

УДК 51:599.73(571.621)

ПРИМЕНЕНИЕ МЕТАПОПУЛЯЦИОННОГО ПОДХОДА К АНАЛИЗУ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЙ ДИНАМИКИ ПРОМЫСЛОВЫХ ЖИВОТНЫХ (НА ПРИМЕРЕ ПОПУЛЯЦИЙ КАБАНА И ИЗЮБРЯ)

М.П. Кулаков, О.Л. Ревуцкая

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
ул. Шолом-Алейхема 4, г. Биробиджан, 679016,
e-mail: k_matvey@mail.ru, oksana-rev@mail.ru

Исследуется метапопуляционная модель решетчатого типа, предназначенная для описания пространственно-временной динамики субпопуляций, между которыми возможно небольшое миграционное взаимодействие. Локальная динамика описывается отображением на основе зависимости запас-пополнение Рикера. Получены оценки репродуктивного потенциала и интенсивности миграционных потоков для каждой субпопуляции копытных, обитающей в пределах административных районов Еврейской автономной области.

Ключевые слова: пространственно-временная динамика, модель Рикера, метапопуляция, миграция, системы глобально связанных отображений.

Распространенность и миграции промысловых животных напрямую связаны с приуроченностью к определенным растительным биотопам и изменениям условий их существования. Неравномерность распределения кормовых ресурсов на территории приводит к пятнистости пространственной структуры как всего сообщества животных в целом, так и более мелких сообществ, состоящих из одних и тех же видов, связанных между собой миграционными потоками. Более того, если особи различных видов имеют разные радиусы индивидуальной активности, то в сообществе возникает пространственная неоднородность распределения численности видов по территории [13].

Система локальных популяций (другими словами, субпопуляций), обитающих в обособленных местообитаниях и связанных между собой небольшими миграционными взаимодействиями, образует метапопуляции [18]. Объектами популяционных исследований обычно бывают одна или несколько популяций, но иногда требуется изучение всей метапопуляции, поскольку это может дать более глубокое и точное представление о виде [11]. Каждая отдельная субпопуляция в пределах одного региона может развиваться, вымирать (или мигрировать) и заселяться вновь благодаря перемещениям особей, тем самым воздействуя на устойчивость всей экосистемы. Несомненно, пространственная неоднородность популяций животных и миграционные процессы играют важную роль в стабилизации экосистемы. Пространственное перераспределение особей и популяций может привести к возникновению равновесий совершенно особого рода – пространственных равновесных структур. Одновременно с этим данный процесс может вызвать потерю устойчивости локальных равновесий [13].

Территория Еврейской автономной области (ЕАО) имеет высокую мозаичность различных ландшафтов и биотопов [14], что обуславливает неоднородное распределение кормовых ресурсов и пятнистость пространственной структуры сообществ животных, состоящих из

одних и тех же видов, связанных между собой миграционными связями.

Целью данной работы является моделирование пространственно-временной динамики охотничье-промысловых животных. Для этого был проведен модельный анализ динамики численности и миграционной активности промысловых видов между учетными территориями ЕАО, на примере популяций изюбря (*Cervus elaphus xanthopygus* Milne-Edwards, 1867) и кабана уссурийского (*Sus scrofa ussuricus* Heude, 1888) [8].

При количественном анализе миграционной активности животных между учетными территориями и оценке ее влияния на популяционную динамику использован метапопуляционный подход. На основе системы глобально-связанных отображений была формализована миграционная связь между каждой рассматриваемой субпопуляцией, обитающей на определенной учетной территории. Применение метапопуляционной модели позволило получить оценки репродуктивного потенциала для каждой локальной популяции и интенсивности миграционных потоков (динамичности) субпопуляций с одной учетной территории на другую, тем самым дополняя сложившееся представление о пространственном распределении промысловых животных, полученное путем наблюдений, в частности на основе зимнего маршрутного учета (ЗМУ).

Описание используемой математической модели

В математической популяционной биологии хорошо изучена динамика локальных популяций, описываемых моделями, как с непрерывным, так и дискретным временем [13, 18]. Нерегулярное и периодическое изменение их численности объясняется внутривидовыми процессами, связанными с плотностно-зависимым лимитированием роста популяции, периодическим характером действия внешних факторов, а также межвидовыми взаимодействиями. Реальные биологические популяции, образующие метапопуляции, обычно пространственно распределены по своему ареалу и представлены взаи-

модействующими локальными группами особей, обменивающимися мигрантами [18]. Механизмы формирования нерегулярного и периодического поведения метапопуляции оказываются существенно сложнее, чем отдельной изолированной популяции или сообщества [4, 9, 18, 19].

Допустим, что на некоторой территории существует определенное число относительно изолированных местообитаний, в каждом из которых находится локальная популяция, связь между ними выражается лишь в миграционном взаимодействии.

Ареал моделируемой популяции условно можно представить в виде территории прямоугольной формы, которая в идеальном случае может быть поделена на одинаковые квадраты равномерной решеткой из $(k+1)$ узлов в строке и $(n+1)$ узлов в столбце. Фактически за квадраты принимаются примыкающие друг к другу учетные территории. Каждая из них нумеруется от 1 до $N=kn$ слева направо по строкам.

Предполагается, что особи, обитающие на одной территории (очаге метапопуляции), изолированы от других и могут в соответствии с радиусами своей индивидуальной активности совершать переходы из одних местообитаний в другие, т.е. они связаны между собой лишь миграциями (например, сезонными), интенсивность которых определяется численностью мигрирующего вида в тех учетных территориях, откуда и куда происходит распределение.

Обозначим через $x_n^{(i)}$ численность в i -м ($i=1,2,\dots,N$) очаге метапопуляции в n -й сезон. Тогда динамику численности в каждом i -м местообитании (без учета миграционного взаимодействия) можно представить в виде рекуррентного уравнения:

$$x_n^{(i)} = f(x_n^{(i)}), \quad (1)$$

где $f(x)$ – функция локального воспроизводства, равная сумме числа родившихся с учетом младенческой смертности, и выживших особей родительской части популяции.

В качестве функции воспроизводства каждой субпопуляции будем рассматривать унимодальную зависимость запас-пополнение Рикера:

$$f(x) = ax \exp(-bx), \quad (2)$$

где параметр a – репродуктивный потенциал популяции, то есть скорость максимально возможного годового воспроизводства в отсутствие лимитирования, параметр b определяет характер развития популяции и является мерой влияния плотностной зависимости.

Логично считать, что в общем случае популяционные параметры $a^{(i)}$ и $b^{(i)}$ различны для каждого очага метапопуляции и неявно выражают неидентичность природных условий, обилия кормовой базы, особенностей плотностного лимитирования в каждом очаге и т.п. Тогда с учетом (1) и (2) динамика каждого i -го ($i=1,2,\dots,N$) локального очага, представляющего собой изолированную популяцию, можно записать в виде уравнения (модели Рикера):

$$x_{n+1}^{(i)} = a^{(i)} x_n^{(i)} \exp(-b^{(i)} x_n^{(i)}). \quad (3)$$

Заметим, что параметр $b^{(i)}$ равен величине обратной численности $x_n^{(i)}$, при которой функция $f(x_n^{(i)})$ – численность в следующем году – достигает максимально возможного значения $x_{\max}^{(i)} = a^{(i)}/(b^{(i)}e)$. Равновесное значение численности в этом случае определяется балансом между процессами воспроизводства и миграций, и может быть найдена как соответствующая неподвижная точка отображения (3) $\bar{x}^{(i)} = \ln(a^{(i)})/b^{(i)}$.

При стадийном характере развития популяции и расселении особей один раз в сезон (непосредственно после воспроизводства) уравнение пространственной динамики можно представить в виде:

$$x_{n+1}^{(i)} = \sum_{j=1}^N m_{i,j} f(x_n^{(j)}) \quad (i=1,2,\dots,N), \quad (4)$$

где $0 \leq m_{i,j} \leq 1$ ($i \neq j$) – коэффициент диффузии (миграции) особей из j -й популяции в i -ю, $f(x)$ – функция локального воспроизводства, имеющая вид (1).

Диагональный элемент $m_{i,i}$ имеет вид:

$$m_{i,i} = 1 - \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^N m_{j,i} \geq 0 \quad (i=1,2,\dots,N)$$

и равен доле особей, не эмигрировавших из i -й популяции.

Матрицу $M = (m_{i,j})$ будем называть матрицей миграционной связи или матрицей миграции.

Значения коэффициентов миграции выражают долю $m_{i,j}$ мигрантов от числа родившихся и выживших

$f(x_n^{(j)})$ и могут быть использованы как количественные характеристики миграционной активности. Особи каждой субпопуляции могут отличаться характером своих сезонных перемещений; например, популяция может быть оседлой или мигрирующей, и в этих случаях $m_{i,i}$

близок к 0 или 1. Максимальное значение какого-либо из значений $m_{i,j}$ ($i \neq j$) в строке или столбце указывает на преобладающее направление сезонной иммиграции или эмиграции соответственно. При этом будем полагать, что все мигранты пополняют собой рядом расположенные очаги. Смертность во время такого перемещения неявно включена в общую смертность локальных субпопуляций, т.е. матрица M полагается таким образом, чтобы

$\sum_{j=1}^N m_{j,i} = 1$ ($i=1,2,\dots,N$), для чего достаточно положить матрицу M так, чтобы $0 \leq m_{i,j} \leq 1$ ($i=1,2,\dots,N$ и $j=1,2,\dots,N$).

Являясь хорошо изученной, модель (4) при различных видах функций воспроизводства $f(x)$ обладает богатой феноменологией и не всегда приводит к сглаживанию различий между всеми локальными очагами или их

частью (динамических переменных $x_n^{(i)}$, $i = 1, 2, \dots, N$).

Для нее описаны эффекты мультистабильности (зависимость достигаемого динамического режима в зависимости от начального распределения особей по ареалу), синхронизации (идентичность характера динамики отдельных очагов), хаоса (как синхронного по всем переменным, так и несинхронным), кластеризации (образование групп очагов, состояния элементов в которых полностью совпадает) [1, 4, 9, 10, 19].

Кроме модели (4), для анализа пространственно-временной динамики животных в работе используются модели:

1. Дискретный аналог модели Мальтуса:

$$x_{n+1}^{(i)} = a^{(i)} \cdot x_n^{(i)}, \quad (5)$$

где $x_n^{(i)}$ – численность популяции в i -м очаге ($i = 1, 2, \dots, N$) в n -ом году, параметр $a^{(i)} = e^{\epsilon_i}$ характеризует процесс годового воспроизводства, включая миграционный баланс.

2. Модифицированный вариант модели Мальтуса с миграцией:

$$x_{n+1}^{(i)} = s^{(i)} \cdot x_n^{(i)} + m^{(i)}, \quad (6)$$

где $m^{(i)}$ – условный годовой иммиграционный поток интенсивности, компенсирующий недовоспроизводство особей, вызванное экологическими ограничениями. Равновесное значение численности в этом случае равно $\bar{x}^{(i)} = m^{(i)} / (1 - s^{(i)})$.

Используемые данные и методы оценки параметров

Оценка параметров моделей проводилась на основе годовых отчетов по ЗМУ популяций изюбря и кабана. В связи с отсутствием подробных данных о пространственном распределении животных было решено рассматривать метапопуляции изюбря и кабана на территории ЕАО в границах административных районов. Анализировались данные учета их численности на территориях Облученского, Октябрьского, Биробиджанского, Ленинского и Сидовичского районов с 1999 по 2009 гг. Популяции рассматриваемых копытных в Сидовичском районе встречаются спорадически, поэтому анализ пространственно-временной динамики копытных проводится только для территорий первых четырех районов. Рассматривались также данные ЗМУ на всей территории ЕАО с 1981 по 2009 гг.

Решетка модели (4) подбиралась таким образом, чтобы центры ее ячеек проходили через четыре административные единицы области: Облученский, Биробиджанский, Октябрьский и Ленинский районы.

Допустим, что общая схема миграционного процесса (сезонные маршруты мигрантов между очагами) определяется только геометрией взаимного расположения местообитаний (в данном случае районами) и является одинаковой для рассматриваемых видов (рис. 1). Кроме того, будем считать, что среда анизотропна по миграции, то есть интенсивность миграции зависит не только от биологических особенностей мигрирующих видов, но и от маршрута, направления миграции.

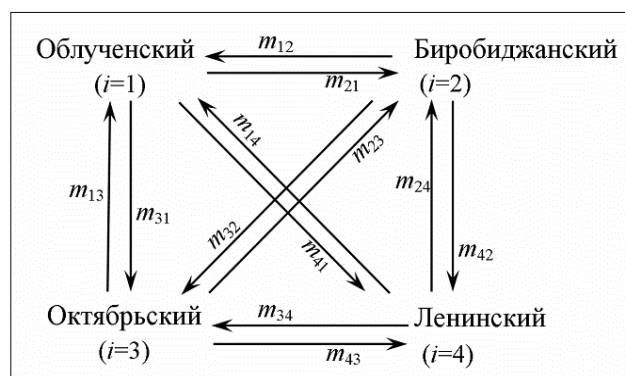


Рис. 1. Общая схема миграционного процесса, представленного сезонными перемещениями копытных между Облученским, Биробиджанским, Октябрьским и Ленинским районами ЕАО. Стрелками обозначены направления мигрантов

Задача оценки параметров модели (4) заключалась в подборе таких значений параметров $a^{(i)} > 0$, $b^{(i)} > 0$, $m_{i,j} \geq 0$ ($i=1, 2, 3, 4$ и $j=1, 2, 3, 4$), при которых последовательность $x_n^{(i)}$ (модельная численность) наилучшим образом аппроксимирует известную последовательность $[x_n^{(i)}]$ (фактическая численность). Искались наборы указанных параметров, обеспечивающие минимум квадрата отклонения между фактической и модельной численностью на каждой территории, т.е. $\rho^{(i)} \sum (x_n^{(i)} - [x_n^{(i)}])^2 \rightarrow \min$, где $\rho^{(i)}$ – весовой коэффициент ($\sum_{i=1}^4 \rho^{(i)} = 1$, $i=1, 2, 3, 4$). Коэффициент $\rho^{(i)}$ подбирался в соответствии с максимальной зафиксированной плотностью особей на учетной территории.

Результаты и обсуждение

Оценки параметров моделей Мальтуса (5)–(6) и Рикера (3) и соответствующие значения стационарных и максимальных численностей, полученные для популяций кабана и изюбря на основе учетных данных для разных районов ЕАО, представлены в табл. 1.

В табл. 2 приведены оценки популяционных параметров модели (4), в частности, репродуктивного потенциала ($a^{(i)}$) и параметра, характеризующего плотностную зависимость ($b^{(i)}$), полученные для популяций кабана и изюбря на основе учетных данных для разных районов области.

Матрицы миграции для популяций кабана (M_1) и изюбря (M_2) имеют вид:

$$M_1 = \begin{pmatrix} 0,03140987 & 2 & 0,46424670 & 8 & 0,81310159 & 7 & 0,00437800 & 6 \\ 0,27666961 & 1 & 0,15664655 & 2 & 0,17475305 & 9 & 0,00432934 & 1 \\ 0,11979201 & 2 & 0,34381009 & 0 & 0,00000145 & 8 & 0,98447297 & 2 \\ 0,57212850 & 5 & 0,03529665 & 0 & 0,01214388 & 6 & 0,00681968 & 1 \end{pmatrix}, \quad (7)$$

$$M_2 = \begin{pmatrix} 0,00000029 & 4 & 0,00005271 & 3 & 0,00639782 & 1 & 0,73962620 & 6 \\ 0,05308120 & 8 & 0,99755416 & 2 & 0,43227312 & 3 & 0,04856508 & 3 \\ 0,00042067 & 3 & 0,00234985 & 7 & 0,56128738 & 1 & 0,18018751 & 5 \\ 0,94649782 & 5 & 0,00004326 & 8 & 0,00004167 & 5 & 0,03162119 & 6 \end{pmatrix}. \quad (8)$$

Оценки численностей и параметры моделей динамики популяций кабана и изюбря, обитающих на территории ЕАО

Территория	2009 год	Максимальная учетная численность	Модель Мальтуса				Модель Рикера (3)		
			(5)	(6)			(3)		
			$a^{(i)}$	$s^{(i)}$	$m^{(i)}$	$\bar{x}^{(i)}$	$a^{(i)}$	$x_{\max}^{(i)}$	$\bar{x}^{(i)}$
Популяция кабана									
Облученский	1279	1598	1,01	0,04	1069	1114	2,6	1078	1070
Октябрьский	957	1165	0,98	0,18	727	883	4,03	933	872
Биробиджанский	264	563	1,16	0,41	214	362	2,9	399	396
Ленинский	130	157	1,11	0,12	101	115	3,5	117	113
ЕАО	2668	3711	1,01	0,49	1197	2352	1,71	3160	2671
Популяция изюбря									
Облученский	1514	2452	0,94	0,50	678	1361	1,6	1970	1557
Октябрьский	780	1176	0,99	0,39	462	757	1,7	902	763
Биробиджанский	344	478	1,04	0,05	363	380	2,5	382	378
Ленинский	98	220	0,90	0,56	51	114	1,6	147	116
ЕАО	2736	4773	1,03	0,71	762	2607	1,34	4967	2935

Обсудим полученные результаты оценки параметров моделей параллельно с анализом закономерностей пространственно-временной динамики численности популяций кабана и изюбря, выявляемых на основе годовых отчетов по учету этих видов.

Численность *кабана* на территории ЕАО значительно колеблется по годам около своего равновесного значения, оцениваемого по моделям (3) и (6), в 2300–2700 особей (рис. 2). В целом, за период с 1984 по 2009 гг. для этой популяции характерен некоторый позитивный тренд (коэффициент модели Мальтуса (5) больше 1) на фоне выраженных колебаний численности (рис. 2).

Наблюдаемые флуктуации численности фактически

Таблица 2

Оценки параметров модели (4), полученные на основе данных учета популяций кабана и изюбря, обитающих на территории ЕАО

Учетная территория	Параметр	Кабан	Изюбрь
Облученский	$a^{(1)}$	16,6468	12,0846
	$b^{(1)}$	0,00519	0,00701
	$\bar{x}^{(1)}$	993	965
Биробиджанский	$a^{(2)}$	4,3297	2,7850
	$b^{(2)}$	0,00016	0,0188
	$\bar{x}^{(2)}$	314	407
Октябрьский	$a^{(3)}$	17,9732	17,8087
	$b^{(3)}$	0,00393	0,00406
	$\bar{x}^{(3)}$	896	672
Ленинский	$a^{(4)}$	36,2462	24,1558
	$b^{(4)}$	0,01999	0,00004
	$\bar{x}^{(4)}$	109	54

отражают (с некоторым запаздыванием) колебания пищевых запасов, таких как желудей дуба монгольского и орехов кедра (сосны) корейского. В годы, урожайные на кедровые орехи, кабаны концентрируются в кедрово-широколиственных лесах, при плодоношении дуба – в дубняках [6]. В случае неурожая численность кабана резко падает, животные мигрируют в другие биотопы в поисках лучших кормовых условий. Особенно губительным для популяции в такие годы является массовый выход животных на сельскохозяйственные угодья в поисках корма, поскольку там на них ведется бесконтрольная охота. Кроме неурожая основных кормов, причиной резких флуктуаций численности этого вида также является состояние снегового покрова [16]. В частности, в работе [12] было показано, что уменьшение численности кабана на территории Облученского района в период 2000–2005 гг. связано с высоким снежным покровом в зимы, предшествующие размножению, а увеличение числа особей, наоборот, соответствует низким значениям глу-

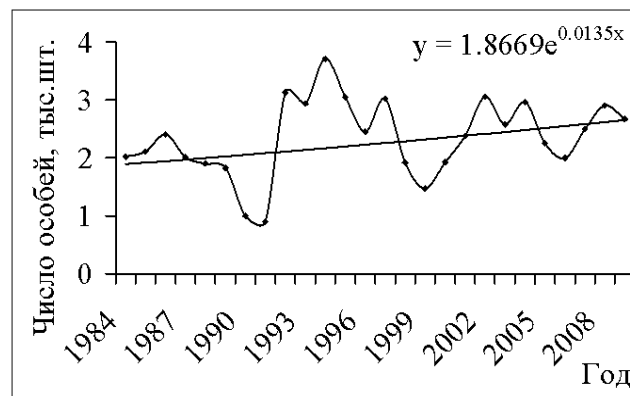


Рис. 2. Данные учета численности популяции кабана на территории ЕАО с 1984 по 2009 гг. и соответствующий экспоненциальный тренд

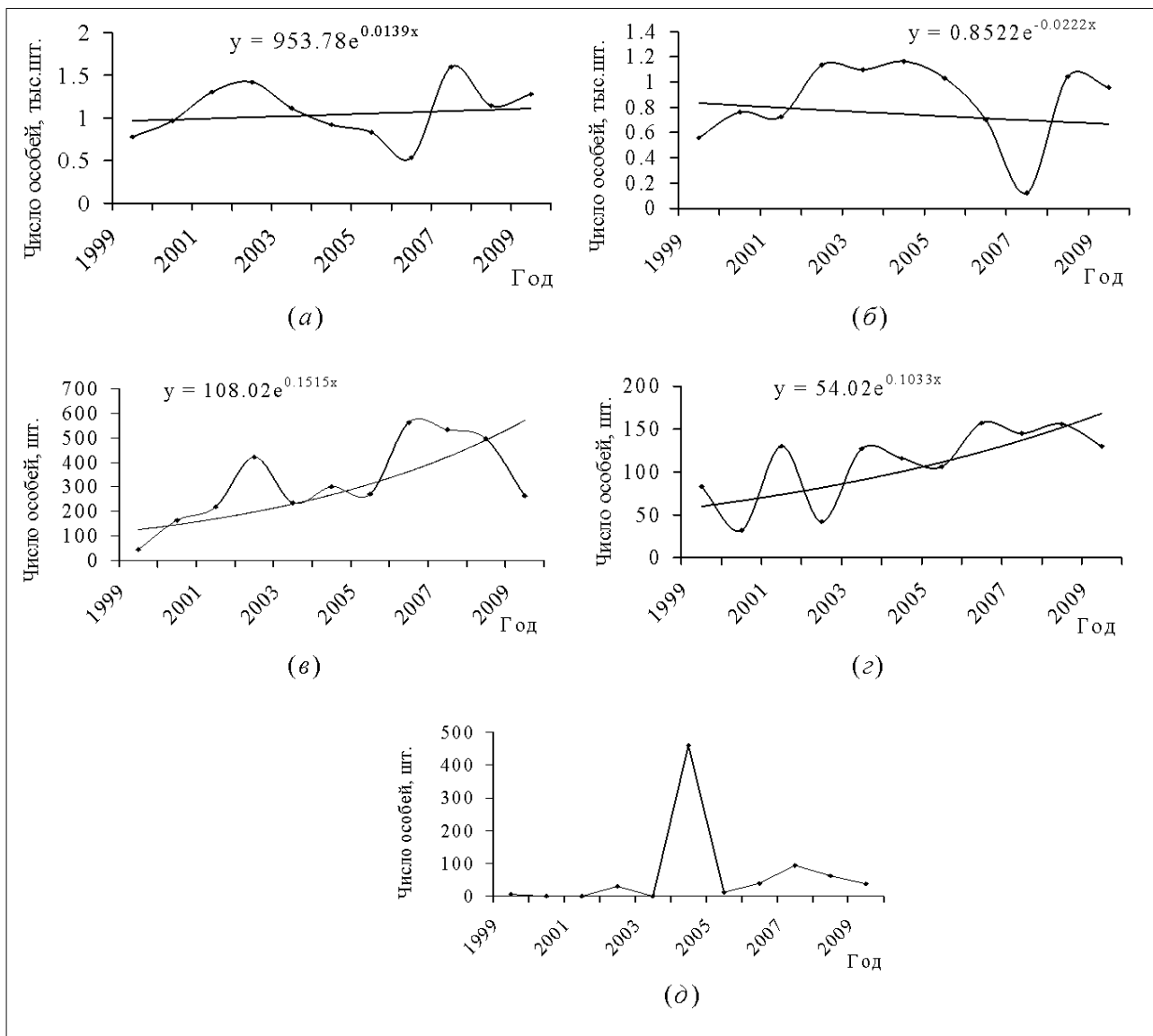


Рис. 3. Данные учета численности популяции кабана на территории (а) Облученского, (б) Октябрьского, (в) Биробиджанского, (г) Ленинского и (д) Смидовичского районов с 1999 по 2009 гг. и соответствующие им экспоненциальные тренды

бины снега. Более того, периодически среди животных вспыхивают эпизоотии, вследствие которых особи гибнут в больших количествах [3].

Территориальное распределение популяции кабана по районам области зависит от размещения типичных для него биотопов, их кормовых условий и состояния снежного покрова. Основное поголовье кабанов сосредоточено преимущественно в Облученском и Октябрьском районах (рис. 3 а, б), здесь кедрово-широколиственные и дубовые леса предоставляют этому виду наиболее благоприятные условия обитания [6, 7]. На территории Биробиджанского и Ленинского районов численность данного вида существенно ниже, чем в Облученском и Октябрьском (рис. 3 в, г). В равнинных частях Смидовичского района популяция кабана малочисленна, а в отдельные годы кабан отсутствует вовсе (рис. 3 д).

В исследуемый период на территории Облученского, Биробиджанского и Ленинского районов наблюдается тенденция роста, а в Октябрьском – тенденция сниже-

ния численности на фоне выраженных колебаний вокруг равновесного уровня, оцениваемого по моделям (3), (4) и (6), в Облученском районе около 1100 особей, Октябрьском – 900, Биробиджанском – 400 и Ленинском – 120 (табл. 1). Примечательно то, что эти оценки сопоставимы и близки по своим значениям, несмотря на различные оценки популяционных параметров (табл. 1, 2).

Заметим, что заселенность кабаном местообитаний, расположенных в пределах административных районов, не бывает стабильной (рис. 3) [3]. Тем не менее, выражаясь в терминах метапопуляционного подхода [11], метапопуляция кабана в ЕАО, по нашему мнению, представлена двумя центральными (ядерными) популяциями, обитающими на территории Облученского и Октябрьского районов, и тремя спутниковыми (Биробиджанским, Ленинским и Смидовичским) районами, населенными малочисленными популяциями. Так, в спутниковой зоне, представленной Смидовичским районом, в неблагоприятные годы субпопуляция может исчезать, когда же ус-

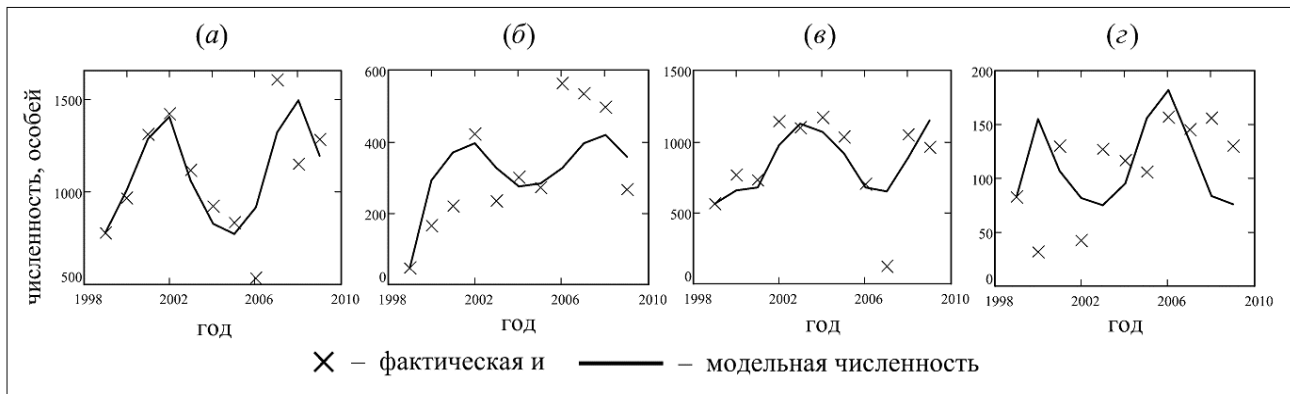


Рис. 4. Динамика численности локальных популяций кабана, обитающих на территории (а) Облученского, (б) Биробиджанского, (в) Октябрьского и (г) Ленинского районов ЕАО

ловия становятся более благоприятными, этот район вновь заселяется мигрантами из ядерной популяции, что выражается в скачкообразном изменении численности (рис. 3 д).

Согласно оценкам параметров модели Рикера (3), значения модельных равновесных и максимальных численностей для территории рассматриваемых районов практически совпадают, при этом модельная максимальная плотность ниже соответствующей учетной за указанный период. В связи с этим можно предположить, что, несмотря на высокие значения репродуктивного потенциала, численность популяции близка к пределу экологических возможностей данной территории.

Завышенные оценки репродуктивного потенциала (табл. 2), полученные по модели (4), фактически отражают степень плотностного регулирования численности местной популяции: чем выше значение коэффициента лимитирования, тем больше величина соответствующего коэффициента воспроизводства. Согласно этим оценкам лимитирующие факторы оказывают наибольшее воздействие (как биотической, так и абиотической природы) на развитие локальной популяции, обитающей в лесах Ленинского района, наименьшее – на субпопуляцию в лесной части Биробиджанского района.

Как видно из рис. 4, модель (4) вполне неплохо улав-

ливает общие тенденции динамики численности кабана и описывает её основные всплески.

Наиболее высокий показатель миграционной составляющей популяции кабана был получен для территории Облученского района. Здесь ежегодный условный процент иммигрирующих особей, вычисленный по модели Мальтуса с учетом миграции, близок к 96 % (в среднем 1070 особей). По-видимому, местная популяция активно пополняется за счет кабанов, мигрирующих из других районов области и с сопредельных территорий в поисках наиболее благоприятных кормовых и защитных условий обитания [3, 5].

Согласно оценкам, полученным по модели (4), доля особей, совершающих перемещения в пределах своего локального участка (Облученского района) и не участвующих в дальних миграциях, составляет 3 % от всей субпопуляции этого района (см. матрицу M_1 (7)).

Локальная популяция кабана, обитающая на территории Облученского района, пополняется преимущественно за счет особей, иммигрирующих с территории Октябрьского района (80 % или 720 особей от средней многолетней численности в Октябрьском районе). Также общее число животных этой субпопуляции увеличивает группа особей, мигрирующая с территории Биробиджанского района, а группа животных, составляю-

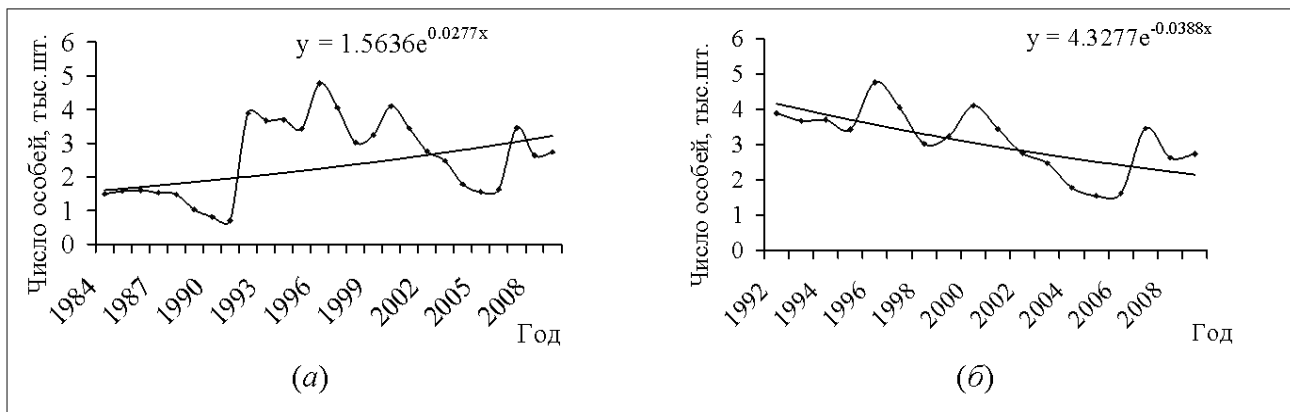


Рис. 5. Данные учета численности популяции изюбря на территории ЕАО (а) с 1984 по 2009 гг., (б) с 1992 по 2009 гг. и соответствующий экспоненциальный тренд

щая приблизительно 46 % (или 144 особей) от среднего количества кабанов в Биробиджанском районе, мигрирует на территорию Облученского.

Согласно модифицированной модели Мальтуса, условный годовой иммиграционный поток на территорию Октябрьского района составляет порядка 730 особей (около 82 % от равновесного значения). Основной поток мигрантов движется с территории Облученского (12 % 120 особей от средней численности субпопуляции, обитающей в лесных угодьях Облученского района) и Ленинского районов (98 % или 106 особей) (см. M_1). Возможно, в этот район также мигрируют и кабаны с территорий, граничащих с ЕАО.

Доля локальной популяции, совершающей небольшие перемещения в пределах лесных угодий Биробиджанского района, составляет 16 % от общей численности. В среднем ежегодный иммиграционный поток на эту территорию – около 60 % (214 особей) от равновесного значения (табл. 1). Опираясь на результаты моделирования (см. M_1), можно предположить, что основная часть мигрантов следует с территории Облученского района. Также на территорию Биробиджанского района перемещаются и особи из Октябрьского района.

В результате сопоставления оценок популяционных и миграционных параметров, вычисленных по модели (4), определено, что для местной популяции, обитающей

на территории Ленинского района, характерно максимальное воспроизводство и самый высокий миграционный отток особей по сравнению с миграционной активностью на других учетных территориях области. Как видно из оценок (7), эта субпопуляция пополняется преимущественно за счет мигрантов из лесной части территории Облученского района.

В популяции *изюбря* на территории ЕАО за период с 1984 по 2009 гг. происходил некоторый рост численности, регистрируемый на фоне нерегулярных колебаний (рис. 5 а). Однако если рассматривать данные с 1992 по 2009 гг. (рис. 5 б), то видно, что с 1992 г. наблюдается устойчивая тенденция снижения численности.

Самой высокой численностью изюбрей характеризуется Облученский район (рис. 6 а), лесные угодья которого предоставляют этому виду наиболее оптимальные условия существования. Именно эта часть популяции в основном пополняет численность всей метапопуляции на территории области, поскольку ее местообитание является труднодоступным для человека. Наиболее низкое количество особей этого вида наблюдается в Ленинском районе (рис. 6 в).

В исследуемый период 1999–2009 гг. на территории Облученского, Октябрьского и Ленинского районов наблюдается тенденция снижения численности, а на территории Биробиджанского – тенденция роста на фоне выраженных колебаний вокруг равновесного уровня, оце-

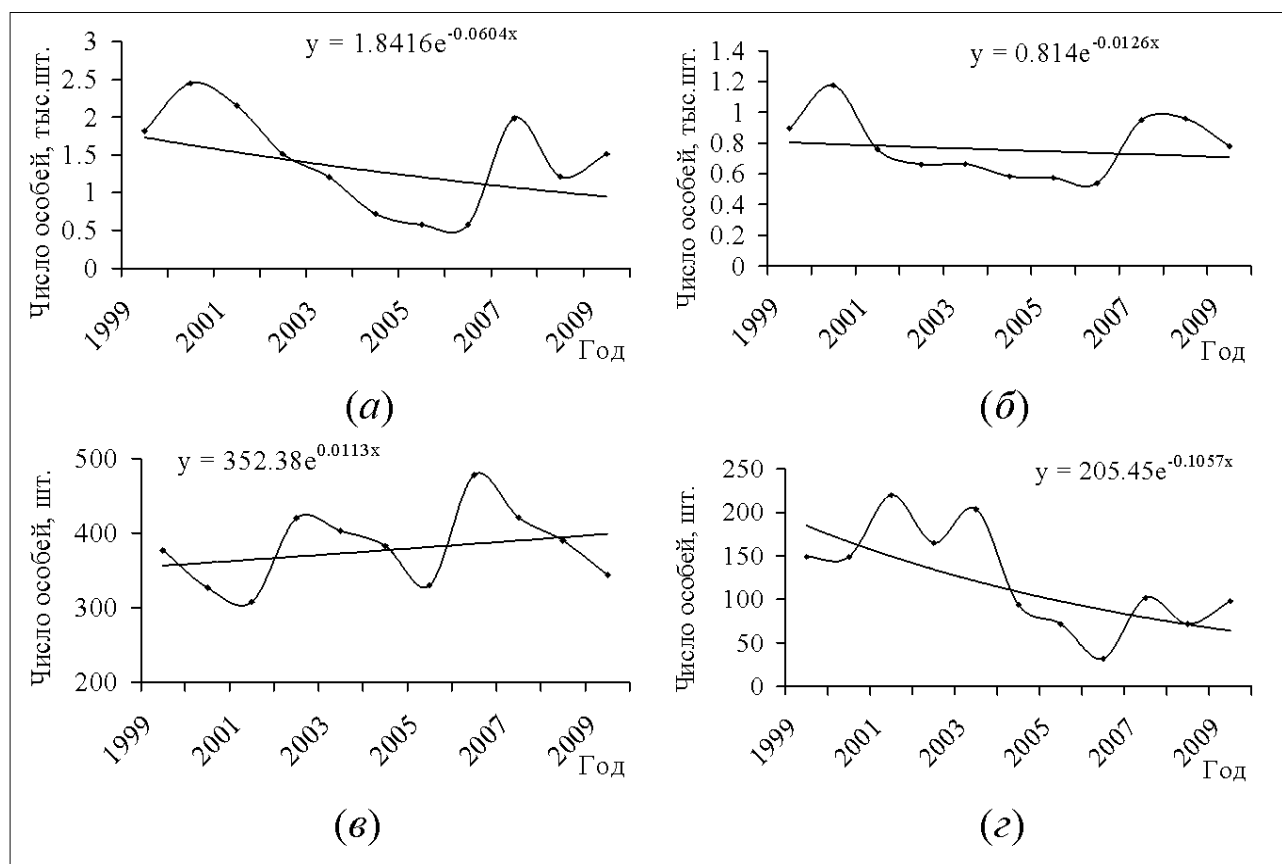


Рис. 6. Данные учета численности популяции изюбря на территории (а) Облученского, (б) Октябрьского, (в) Биробиджанского и (г) Ленинского районов с 1999 по 2009 гг. и соответствующие им экспоненциальные тренды

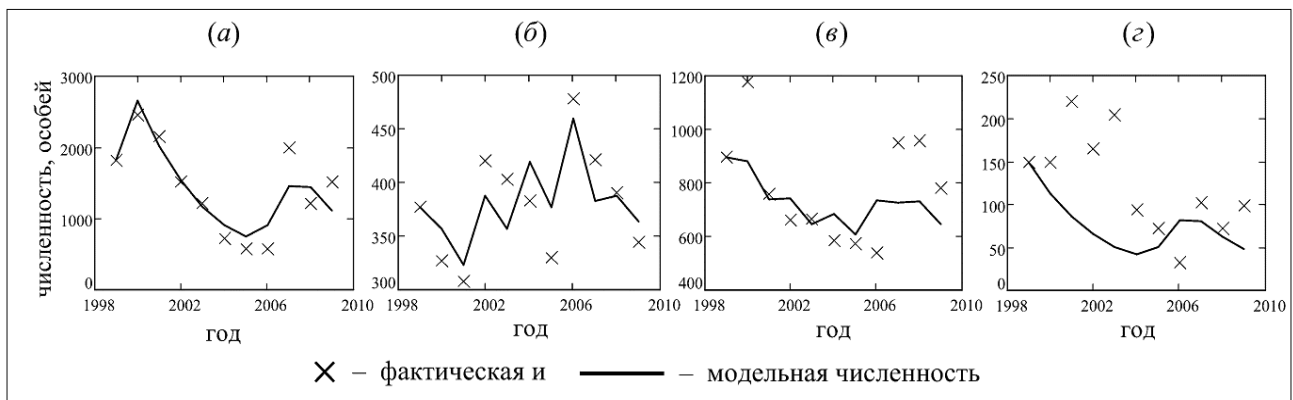


Рис. 7. Динамика численности локальных популяций изюбря, обитающих на территории (а) Облученского, (б) Биробиджанского, (в) Октябрьского и (г) Ленинского районов ЕАО

ниваемого в Облученском районе около 1560 особей, Октябрьском – 760, Биробиджанском – 380 и Ленинском – 120.

В целом по ЕАО и территориям ее районов максимально учетная численность, наблюдаемая за рассматриваемый период, ниже максимально возможной модельной численности (табл. 1). Это позволяет сделать вывод, что здесь весьма ограничена экологическая ниша и мала предельная численность, которая может быть обеспечена ресурсами в равновесном режиме [16].

Согласно литературным источникам, в течение года изюбри совершают периодические перемещения из одних биотопов в другие [6]. Считается, что главным фактором, определяющим активность и предел распространения вида по типам угодий, является высота и плотность снежного покрова, так как изюбрь с трудом переносит рыхлый снег даже в 50–60 см [5, 7, 15]. В работе [12] показано, что колебания глубины снега существенно определяют динамику данного вида в Облученском и Октябрьском районах.

На рис. 7 приведены графики фактической и модельной численности локальных популяций изюбря, обитающих на территории четырех районов ЕАО.

Согласно оценкам популяционных (табл. 2) и миграционных параметров (см. матрицу M_2 (8)), полученным по модели (4), территории с максимальным воспроизводством популяции изюбря, в частности, Ленинский и Облученский районы характеризуются высоким миграционным оттоком особей. При этом особи из лесных угодий Ленинского района преимущественно мигрируют на территорию Облученского, а животные с Облученского – в леса Ленинского района. Таким образом, происходит постоянный взаимообмен в рамках сезонных миграций. Кроме того, популяция, обитающая на территории Ленинского района, совершает перемещения на территории Биробиджанского (4 %) и Октябрьского (18 %) районов.

Также установлено, что на территории Биробиджанского района изюбрь характеризуется минимальным воспроизводством, при этом стабильная численность поддерживается как за счет местной популяции, так и благодаря иммигрантам. В Биробиджанский район особи мигрируют с пограничных территорий Облученско-

го (5 %) и Ленинского (5 %) районов. По оценкам модели (4), 99 % особей от местной популяции совершают перемещения в границах своего локального участка.

Заключение

Таким образом, показано, что местные популяции кабана мигрируют с большей интенсивностью, чем популяции изюбря. При этом кабаны способны к широким миграциям на дальние расстояния в поисках малоснежных участков, пищи и других оптимальных условий среды. К аналогичным выводам приходят при исследовании состояния и динамики копытных на других территориях [2, 17].

Основные направления миграций субпопуляций кабана выглядят следующим образом: из лесов Биробиджанского и Октябрьского районов особи мигрируют преимущественно в лесные угодья Облученского района, отсюда они совершают перемещения на территорию Ленинского района, а из Ленинского – в Октябрьский. Среди субпопуляций кабана наименее мигрирующей является та часть популяции, которая обитает на территории Биробиджанского района.

К субпопуляциям изюбря, совершающим в основном небольшие перемещения в пределах своего локального участка, относятся группы особей на территориях Биробиджанского и Октябрьского районов. Основные пути их миграции следуют из Облученского района в Ленинский, из Ленинского – в Облученский. Кроме того, существуют миграционные потоки из Облученского и Ленинского районов в Биробиджанский.

В результате сопоставления оценок популяционных и миграционных параметров показано, что территории с максимальным воспроизводством характеризуются высоким миграционным оттоком особей. В частности, для популяции кабана такими территориями являются Ленинский и Октябрьский районы, для изюбря – Ленинский и Облученский.

Показано, что оценки равновесных численностей субпопуляций кабана и изюбря, полученные по моделям Рикера, метапопуляционной модели и модифицированного варианта модели Мальтуса, сопоставимы и близки по своим значениям, несмотря на различные оценки популяционных параметров. В связи с этим можно говорить об адекватности всех используемых модельных под-

ходов к описанию динамики копытных.

Исследования проведены при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 09-04-00146-а, № 11-01-98512-р_восток_а) и ДВО РАН (проекты № 09-1-П23-13, №09-1-ОБН-12, № 09-III-A-09-498).

ЛИТЕРАТУРА:

1. Безручко Б.П., Прохоров М.Д., Селезнев Е.П. Виды колебаний, мультистабильность и бассейны притяжений аттракторов симметрично связанных систем с удвоением периода // Изв. вузов «Прикладная нелинейная динамика». 2002. Т. 10, № 4. С. 47–67.
2. Игнатова Н.К., Христофорова Н.К., Чаус Н.А. Динамика численности кабана и косули в заказниках и охотничьих хозяйствах юго-запада Приморского края // Исследовано в России. 2004. № 107. С. 1149–1161.
3. Крупные хищники и копытные звери. М.: Лесная промышленность, 1978. 295 с.
4. Кулаков М.П., Фрисман Е.Я. Синхронизация 2-циклов в системе симметрично связанных популяций, запас–пополнение в которых описывается функцией Рикера // Изв. вузов «Прикладная нелинейная динамика». 2010. Т. 18, № 6. С. 25–41.
5. Кучеренко С.П. Звери у себя дома. Хабаровск: Кн. изд., 1979. 432 с.
6. Кучеренко С.П. Копытные млекопитающие Амуро–Уссурийского региона // Животный мир и охотничье хозяйство Дальнего Востока / под ред. Г.Ф. Бромлея. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 97–125.
7. Медико-экологический атлас Хабаровского края и Еврейской автономной области. Автор-составитель атласа В.И. Волков. Хабаровск: ФГУП «488 ВКФ», 2005. 112 с.
8. Наземные млекопитающие Дальнего Востока. Определитель. М.: Наука, 1984. 358 с.
9. Пиковский А., Розенблом М., Куртес Ю. Синхронизация. Фундаментальное нелинейное явление. М.: Техносфера, 2003. 580 с.
10. Поздняков М.В., Савин А.В. Особенности мультистабильных режимов несимметрично связанных логистических отображений // Изв. вузов «Прикладная нелинейная динамика». 2010. Т. 18, № 5. С. 25–54.
11. Примак Р. Основы сохранения биоразнообразия / пер. с англ. О.С. Якименко, О.А. Зиновьевой. М.: Изд-во научного и учебно-методического центра, 2002. 256 с.
12. Ревуцкая О.Л. Анализ влияния высоты снежного покрова на динамику численности диких копытных (на примере Еврейской автономной области) // Региональные проблемы. 2009. № 12. С. 8–15.
13. Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
14. Фетисов Д.М., Калинин А.Ю., Рубцова Т.А. Природные ландшафты Еврейской автономной области и их представленность на особо охраняемых природных территориях // Региональные проблемы. 2009. № 12. С. 35–36.
15. Формозов А.Н. Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР. 2-е изд. М.: МГУ, 1990. 287 с.
16. 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.
17. Чаус Н.А., Игнатова Н.К., Христофорова Н.К. Состояние популяций крупных копытных животных на юго-западе приморского края // Исследовано в России. 2004. № 49. С. 523–533.
18. Ilkka A., Hanski I., Oscar E. Gaggiotti. Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations. Academic Press, 2004. 696 p.
19. Kaneko K. Clustering, coding, switching, hierarchical, ordering, and control in network of chaotic elements // Physica D. 1990. Vol. 41, № 2. P. 137–172.

We propose and research a coupled lattice model for the description of spatial-temporal metapopulation dynamics. The local dynamics of each subpopulation is described by a map based on the Ricker stock–recruitment model. We have got estimations of the reproductive potential and migration intensity flows for each subpopulation of the ungulates, living in the territory of the Jewish Autonomous Region.

Key words: space-time population dynamics, Ricker model, metapopulation, migration, coupled map lattices.