

ФГАОУ ВО «Российский государственный профессионально-педагогический университет» (филиал в г. Нижний Тагил), Россия  
ФГБОУ ВО «Марийский государственный университет», Россия  
ФГБОУ ВО «Уфимский университет науки и технологий», Россия  
ФГБУН «Институт экологии растений и животных» Уральского отделения Российской академии наук, Россия  
ФГБУН «Ботанический сад» Уральского отделения Российской академии наук, Россия  
Институт ботаники Министерства науки и образования Азербайджанской Республики, Азербайджан  
Самаркандский государственный университет имени Шарафа Рашидова, Узбекистан  
Таджикский национальный университет, Таджикистан

## **СБОРНИК МАТЕРИАЛОВ**

**ХIII ВСЕРОССИЙСКОГО ПОПУЛЯЦИОННОГО СЕМИНАРА  
С МЕЖДУНАРОДНЫМ УЧАСТИЕМ  
ПАМЯТИ Н.В. ГЛОТОВА  
(К 85-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)**

# **ПРОБЛЕМЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ**

Нижний Тагил  
2024

*Куликов С. Н.* В гостях у Тимофеевых-Ресовских : Документально-поэтический сборник / Издательские решения, 2022. 326 с.

*Тимофеев-Ресовский Н. В.* Воспоминания: Истории, рассказанные им самим, с письмами, фотографиями и документами / сост. и ред. Дубровина Н. - М.: Согласие, 2000. 880 с.

*Тимофеев-Ресовский Н. В.* Генетика, эволюция, значение методологии в естествознании. Лекции, прочитанные в Свердловске в 1964 году. Екатеринбург: Токмас-Пресс, 2009. 240 с.

УДК 574:574.3:599.323.4

*Кшнясев И. А.*

*Институт экологии растений и животных УрО РАН  
г. Екатеринбург, Россия*

## **ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ: НЕСТАЦИОНАРНОСТЬ И НЕЛИНЕЙНОСТЬ, ХАОС И АНТИХАОС, ЦИКЛЫ И СИНХРОНИЗАЦИЯ**

Предложен алгоритм реконструкции «закона динамики» по данным наблюдений. Метод основан на синтезе идей и методов: модели пространства состояний, операторной теории Купмана-фон Неймана, теории автоматического управления, фильтра Калмана, статистического аппарата теорий общей и обобщенных линейных моделей.

**Ключевые слова:** статистическое моделирование, численность и логарифм кратности её изменения, биоценотическая регуляция, эндо- и экзогенные факторы.

*Kshnyasev I. A.*

*Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS  
Ekaterinburg, Russia*

## **POPULATION DYNAMICS: NONSTATIONARITY & NONLINEARITY, CHAOS & ANTICHAOS, CYCLES & SYNCHRONIZATION**

For the sake of reconstruction a «law of population dynamics» based upon observational data, an algorithm is proposed. The method is based upon a synthesis of ideas and methods: state space representation, Koopman–von Neumann operator theory, automatic control, Kalman filter, general & generalized linear models.

**Key words:** statistical modelling, population density, logarithmic rate of change, biocenotic regulation, endo- and exogenous factors.

Межгодовая изменчивость численности и структуры популяций – классическая проблема экологии на протяжении целого века и не нуждается в специальном обосновании своей актуальности. В настоящей работе рассмотрены некоторые формальные подходы к задачам статистического моделирования наблюдаемой динамики популяций и её прогноза.

Материалами для исследования послужили результаты многолетних учётов «численности» мелких млекопитающих (ММ) на стационарных линиях ловушек (Кшнясев, Давыдова, 2021).

Наблюдаемая плотность («численность») населения – неотрицательная величина, а её прирост (в силу дискретности особей) представляет собой мультипликативный процесс, то первым шагом (в нашем 偉大的進行曲) будет переход из шкалы отношений (ограниченной 0–1) в шкалу интервалов. Уже на этом шаге возникает задача выбора удобной и однозначной функции для преобразования результатов измерения. Традиционное решение – использование такой функции –  $g(y)$ , которая обеспечивает максимум отношения правдоподобия (критерии типа Вальда, Вуонга, Акаике, Маллоуза, преобразование типа Бокса-Кокс и проч.) и максимальную мощность. Для бинарных данных –  $y$ , какими являются результаты отловов ММ ( $n_1$  – поимки и  $n_0$  – пустые ловушки), можно выбрать: логит –  $g(y) = \ln(n_1/n_0) = \ln[p/(1-p)]$ , пробит –  $g(y) = \Phi^{-1}(p)$ , лог-лог –  $g(y) = -\ln[-\ln(p)]$ , комплементарное-лог-лог –  $g(y) = \ln[-\ln(1-p)]$ , арксинус –  $g(y) = \arcsin(2p-1)$  и др. Итак (очевидные индексы опущены):

$$Z = g(y) \quad (1)$$

$$\Delta = Z_k - Z_{k-1} \quad (2)$$

$$E(\Delta) = f(Z_{k-\tau}) + \zeta = \mathbf{XB} + \zeta \quad (3)$$

$$E(\Delta) = \mathbf{XB} + \{\Omega\Delta + \varepsilon\} \quad (3')$$

$$E(Z_k) = Z_{k-1} + E(\Delta) \quad (4)$$

$$y = g^{-1}(Z) \quad (5)$$

Где мы последовательно:

(1) перешли из мультипликативной в аддитивную шкалу (например, лог-шансы), см. рис. 1;

(2) перешли к  $\Delta$  – «скорости» (логарифм отношения шансов), что позволяет визуализировать состояния системы – плотности населения и её изменения на следующем шаге в проекции на фазовую плоскость, см. рис. 2;

(3) получили оптимальные оценки ожидаемых «приростов», зависящих от плотности –  $X$  в предшествующий(е) ( $k-\tau$ ) отсчёт(ы). В этом случае может быть использована простая линейная регрессия или полином, а для оценки тренда – локальное сглаживание, сплайн. Здесь же могут быть учтены и  $\Omega\Delta$  – эффекты экзогенных: независимых от плотности абиотических (погодных) и биоценологических (корма, хищники, ...) факторов (3'). В противном случае, они войдут в остатки –  $\zeta$ ;

(4) ожидаемую оценку состояния  $E(Z_k)$  на следующем шаге получаем простым суммированием предыдущего состояния –  $Z_{k-1}$  и  $E(\Delta)$  – ожидаемого его изменения;

(5) возвращаемся (при необходимости) в исходную шкалу. Доверительные интервалы (ДИ) могут быть получены заменой точечных оценок нижним и верхними границами ДИ (или – более либерально – из числа попыток и предсказываемого числа успехов).

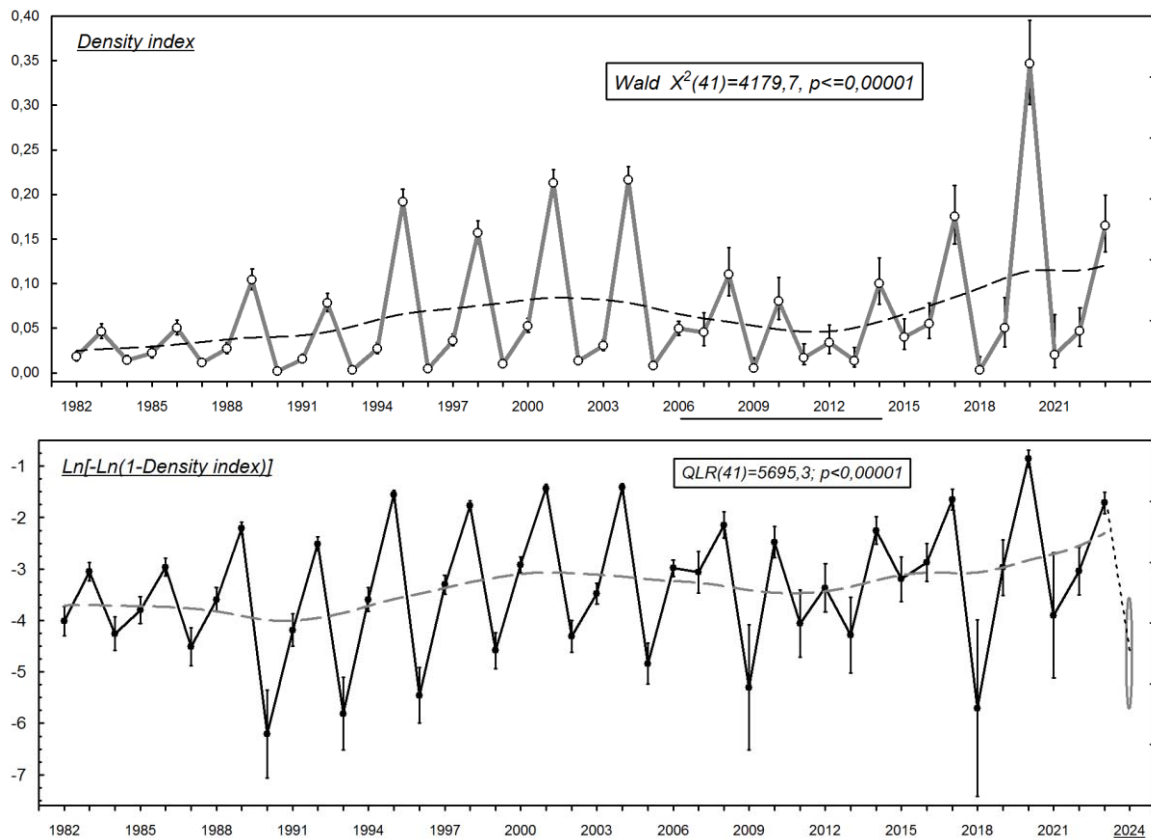


Рис. 1. Многолетняя динамика оценок (усы – 95% ДИ) плотности населения ММ весной. Верхняя панель – «арифметический» масштаб оси ординат и статистика Вальда для логит-преобразованной частоты поимок (штриховая линия – LOWESS – тренд); нижняя панель – то же, но, – комплементарное лог-лог преобразование частоты поимок + прогноз на весну 2024 г. Средний Урал, Висимский заповедник, 1982-2023 гг.

Как показано на рисунке 1, наблюдаемая многолетняя динамика населения ММ («популяционные циклы») не является стационарной ни по среднему значению (очевиден колебательный тренд), ни по амплитуде (хотя логарифмирование и заметно стабилизирует дисперсию), ни по периоду и фазе («аритмия» в 2007-2015 гг.). Зависимость логарифма кратности прироста от индекса плотности (рис. 2), только очень грубо может аппроксимироваться прямой, адекватнее использовать полином 4–5 степени (или сплайн) имеющим вид ступеньки, с порогом, оценкой которого будет служить абсцисса  $y=0$  – стационарного состояния (СС). Любой вид

аппроксимации свидетельствует о неустойчивости СС, так как тангенс угла наклона прямой в точке пересечения с  $y=0$ :  $-1,69$  (95% ДИ:  $-1,96 - -1,31$ ) значительно меньше минус единицы. Более того, мы можем уверенно «поставить диагноз» характеру динамики исследуемой системы как Д-хаос, предпосылками чего является высокая плодовитость ММ и продолжающийся рост численности (т.е. неэффективность самоингибирования) при её средних значениях (см. рис. 2).

При сверхпороговых плотностях ММ наблюдаем «Reset» системы, который может быть приписан запаздывающему численному отклику специализированных хищников (Kshnyasev, Davydova; 2010). Подобный сценарий может многократно повторяться с небольшим «тремором», возможно, вследствие и «непрецезионности» измерений. В состояниях, далёких от СС, система оказывается не чувствительна к эффектам неучтённых факторов (видим лишь легкую модуляцию). В 2006-2007 гг., её траектория покинула «обычную колею», и для возвращения на типичную орбиту потребовалось порядка десяти лет. Компонентами «антихаоса» служат: наличие верхней и нижней асимптот и пороговый характер (крутая ступенька) функции, описывающей зависимость от плотности (рис. 2).

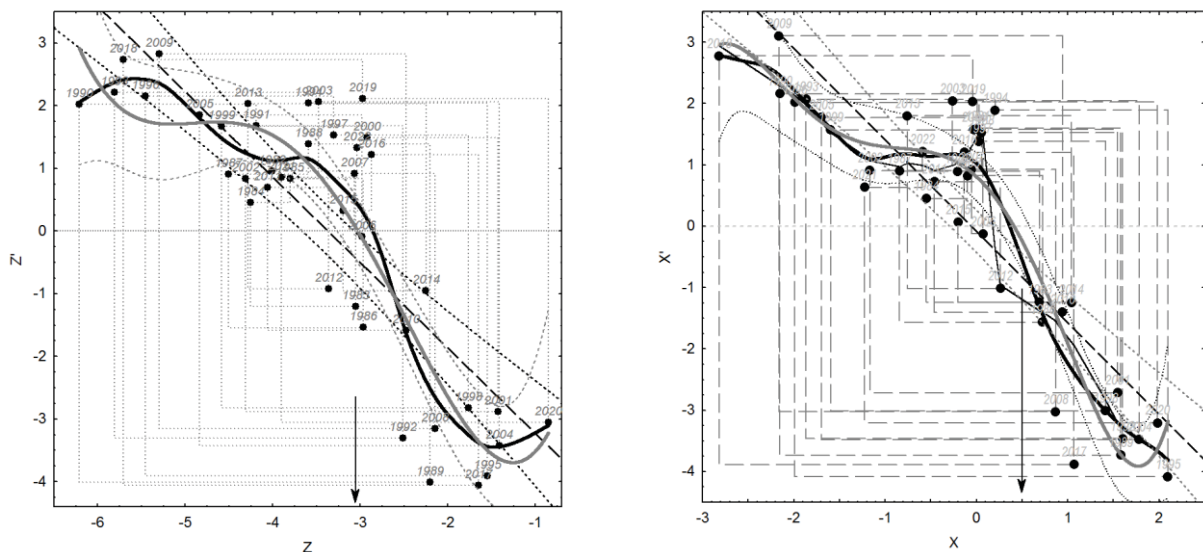


Рис. 2. Динамика населения ММ – проекция в фазовую плоскость – «плотность – её изменение». Слева – исходные, к-лог-лог преобразованные данные, справа – то же, но, тренд удалён. Аппроксимация зависимости от плотности: линейной и нелинейными функциями. Стрелочка – оценка СС. Средний Урал, Висимский заповедник, 1982-2023 гг.

На рисунке 3, представлено сечение траекторий исследуемой системы плоскостью «скорость–ускорение», видим, что ни одна из изображающих точек ни разу за период наблюдений не попадает в точку равновесия, что ещё раз свидетельствует о неустойчивости СС и сверхкомпенсирующем характере регуляции плотности населения ММ.

Нестационарность может существенно маскировать когерентность или синхронизацию (эффект Гюйгенса) многолетних колебаний численности на удалённых участках наблюдений (рис. 4). Так, корреляция для двух исходных временных рядов наблюдений (в Висимском заповеднике и на биостанции УрФУ, дистанция – 150 км) оказалась слабой  $\cos(R1) = 0,28$  и не значимой. Удаление тренда из второго (очень нестационарного) ряда приводит к новой оценке –  $\cos(R2) = 0,45$ ,  $p = 0,01$ . Использование же рядов скорости изменения численности (даже без предварительного удаления тренда) свидетельствует о существенной когерентности многолетней изменчивости ММ на двух удалённых участках  $\cos(Q) = 0,50$ ,  $p = 0,004$ . В качестве правдоподобного агента, согласующего многолетнюю динамику ММ, может быть предложен синхронизирующий (даже слабый!) эффект устойчивых форм глобальной циркуляции атмосферы, проявляющийся в согласованности межгодовой изменчивости количества осадков и тепла на крупных участках земной поверхности.

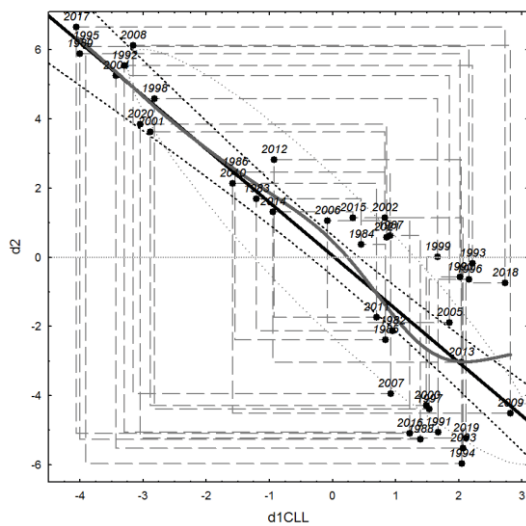


Рис. 3. Динамика населения ММ – проекция в фазовую плоскость – «ускорение – скорость»:  $y = 0,045 - 1,54x$ ;  $r = -0,88$ ;  $p < 0,0001$ . Средний Урал, Висимский заповедник, 1982-2023 гг.

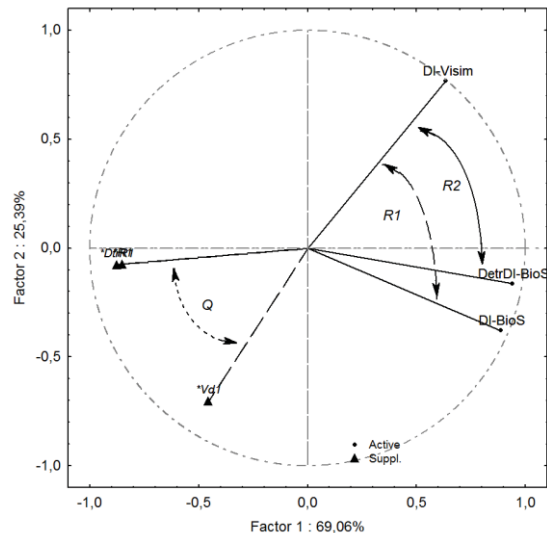


Рис. 4. Оценка зависимости от плотности и синхронности  $r_{ij} = \cos(\varphi_i)$  рядов численности и рядов логарифма кратности её изменения для двух участков учётов ММ. Средний Урал, Висимский заповедник и биостанция УрФУ, 1991-2022 гг.

*Работа выполнена в рамках госзадания (122.021.0000.85.1), ранее была поддержана РФФИ (10-04-0165). Автор выражает искреннюю признательность коллегам: Ю. Ф. Марину, Ю. А. Давыдовой, Н. Ф. Черноусовой за многолетнее сотрудничество.*

### ПРИМЕЧАНИЯ

*Кшнясев И. А., Давыдова Ю. А. Популяционные циклы и синдром Читти // Экология. 2021. № 1. С. 51–57.*

*Kshnyasev I. A., Davydova Yu. A. Bewertung der Verzögerung der Anzahl von Mauswiesel *Mustela nivalis* (Linnaeus, 1766) nach der Zunahme der Dichte von Klein Säugetieren // Beiträge zur Jagd- und Wildforschung, 2010. Bd. 35. P. 231–235.*

УДК 574.3:599.363:592

*Лукьянова Л. Е.<sup>1</sup>, Ухова Н. Л.<sup>2</sup>, Городилова Ю. В.<sup>1</sup>*

*<sup>1</sup>Институт экологии растений и животных УрО РАН  
г. Екатеринбург, Россия*

*<sup>2</sup>Висимский государственный природный биосферный заповедник  
г. Кировград, Россия*

## **ОБИЛИЕ МАЛОЙ БУРОЗУБКИ (*SOEX MINUTUS* L., 1766) И НАПОЧВЕННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ОТЛИЧАЮЩИХСЯ БИОТОПИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ ЗАПОВЕДНОЙ ТЕРРИТОРИИ СРЕДНЕГО УРАЛА**

Изучали население малой бурозубки и ее потенциальную кормовую базу – беспозвоночных-герпетобионтов в четырех биотопах Висимского заповедника, подвергшихся в разной степени влиянию природных катастрофических явлений (ветровал и пожары). Бурозубок и беспозвоночных учитывали ловушками Барбера, расставленными в линию в каждом биотопе. Значения обилия малой бурозубки расположились в следующем ряду по убыванию: 1 – ненарушенный биотоп, 2 – биотоп, нарушенный ветровалом и двумя пожарами, 3 – частично нарушенный биотоп и 4 – биотоп, нарушенный ветровалом и одним пожаром. Доминирующими по обилию в сравниваемых биотопах оказались пауки, жуужелицы и стафилиниды. Наиболее высокими значениями численности отличались пауки и стафилиниды в ненарушенном биотопе, а обилие жуужелиц, напротив, в этих биотопических условиях было наименьшим.

**Ключевые слова:** обилие, малая бурозубка, напочвенные беспозвоночные животные, Висимский заповедник, ветровал, пожар.

*Lukyanova L. E.<sup>1</sup>, Ukhova N. L.<sup>2</sup>, Gorodilova Ju. V.<sup>1</sup>*

*<sup>1</sup>Institute of Plant and Animal UB RAS  
Ekaterinburg, Russia*

*<sup>2</sup>Visimsky State Natural Biosphere Reserve  
Kirovgrad, Russia*

## **ABUNDANCE OF PYGMY SHREW (*SOEX MINUTUS* L., 1766) AND GROUND INVERTEBRATES IN DIFFERENT BIOTOPIC CONDITIONS OF THE RESERVED TERRITORY IN MIDDLE URAL**