

## МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ

Научная статья

УДК 51-76:574.34:599.735.38

### МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ КАБАРГИ С УЧЕТОМ ПОЛОВОЙ СТРУКТУРЫ И ПРОМЫСЛА

О.Л. Ревуцкая

Институт 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>

*Проведен анализ динамики численности популяции кабарги в Еврейской автономной области. Для учета половой структуры, плотностного лимитирования выживаемости молоди и промысловой нагрузки предложена дискретная во времени модель популяционной динамики. Оценка модельных параметров проводилась с использованием подхода, который учитывает общую численность популяции и позволяет представить исходную структурированную модель в виде одномерного рекуррентного уравнения с запаздыванием. Проведено сопоставление оценок демографических параметров в моделях динамики численности кабарги как с учетом промысла, так и без него.*

**Ключевые слова:** охотничьи животные, половая структура, плотностно-зависимые факторы, дискретные во времени модели, оценка параметров, популяционная динамика, промысел.

**Образец цитирования:** Ревуцкая О.Л. Моделирование динамики численности популяции кабарги с учетом половой структуры и промысла // Региональные проблемы. 2025. Т. 28, № 2. С. 34–38. DOI: 10.31433/2618-9593-2025-28-2-34-38.

Изучение закономерностей динамики численности животных является ключевой задачей для оценки ресурсного потенциала региона, рационального использования и охраны биологических ресурсов. Изменения в численности популяций обусловлены как внутренними биологическими характеристиками видов, так и внешними факторами среды. Для многих видов животных важно учитывать половую структуру. Половозрастная структура популяции существенно влияет на характер колебаний ее численности, поскольку особи разных возрастов и полов имеют различия в выживаемости и вкладе в воспроизводство [1]. В структурированных популяциях промысловому изъятию часто подвержены только особи определенного возрастного класса и пола. Для крупных млекопитающих, таких как копытные, промысел может непосредственно влиять на размер популяции, возрастной состав и половую структуру. Реакция популяции на изъятие и его прогноз могут

быть осложнены из-за демографической структуры (различия в показателях естественного движения популяции в зависимости от возраста, размера или пола) и процессов, зависящих от плотности. Кроме того, изучение избирательного промысла по полу особенно актуально для видов, где самцы и самки различаются по поведению, морфологии или экономической ценности.

В предшествующей работе [4] на основе дискретной во времени математической модели с учетом полового состава популяции и с плотностным лимитированием выживаемости молоди был проведен анализ динамики численности копытных, обитающих на территории Еврейской автономной области (ЕАО). При этом оценка демографических параметров популяций проведена на основе подхода, учитывающего только общую численность [4, 5]. Основная идея данного подхода заключается в переходе от двухкомпонентной модели динамики популяции с половой структурой

рой к разностному уравнению с запаздыванием, зависящему только от общей численности.

Данное исследование направлено на изучение динамики численности популяции кабарги *Moschus moschiferus* в ЕАО с учетом влияния промысловой нагрузки. Основным источником информации о численности охотничьих животных являются материалы годовых отчетов по зимним маршрутным учетам, проводимым государственными службами, отвечающими за охрану и использование объектов животного мира в ЕАО [2].

Для описания и анализа динамики численности структурированной популяции была применена дискретная во времени математическая модель с учетом полового состава популяции и с плотностным лимированием выживаемости молодых:

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

где  $n$  – номер сезона размножения,  $f$  и  $m$  – численности самок и самцов соответственно,  $N = f + m$  – общая численность популяции,  $a$  – репродуктивный потенциал популяции в отсутствие лимитирующих факторов (среднее число потомков, приходящееся на одну самку),  $\delta$  – доля самок среди новорожденных,  $s$  и  $v$  – коэффициенты выживаемости половозрелых самок и самцов соответственно.

Функции  $w_1 = \exp(-\alpha N_n)$  и  $w_2 = \exp(-\beta N_n)$  определяют зависимость выживаемости неполовозрелых самок и самцов от общей численности популяции. При этом коэффициенты  $\alpha$  и  $\beta$  характеризуют интенсивность снижения выживаемости неполовозрелых самок и самцов соответственно, которое вызвано конкурентным взаимодействием между особями. Параметры  $\alpha$  и  $\beta$  связаны с емкостью экологической ниши популяции, включая влияние плотностно зависимых факторов (доступность пищи, конкуренция за ресурсы), хищников и антропогенных факторов (охота, пожары, вырубка лесов и др.), если они не моделируются явно.

Предполагается, что рассматриваемая популяция подвержена ежегодному промысловому воздействию с постоянной долей изъятия. Следовательно, модель (1) с учетом промысла самок и самцов примет вид:

$$\begin{cases} f_{n+1} = (a\delta f_n \exp(-\alpha N_n) + s f_n) \cdot (1 - u_1) \\ m_{n+1} = (a(1-\delta)f_n \exp(-\beta N_n) + v m_n) \cdot (1 - u_2) \end{cases} \quad (2)$$

где  $u_1$  и  $u_2$  – доли изъятия самок и самцов соответственно.

Равновесные значения численности самок

и самцов, соответствующие координатам неподвижных точек системы (2), определяются по следующим формулам:

$$\begin{aligned} \bar{f} &= \frac{(1 - v(1 - u_2)) \ln \left( \frac{a\delta(1 - u_1)}{1 - s(1 - u_1)} \right)}{\alpha \left[ \left( (a(1 - \delta) \left( \frac{1 - s(1 - u_1)}{a\delta(1 - u_1)} \right)^{\beta/\alpha} - v) (1 - u_2) + 1 \right) \right]}, \\ \bar{m} &= \bar{f} \cdot \frac{a(1 - \delta)(1 - u_2) \left( \frac{1 - s(1 - u_1)}{a\delta(1 - u_1)} \right)^{\beta/\alpha}}{1 - v(1 - u_2)} \end{aligned} \quad (3)$$

При этом равновесная численность всей популяции составляет  $\bar{N} = \bar{f} + \bar{m}$ . Отметим, что при нулевых значениях  $u_1 = 0$  и  $u_2 = 0$  формулы (3) дают равновесные численности самок и самцов для системы (1), что соответствует условию отсутствия промысла.

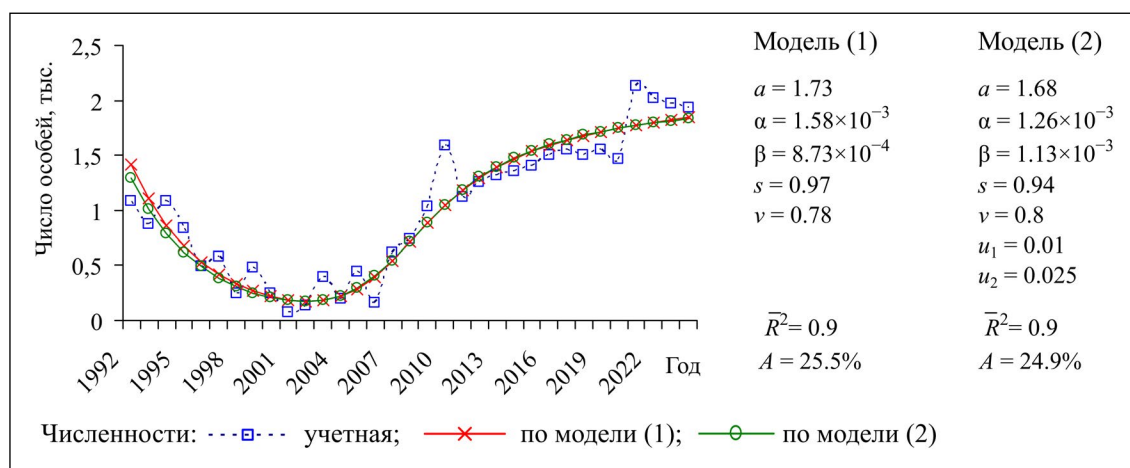
В связи с отсутствием данных о половом составе охотничьих ресурсов ЕАО, целесообразно переписать модель (2), используя только общую численность [4]. Переход от раздельного учета численностей самок  $f$  и самцов  $m$  в модели (2) к агрегированной переменной – общей численности  $N$  – приводит к одномерному рекуррентному уравнению с запаздыванием:

$$\begin{aligned} N_{n+2} &= \left( (1 - u_1) (s + a\delta e^{-\alpha N_{n+1}}) + (1 - u_2) ((1 - \delta)a e^{-\beta N_{n+1}} - v) \right) [1 + \\ &+ \frac{(v - a(1 - \delta)e^{-\beta N_n})(1 - u_2)}{(1 - u_1)(s + a\delta e^{-\alpha N_n}) + (1 - u_2)((1 - \delta)a e^{-\beta N_n} - v)}] \times \\ &\times (N_{n+1} - v N_n(1 - u_2)) + v N_{n+1}(1 - u_2) \end{aligned} \quad (4)$$

Применение уравнения (4) позволяет по данным общей численности оценить параметры, характеризующие процессы воспроизводства и половую структуру, что может быть использовано для анализа и описания динамики численности природных популяций. Заметим, что если принять  $u_1 = 0$  и  $u_2 = 0$  в (4), то получим уравнение с запаздыванием для оценки параметров модели (1).

Для оценки адекватности соответствия модельных расчетов эмпирическим данным были рассчитаны скорректированные по числу степеней свободы коэффициенты детерминации ( $\bar{R}^2$ ) и средние ошибки аппроксимации ( $A$ ).

Проиллюстрируем результаты оценки параметров моделей (1) и (2) с использованием уравнения (4) для популяции кабарги. На рис. представлена динамика учетной и модельной численности кабарги – по модели (1) в отсутствие промысла и по модели (2) с промысловым изъятием.



**Рис. Учетная и модельная численности популяции кабарги в Еврейской автономной области при  $\delta=0.5$**

**Fig. Real and model data on the musk deer in the Jewish Autonomous region at  $\delta=0.5$**

Согласно оценкам качества описания модель (4) (как с промыслом, так и без него) хорошо описывает временной ряд, соответствующий учетной численности кабарги. Большие значения скорректированных коэффициентов детерминации (0,9) отражают высокую коррелированность изменений учетных и модельных данных. Действительно, модельные траектории повторяют тенденцию снижения численности кабарги в период 1992–2001 гг., а затем, с 2002 г., – рост ее численности. Вместе с тем средняя ошибка аппроксимации показывает, что модельные траектории отклоняются от учетных данных на 24,9–25,5%. Наблюдаемые расхождения между модельными и фактическими данными, скорее всего, вызваны дополнительными факторами, не отраженными в модели и оказывающими влияние на динамику животных.

В соответствии с модельными оценками, численность популяции кабарги характеризуется устойчивым типом динамики, при котором наблюдаются ее медленные, растянутые во времени плавные подъемы и сокращения (рис.). Отметим, что кабарга, как и большинство видов копытных, относится к «равновесным» видам с К-стратегией [1], и их динамика представляет собой длиннопериодические устойчивые колебания с флуктуациями вокруг состояния равновесия (рис.). Заметим, что точки, соответствующие найденным оценкам коэффициентов модели (4) (как с промыслом, так и без него), находятся в области устойчивости систем (1) и (2). Следовательно, возникающие коле-

бания численности по большей части обусловлены влиянием внешних факторов и представляют собой отклонения от состояния равновесия.

Согласно модельным расчетам (1) и (2), ожидается, что популяция кабарги достигнет равновесной численности в 2,1 и 1,99 тысячи особей соответственно. Модельный рост численности обеспечивается сравнительно высокими значениями репродуктивного потенциала (1,7 и 1,68) и высокими оценками коэффициента выживаемости взрослых самок (более 0,9). Доля изъятия самок, согласно оценкам, составляет менее 0,01, самцов – 0,025. По данным официальной промысловой статистики, ежегодный промысел кабарги составляет около 4%. При этом отстрел самок составляет около 10% от всего объема промысла [2].

Анализ равновесного состояния показывает, что доля самок кабарги составляет 61,6% в отсутствие промысла и возрастает до 71,5% при наличии охотничьего пресса. Следовательно, промысловая нагрузка, направленная преимущественно на самцов кабарги ( $u_1 = 0,01$  и  $u_2 = 0,025$  по модели (2)), вызывает сдвиг равновесного полового состава популяции в сторону увеличения доли самок. Кроме того, повышенная доля самок в популяции в отсутствие промысла свидетельствует об интенсивном росте численности кабарги [3], что подтверждается данными мониторинга (рис.).

Отметим, что интенсивность экологического лимитирования самок ( $\alpha = 1,58 \times 10^{-3}$ ), оцениваемая по модели (4) в отсутствие промысла, почти в 2 раза превышает данный показатель для

самцов ( $\beta = 8,73 \times 10^{-4}$ ). При этом, если оценивать эти показатели по модели (4) с учетом промысла, то данные параметры практически уравниваются, т.е.  $\alpha = 1,58 \times 10^{-3}$  и  $\beta = 8,73 \times 10^{-4}$ . По-видимому, различие в значениях  $\alpha$  и  $\beta$  может быть обусловлено избирательностью охоты на самцов. Действительно, если исключить влияние изъятия из коэффициента выживаемости (смертности) самцов  $w_2$ , то текущая численность популяции  $N$ , стоящая в показателе степени, уменьшится и, следовательно, в силу сохранения балансовых отношений коэффициент  $\beta$  увеличится. Это связано с тем, что смертность становится более зависимой от плотности, так как исчезает «внешний» источник гибели особей.

Таким образом, представленный в работе модельный подход демонстрирует возможность оценки половозрастных характеристик популяции и внешних факторов (уровня антропогенной нагрузки) по агрегированным данным о численности. При этом обеспечивается относительно хорошее соответствие с учетными полевыми данными.

**Работа выполнена в рамках государственного задания Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН FWUG-2024-0005 (№ государственной регистрации 125011000074-3).**

#### ЛИТЕРАТУРА:

1. Большаков В.Н. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика / В.Н. Большаков, Б.С. Кубанцев. М.: Наука, 1984. 233 с.
2. Государственный охотхозяйственный реестр ЕАО за 2011–2024 гг. Информация для охотников 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: 22.01.2025).
3. Зайцев В.А. Кабарга: экология, динамика численности, перспективы сохранения. М.: Центр охраны дикой природы, 2006. 120 с.
4. Ревуцкая О.Л. Анализ изменения численности диких копытных на основе математической модели динамики популяции с половой структурой // Региональные проблемы. 2024. Т. 27, № 2. С. 31–34. DOI: 10.31433/2618-9593-2024-27-2-31-34.
5. 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: 10.31433/2618-9593-2024-27-1-5-20.

#### REFERENCES:

1. Bolshakov V.N. *Polovaya struktura populyatsii mlekopitayushchikh i ee dinamika* (Sex structure of mammal populations and its dynamics), V.N. Bolshakov, B.S. Kubantsev. Moscow: Nauka Publ., 1984. 233 p. (In Russ.).
2. The State Hunting Register of the EAO for 2011–2024. Information for hunters of the region. *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-pookhrane-i-ispolzovaniyu-obektov-zhivotnogomira-pravitelstva-eao/inaya-informatsiya--2/informatsiya-dlya-okhotnikov-oblasti/> (accessed: 22.01.2025). (In Russ.).
3. Zaitsev V.A. *Kabarga: ekologiya, dinamika chislennosti, perspektivy sokhraneniya* (The musk deer: ecology, population dynamics and conservation prospects). Moscow: Biodiversity Conservation Center, 2006. 120 p.
4. Revutskaya O.L. Analysis of ungulate dynamics based on a mathematical sex-structured population model. *Regional'nye problemy*, 2024, vol. 27, no. 2, pp. 31–34. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2024-27-2-31-34.
5. 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: 10.31433/2618-9593-2024-27-1-5-20.

# MODELING THE POPULATION DYNAMICS OF THE MUSK DEER TAKING INTO ACCOUNT THE SEX STRUCTURE AND HARVESTING

O.L. Revutskaya

*The author has made the analysis of musk deer population dynamics in the Jewish Autonomous region. The sexual structure, density limitation of juvenile survival and harvesting is taken into account by means of the proposed discrete-time model of population dynamics. The model parameters were estimated using an approach that accounts the total population size and allows the original structured model to be presented as a one-dimensional recurrent equation with a delay. It is carried out a comparison of demographic parameters estimates in the models of musk deer population dynamics, both with and without considering harvesting.*

**Keywords:** *game animals, sex structure, density-dependent factors, discrete-time models, parameter estimation, population dynamics, harvesting.*

**Reference:** Revutskaya O.L. Modeling the population dynamics of the musk deer taking into account the sex structure and harvesting. *Regional'nye problemy*, 2025, vol. 28, no. 2, pp. 34–38. (In Russ.). DOI: 10.31433/2618-9593-2025-28-2-34-38.

*Поступила в редакцию 14.05.2025*

*Принята к публикации 17.06.2025*