района, который образован на месте определенного для заселения в начале прошлого века Бирско-Биджанского переселенческого района.

Следует довести не только до гидов, но и до жителей и гостей Биробиджана, что появился областной центр не в 1937 году [2], когда рабочий поселок Биробиджан был преобразован в город. А произошло это в 1912 году, когда на месте предполагаемого прохождения трассы Восточного участка Амурской железной дороги был создан ряд поселений, в том числе и селение «Тихонькая» (будущий Биробиджан). В них были организованы

складские помещения, жилье для строителей, объекты обеспечения их всем необходимым для прокладки грунтовых и железной дорог. Естественно, что первые жители селения Тихонькой приняли участие в строительстве железной дороги.

Краеведы, равнодушные люди уже не раз обращались в мэрию, городскую Думу с предложением внести поправку в Устав города по изменению даты его образования. Но эти предложения и рекомендации проходят мимо ушей депутатов и руководителей города.

А кто же они, первые биробиджанцы? Поиски в архивах дали некоторые результаты. В Дальневосточном историческом архиве нашли обращение жителей разъезда Тихонькое, датированное 14 января 1914 года, в котором говорится, что «...скоро 2 года как мы поселились на участке при разъезде Тихонькой, в настоящее время уже около 30 домов, но не организовано сельское общество, которое нам необходимо для общественного порядка» и возможности без вмешательства железнодорожного начальства не мешать развивать свое сельское хозяйство»[5].

Просьба была утверждена и вслед за ней через несколько месяцев, как свидетельствует газета «Приамурские ведомости» за 1914 год, жители снова обратились к губернатору. Но на этот раз с просьбой повысить статус селения до рабочего поселка. Но началась Первая мировая война, стало не до этого. И рабочим поселком Биробиджан стал только в 1931 году [1].

Сейчас перед нами – Научно-просветительским центром ИКАРП ДВО РАН, общественной организацией «Наследие ЕАО», краеведами – стоит задача добиться признания и внесения в устав областного центра области – города Биробиджана положения об изменении даты образования города.

Общепризнанным делом биробиджанцев должно стать приведение в надлежащее состояние и достойное состояние кладбища первостроителей. Следует провести описание и реконструкцию сохранившегося, но заброшенного кладбища, сделать его объектом некропольного туризма.

Предстоит продолжить работу по изучению истории родного края, широко используя возможности архивов. Туристическая привлекательность региона должно способствовать развитию внутреннего и внешнего туризма, стать важным фактором подъема экономики области.

ЛИТЕРАТУРА:

1. Административное устройство // Собрание узаконений и распоряжений Рабоче-Крестьянского правительства РСФСР. 1932. № 1. С. 3–6.

2. ГА ЕАО. Ф.Р-75. Оп. 1. Д. 49. Л. 151.
3. Гуревич В.С. Биробиджан: к 85-летию преобразования из рабочего поселка в город // Биробиджан: литературно-публицистический альманах. 2023. № 17–18. С. 8–17.
4. Инвестиционный паспорт Еврейской автономной области. Биробиджан: Инвестиционное агентство ЕАО, 2023. 52 с.
5. Хроника // Приамурские ведомости. 1914. № 2143. С. 4.

REFERENCES:

1. Administrative structure. *Sobranie zakonov i rasporyazhenii Raboche-Krest'yanskogo pravitel'stva RSFSR*, 1932, no. 1, pp. 3–6. (In Russ.).
2. *GA EAO*. F.R-75. Op. 1. D. 49. L. 151. (In Russ.).
3. Gurevich V.S. Birobidzhan: to the 85th anniversary of the transformation from a working village to a city. *Birobidzhan: literaturno-publitsisticheskii al'manakh*, 2023, no. 17–18, pp. 8–17. (In Russ.).
4. *Investitsionnyi pasport Evreiskoi avtonomnoi oblasti* (Investment passport of the Jewish Autonomous Region). Birobidzhan: Investitsionnoe agentstvo EAO Publ., 2023. 52 p. (In Russ.).
5. Chronicle. *Priamurskie vedomosti*, 1914, no. 2143, pp. 4. (In Russ.).

TOURIST ATTRACTION AS A FACTOR FOR ECONOMY DIVERSIFYING AT THE JEWISH AUTONOMOUS REGION

V.S. Gurevich

Tourist attraction means an assessment of the region's ability to meet the needs of potential tourists. The Jewish Autonomous region is a specific area, which is unlike others, and, therefore, attractive to tourists. In order to better imagine what might attract tourists to the Jewish Autonomous region besides its name, it is necessary to put yourself in the place of people who have heard and read something about the Jewish autonomy, but have not been to it, and who want to get a complete information about the region. In this article, the author reveals the tourist potential of the region, sharing with potential guides some interesting facts from the autonomy history, the types of its individual objects, regional problems and solutions aimed to create even greater attractiveness of the region.

The attractiveness of the Jewish Autonomous region lies in its distinctive history, diverse natural resources, including rare and large reserves of minerals, thermal mineral healing springs and fantastic landscapes. It goes without saying, tourists are interested in the regional culture, primarily the Jewish one, which is also an important factor of tourist attraction.

Keywords: *Jewish Autonomous region, tourist attraction, natural resources, attractions.*

Reference: Gurevich V.S. Tourist attraction as a factor for economy diversifying at the Jewish Autonomous Region. *Regional'nye problemy*, 2024, vol. 27, no. 1, pp. 125–128. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2024-27-1-112-115.

Поступила в редакцию 30.01.2024

Принята к публикации 22.03.2024

Правила оформления рукописи в журнале «РЕГИОНАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ»

1. Рукопись загружается на сайте журнала <http://regional-problems.ru/>. Перед загрузкой статьи в редакцию журнала автор должен обязательно зарегистрироваться на сайте <http://regional-problems.ru/> (вкладка «Вход-Регистрация»).

Автору необходимо загрузить на сайт журнала экспертное заключение учреждения (с подписью автора/ов и печатью), в котором выполнена работа. Если по техническим причинам не удастся подать рукопись и сопровождающие документы через информационную систему, ее можно направить на электронный адрес reg.probl@yandex.ru.

2. Рекомендуем оформлять статью по рубрикам: актуальность (постановка проблемы), объект и методы, результаты исследования и их обсуждение, заключение, список литературы. Содержание статей логически структурировано, легко читаемо и понятно.

3. На первой странице рукописи в левом верхнем углу должен быть указан индекс по универсальной десятичной классификации (УДК).

4. Далее по центру: заглавие статьи, фамилии авторов, аффилиация авторов, аннотация, ключевые слова должны быть представлены на русском и английском языке. После e-mail автора через запятую приводят ORCID автора в виде электронного адреса в сети «Интернет».

Аннотация статьи (200–250 слов) должна быть структурированной, кратко и точно излагать содержание статьи, включать основные фактические сведения и выводы, без дополнительной интерпретации или критических замечаний автора статьи. Текст аннотации не должен содержать информацию, которой нет в статье. Она должна отличаться лаконичностью, убедительностью формулировок, отсутствием второстепенной информации. Методы в аннотации только называются. Результаты работы описывают предельно точно и информативно. Приводятся основные теоретические и экспериментальные результаты, фактические данные, обнаруженные взаимосвязи и закономерности. При этом отдаётся предпочтение новым результатам и выводам, которые, по мнению автора статьи, имеют практическое значение. Выводы могут сопровождаться рекомендациями, оценками, предложениями, описанными в статье. Включение в аннотацию схем, таблиц, графиков, рисунков, а также ссылок на литературные источники не допускается.

Ключевые слова и словосочетания (оптимально 5–7 слов) отделяются друг от друга запятой. Список ключевых слов должен максимально точно отражать предметную область исследования.

5. Текст статьи должен быть набран в редакторе WinWord, шрифтом Times New Roman, 12 pt. Поля слева, сверху и снизу – 2,5 см, справа – не менее 1 см. Объем статьи не ограничен, напечатан через 1,5 интервал. К публикации принимаются статьи на русском и английском языках.

6. Сокращения слов, кроме общепринятых, в рукописи не допускаются.

7. Формулы нумеруются в круглых скобках (2), подстрочные примечания не допускаются, необходимые разъяснения даются в тексте.

8. Ссылка на цитату указывается сразу после неё в квадратных скобках. В статье запрещается использовать подстрочные сноски для указания источников цитирования. Текст не должен содержать ссылок на источники, не включённые в пристатейный список.

9. Выводы пишутся в утвердительных предложениях, фиксирующих полученные собственные результаты работы, и, в совокупности, однозначно показывающих достижение цели. Они перечисляются в порядке важности.

10. Таблицы должны иметь заголовки на русском и английском языках и сквозную порядковую нумерацию в пределах статьи, содержание их не должно дублировать текст.

11. Весь иллюстративный материал (графики, схемы, фотографии, карты) именуется рисунками и имеет сквозную порядковую нумерацию. Рисунки выполняются в формате GIF, TIFF, JPEG, CDR, EPS, либо в Word (wmf) и представляются в виде отдельных файлов. Рисунки в текст не вставляются, но в тексте дается обозначение, где должен быть рисунок. Подписи к рисункам на русском и английском языках печатаются на отдельном листе с указанием фамилии автора и названия статьи. Фотографии (1 экз.) должны быть четко отпечатаны на белой бумаге без дефектов. От качества авторских оригиналов зависит качество иллюстраций в журнале.

12. В конце текста статьи (перед используемой литературой) необходимо указать организацию, при финансовой поддержке которой была выполнена статья (например, госзадание №..., проект РФФИ №..., и т.д.).

13. Цитируемая литература приводится отдельным списком, перечисляется по алфавиту. Объем цитируемой литературы не ограничен.

Список литературы приводится сначала на русском языке, далее на латинице (транслитерация – перевод текста, <http://translit.ru/> (вкладка основные переключить на BSI). В списке литературы первым приводится перечень работ отечественных авторов, в который также включаются работы иностранных авторов, переведённые на русский язык. Затем приводится перечень литературных источников, опубликованных на иностранных языках, в который включаются работы отечественных авторов, переведённые на иностранный язык. В список литературы не включаются неопубликованные работы.

13.1. Для каждого пункта списка литературы в зависимости от типа ссылки **необходимо указать:**

- для книг — фамилии авторов, инициалы, название книги, город, издательство, год издания, том, количество страниц;
- для журнальных статей — фамилии авторов, инициалы, название статьи, название журнала, серия, год, том, номер, выпуск, первая (по возможности также последняя) страница статьи;
- для материалов конференций, школ, семинаров — фамилии авторов, инициалы, название статьи, название издания, время и место проведения конференции, город, издательство, год, первая (по возможности также последняя) страница статьи.

Если источнику (его цифровой копии) присвоен DOI, то он обязательно приводится после всего описания источника в следующей форме без точки в конце: DOI: 10.5194/аср-16-14421-2016.

Авторы предоставляют **полный перевод списка литературы (транслитерация)**, с сохранением оригинального порядка следования публикаций, руководствуясь следующими правилами:

Статья из журнала

Ревуцкая О.Л., Красота Т.Г. Производственный потенциал Еврейской автономной области: оценка и сопоставление с регионами Дальневосточного Федерального округа // Региональные проблемы. 2020. Т. 23, № 4. С. 22–34. DOI: 10.31433/2618-9593-2020-23-4-22-34

Статьи из сборников и материалов конференций

Комарова Т.М., Калинина И.В., Мищук С.Н. Социально-демографическая безопасность приграничного региона (на примере Еврейской автономной области) // Вопросы географии: сб. 141: Проблемы регионального развития России. М.: Кодекс, 2016. С. 578–594.

Комарова Т.М. Демографическая безопасность стран Центральной Азии: взгляд извне // Современные проблемы регионального развития: материалы VII Всерос. науч. конф. / под ред. Е.Я. Фрисмана. Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН, 2018. С. 341–344. DOI: 10.31433/978-5-904121-22-8-2018-341-344.

Монография

Рубцова Т.А. Деревья, кустарники, лианы Еврейской автономной области и их использование в озеленении. Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН, 2021. 181 с.

Петрищевский А.М. Гравитационный метод оценки реологических свойств земной коры и верхней мантии: в конвергентных и плюмовых структурах Северо-Востока Азии. М.: Наука, 2013. 192 с.

Материалы конференции

Современные проблемы регионального развития: материалы VII Всероссийской научной конференции / под ред. Е.Я. Фрисмана. Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН, 2018. 459 с.

Диссертация

Потурай В.А. Органическое вещество в полуостровных и континентальных гидротермальных системах Дальнего Востока: дис. ... канд. геол.-минерал. наук. Биробиджан, 2019. 160 с.

Автореферат диссертации

Потурай В.А. Органическое вещество в полуостровных и континентальных гидротермальных системах Дальнего Востока: автореф. дисс. ... канд. геол.-минерал. наук. Биробиджан, 2019. 19 с.

Электронный ресурс удаленного доступа

Горюхин М.В. К созданию карты атмосферных и водных экологических ситуаций Еврейской автономной области // Региональные проблемы. 2020. Т. 23, № 4. С. 11–16. URL: <http://regional-problems.ru/index.php/RP/article/view/693> (дата обращения: 07.04.2021).

Статья из журнала на англ. яз.

Neverova G.P., Zhdanova O.L., Frisman E.Y. Effects of natural selection by fertility on the evolution of the dynamic modes of population number: bistability and multistability // Nonlinear Dynamics. 2020. Vol. 101, N 1. P. 687–709. DOI: 10.1007 / s11071-020-05745-w.

Статья из сборника на англ.яз.

Poturay V.A. Alkanes in a number of hydrothermal systems of the Russian Far East // 16th International Symposium on Water-Rock Interaction (WRI) and 13th International Symposium on Applied Isotope Geochemistry (1st IAGC International Conference). E3S Web of Conferences. Tomsk. Vol. 98. P. 02008. DOI: 10.1051/e3sconf/20199802008.

13.2. Особенности представления источников в списке на латинице (References)

Для списка литературы на латинице не применимы правила русского ГОСТа, поскольку используемые в нем знаки не воспринимаются зарубежными системами и ведут к ошибкам и потере данных. В списке литературы на латинице выходные данные издания представляются в соответствии с международными правилами, которые позволят автоматизированным информационным системам распознать источник.

Источники на кириллице переводятся в латинизированный формат с помощью сочетания транслитерации и перевода (см. описания и примеры ниже).

Если в источнике на кириллице есть перевод названия на английский, использовать следует именно его (это не отменяет параллельной транслитерации в случаях из описаний ниже!). Также из источника (при наличии) следует взять транслитерации Ф.И.О. авторов и редакторов.

Список литературы в латинице можно готовить с помощью систем транслитерации свободного доступа (<http://www.translit.ru>) во вкладке **Основные** выбираем **BSI**.

Просим авторов строго соблюдать все приведенные ниже правила (включая пробелы, шрифты и другие особенности форматирования, знаки препинания между словами и пр.).

Для русскоязычной монографии/сборника в полное описание входят: автор(ы) (если указаны, транслитерация); название (транслитерация); перевод названия на английский; редактор(ы) (если они указаны, транслитерация); место издания на английском языке; издательство (перевод, если это организация; транслитерация + Publ., если издательство имеет собственное название); год издания; указание на язык статьи (In Russ.)

Для русскоязычной статьи в полное описание входят: автор(ы) (транслитерация); перевод названия статьи на английский; название источника, в котором опубликована статья (транслитерация или – для журнала – официальное название на английском); перевод названия источника на английский (для журнала не требуется); выходные данные с обозначениями на английском языке; указание на язык статьи (In Russ.).

Указанные схемы (с корректировкой в очевидных местах) применяются также для иностранных источников. Специально обращаем внимание авторов на то, что таким образом один и тот же иностранный источник в традиционном списке и в списке на латинице будет представлен по-разному.

В отличие от форматирования отбор данных для описания References (сокращение списка авторов и пр.) происходит по принципам традиционного списка литературы, приведённым выше.

Исключения: 1) римские цифры нужно заменять арабскими (например, в номерах томов); 2) в названиях и переводах названий книг на английском слова, кроме служебных, пишутся с заглавной буквы (не относится к названиям статей, названиям на других языках и транслитерации названий!); 3) для журнальных статей допускается представление источника в сокращённом формате (с пропуском названия статьи и слов в выходных данных, см. пример).

Примеры представления источников в References:

Статья из журнала

Ревуцкая О.Л., Красота Т.Г. Производственный потенциал Еврейской автономной области: оценка и сопоставление с регионами Дальневосточного Федерального округа // Региональные проблемы. 2020. Т. 23, № 4. С. 22–34. DOI: 10.31433/2618-9593-2020-23-4-22-34.

Транслитерация

Revutskaya O.L., Krasota T.G. Production potential of the Jewish Autonomous Region: assessment and comparison with the regions of the Far Eastern Federal. *Regional'nye problemy*, 2020, vol. 23, no. 4, pp. 22–34. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2020-23-4-22-34.

Статьи из сборников и материалов конференций

Комарова Т.М., Калинина И.В., Мищук С.Н. Социально-демографическая безопасность приграничного региона (на примере Еврейской автономной области) // Вопросы географии: сб. 141: Проблемы регионального развития России. М.: Кодекс, 2016. С. 578–594.

Комарова Т.М. Демографическая безопасность стран Центральной Азии: взгляд извне // Современные проблемы регионального развития: материалы VII Всерос. науч. конф. / под ред. Е.Я. Фрисмана. Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН, 2018. С. 341–344. DOI: 10.31433/978-5-904121-22-8-2018-341-344.

Транслитерация

Komarova T.M., Kalinina I.V., Mishchuk S.N. Sociodemographic security of a Border Region: a case study of Jewish Autonomous Oblast, in *Voprosy geografii: no. 141: Problemy regional'nogo razvitiya Rossii* (Problems of Geography: no 141: Problems of Regional Development of Russia). Moscow: Kodeks Publ., 2016, pp. 578–594. (In Russ.).

Komarova T.M. Demographic security of the Central Asian countries: looking from the outside, in *Sovremennye problemy regional'nogo razvitiya* (Present Problems of Regional Development). Birobidzhan: ICARP FEB RAS, 2018, pp. 341–344. (In Russ.).

Монография

Рубцова Т.А. Деревья, кустарники, лианы Еврейской автономной области и их использование в озеленении. Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН, 2021. 181 с.

Петрищевский А.М. Гравитационный метод оценки реологических свойств земной коры и верхней мантии: в конвергентных и плюмовых структурах Северо-Востока Азии. М.: Наука, 2013. 192 с.

Транслитерация

Rubtsova T.A. *Derev'ya, kustarniki, liany Evreiskoi avtonomnoi oblasti i ikh ispol'zovanie v ozelenenii* (Trees, shrubs, lianas of the Jewish Autonomous Region and their use in planting of greenery). Birobidzhan: ICARP FEB RAS, 2021. 181 p. (In Russ.).

Petrishchevsky A.M. *Gravitatsionnyi metod otsenki reologicheskikh svoistv zemnoi kory i verkhnei mantii: v konvergentnykh i plyumovykh strukturakh Severo-Vostochnoi Azii* (Gravity method for evaluation of rheological properties of the crust and uppermost mantle: in the convergent and plume structures of the North-East Asia. Moscow: Nauka Publ., 2013. 192 p. (In Russ.).

Материалы конференции

Современные проблемы регионального развития: материалы VII Всероссийской научной конференции / под ред. Е.Я. Фрисмана. Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН, 2018. 459 с.

Транслитерация

Sovremennye problemy regional'nogo razvitiya: materialy VII Vserossiiskoi nauchnoi konferentsii (Present Problems of Regional Development: materials of the VII All-Russian Scientific Conference), Frisman E.Ya., Ed. Birobidzhan: ICARP FEB RAS, 2018. 459 p. (In Russ.).

Диссертация

Потурай В.А. Органическое вещество в полуостровных и континентальных гидротермальных системах Дальнего Востока: дис. ... канд. геол.-минерал. наук. Биробиджан, 2019. 160 с.

Транслитерация

Poturay V.A. Organic matter in the peninsular and continental hydrothermal systems of the Far East. Dissertation of cand. Sci. (geol. –mineral.). Birobidzhan: ICARP FEB RAS, 2018. 459 p. (In Russ.).

Автореферат диссертации

Потурай В.А. Органическое вещество в полуостровных и континентальных гидротермальных системах Дальнего Востока: автореф. дисс. ... канд. геол.-минерал. наук. Биробиджан, 2019. 19 с.

Транслитерация

Poturay V.A. Organic matter in the peninsular and continental hydrothermal systems of the Far East. Extended Abstract of Cand. Sci. (geol.-mineral.) Dissertation. Birobidzhan: ICARP FEB RAS, 2018. 19 p. (In Russ.).

Электронный ресурс удаленного доступа

Горюхин М.В. К созданию карты атмосферных и водных экологических ситуаций Еврейской автономной области // Региональные проблемы. 2020. Т. 23, № 4. С. 11–16. URL: <http://regional-problems.ru/index.php/RP/article/view/693> (дата обращения: 07.04.2021).

Транслитерация

Goryukhin M.V. Approaches to creating a map of atmospheric and water ecological situations in the Jewish autonomous region. *Regional'nye problemy*, 2020, vol. 23, no. 4, pp. 11–16. Available at: <http://regional-problems.ru/index.php/RP/article/view/693> (accessed: 07.04.2021). (In Russ.).

Статья из журнала на англ. яз.

Neverova G.P., Zhdanova O.L., Frisman E.Y. Effects of natural selection by fertility on the evolution of the dynamic modes of population number: bistability and multistability // *Nonlinear Dynamics*. 2020. Vol. 101, N 1. P. 687–709. DOI: 10.1007 / s11071-020-05745-w.

Транслитерация

Neverova G.P., Zhdanova O.L., Frisman E.Y. Effects of natural selection by fertility on the evolution of the dynamic modes of population number: bistability and multistability. *Nonlinear Dynamics*, 2020, vol. 101, no. 1, pp. 687–709.

Статья из сборника на англ.яз.

Poturay V.A. Alkanes in a number of hydrothermal systems of the Russian Far East // 16th International Symposium on Water-Rock Interaction (WRI) and 13th International Symposium on Applied Isotope Geochemistry (1st IAGC International Conference). E3S Web of Conferences. Tomsk. Vol. 98. P. 02008. DOI: 10.1051/e3sconf/20199802008.

Транслитерация

Poturay V.A. Alkanes in a number of hydrothermal systems of the Russian Far East. *16th International Symposium on Water-Rock Interaction (WRI) and 13th International Symposium on Applied Isotope Geochemistry (1st IAGC International Conference)*. E3S Web of Conferences. Tomsk, no. 98, pp. 02008.

14. В конце рукописи необходимо четко указать название учреждения, фамилию, имя, отчество, ученую степень, звание, почтовый адрес (с индексом) и телефон автора, с которым редакция будет решать вопросы, возникающие при работе с текстом.