

УДК: 574.34

## **Влияние соотношения полов на динамику численности двухвозрастной популяции**

**Ревуцкая О.Л.<sup>a,1</sup>, Кулаков М.П.<sup>b,1</sup>, Неверова Г.П.<sup>c,1,2</sup>, Фрисман Е.Я.<sup>d,1</sup>**

<sup>1</sup>*Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан, Россия*

<sup>2</sup>*Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия*

**Аннотация.** В работе развивается и исследуется простая математическая модель, в рамках которой удастся одновременно проследить формирование возрастной и половой структур и явно учесть асимметричность влияния полов на демографические и эволюционные процессы. Предполагается, что рождаемость зависит от соотношения численностей полов и количества формируемых пар. Регуляция численности осуществляется путем лимитирования выживаемости молодежи, когда с ростом численностей половозрастных классов наблюдается уменьшение выживаемости неполовозрелых особей. Найдены условия устойчивого развития популяции в параметрическом пространстве исследуемой модели. Проведен детальный анализ взаимосвязей между числом новорожденных и численностью зрелых самок и самцов. Показано, что при численном превосходстве самок рост репродуктивных возможностей самцов приводит к увеличению численности новорожденных особей. При этом с ростом выживаемости самок и доли новорожденных самок, а также с падением выживаемости самцов приплод имеет общую тенденцию изменения численности с представителями того пола, численность которого меньше. Продемонстрировано, что излишняя асимметричность полов ведет к снижению воспроизводства у полигамных видов. Подробно исследованы сложные сценарии переходов между различными режимами динамики численности популяции, которые обусловлены не только изменениями популяционных параметров, определяющих интенсивность воспроизводства, выживаемости и саморегуляции, но и особенностями процесса образования брачных пар. Обнаружено, что в параметрическом пространстве модели возникают области мультистабильности, в которых вариация начального условия может привести к реализации либо одного динамического режима, либо другого. Следовательно, даже небольшая вариация текущей численности, ведущая к изменению соотношения численностей полов, усложняет поведение популяции и может привести к кардинальной смене наблюдаемого динамического режима.

**Ключевые слова:** математическое моделирование, популяционная динамика, возрастная и половая структуры, саморегуляция, динамические режимы, мультистабильность.

---

<sup>a</sup>oksana-rev@mail.ru

<sup>b</sup>k\_matvey@mail.ru

<sup>c</sup>galina.nev@gmail.com

<sup>d</sup>frisman@mail.ru

**ВВЕДЕНИЕ**

Большинство природных популяций демонстрирует сложный характер динамики: отмечаются периодические и нерегулярные колебания, а также переходы от одного динамического режима к другому, например, смена длины наблюдаемого цикла [1, 2]. Как правило, флуктуации численности являются результатом изменений половозрастной структуры популяции, вызванных совокупным воздействием факторов внешней среды и механизмов саморегуляции. При этом вариация соотношения полов год от года может привести к существенным колебаниям скорости роста и соответственно численности популяции.

Половозрастная структура и характер популяционной динамики связаны с параметрами, определяющими тип «брачных отношений» и роль самцов в процессе воспроизводства [3, 4]. Известно, что изменение соотношения полов более существенно влияет на динамику моногамных видов, поскольку любое отклонение от равного соотношения снижает воспроизводство популяции. Для видов с полигамной системой размножения характерна другая, отличная от моногамии, демографическая взаимосвязь между воспроизводством и соотношением полов. При полигинии, характерной для большинства приматов, копытных и ластоногих, максимальная производительность может наблюдаться при меньшем числе самцов и большем количестве самок, а при полиандрии (некоторые виды рыб, птиц и др.) – наоборот, при меньшем числе самок и большем количестве самцов [5].

Более того, в природе встречаются ситуации, когда вариация количественного соотношения самок и самцов в сторону одного из полов приводит к переходу от моногамии к полигамии или даже полиандрии. Так у некоторых видов птиц и млекопитающих моногамия сочетается с другими формами брачных отношений [6]. В данных случаях переход к полигамии служит некоторым адаптационным механизмом, направленным на увеличение численности потомства, что позволяет говорить о том, что система размножения является достаточно гибкой популяционной характеристикой, которая базируется на социальной структуре популяции и репродуктивной тактике отдельных особей с учетом изменяющихся экологических условий. В связи с этим, важно учитывать и исследовать влияние асимметричности полов на процессы воспроизводства и, следовательно, динамику популяции в целом.

Данная работа развивает предшествующие авторские исследования [7–9] и посвящена изучению влияния соотношения численностей полов на характер динамического поведения популяции с учетом внутривидовых механизмов регуляции роста ее численности методами математического моделирования. Для учета вклада обоих полов в процесс воспроизводства мы исходили из представлений, согласно которым рождаемость зависит от соотношения численностей половозрелых самок и самцов и может быть описана при помощи функции образования пар [10–12]. Как оказалось, в зависимости от биологии вида формализация функции образования пар может весьма отличаться. В ходе теоретических исследований соответствующих моделей было показано, что на характер динамики популяции существенно влияют такие факторы, как средний размер гарема у полигамных видов, плотностно-зависимая регуляция численности, конкурентная борьба самцов за самку, особенности территориального распределения самок и самцов и др. [12, 13]. В рамках прикладных исследований модели с функцией образования пар успешно применяются для анализа и описания динамики численности насекомых, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих [10, 14–16].

В результате предлагаемая математическая модель динамики численности популяции с половозрастной структурой учитывает 1) зависимость рождаемости от соотношения численностей самцов и самок (количества формируемых «брачных» пар) и 2) плотностно-зависимую регуляцию выживаемости молоди, когда с ростом

численностей половозрастных классов наблюдается убыль выживаемости неполовозрелых особей. Такая постановка задачи позволяет исследовать качественное изменение динамического поведения популяции в зависимости от уровня различий характеристик полов, определяющих процессы выживания и воспроизводства, а как следствие соотношение полов.

## ОПИСАНИЕ МОДЕЛИ

Рассмотрим динамику численности популяции, которая может быть представлена совокупностью трех групп: младшей, включающей неполовозрелых особей, и двух старших, представленных самками и самцами, участвующими в размножении. Обозначим численности выделенных групп через  $P$  ( $P > 0$ ),  $F$  ( $F > 0$ ) и  $M$  ( $M > 0$ ), соответственно, и будем рассматривать их в качестве переменных модели. За временной шаг моделирования будем принимать промежуток между сезонами размножения, в течение которого численность популяции изменяется вследствие воспроизводства младших возрастов, перехода особей младшего возраста в старшие и выживания особей старших возрастов. Процессы изменения численности характеризуются следующими величинами:  $a$  ( $a > 0$ ) – коэффициент рождаемости (среднее число потомков, приходящихся на одну брачную пару),  $\delta$  ( $0 < \delta < 1$ ) – доля самок среди новорожденных,  $w_1$  ( $0 \leq w_1 \leq 1$ ) и  $w_2$  ( $0 \leq w_2 \leq 1$ ) – выживаемости неполовозрелых, а  $s$  ( $0 \leq s \leq 1$ ) и  $v$  ( $0 \leq v \leq 1$ ) – выживаемости половозрелых самок и самцов, соответственно. Динамику численности выделенных половозрастных групп можно описать системой трех рекуррентных уравнений

$$\begin{cases} P_{n+1} = a \cdot c(F_n, M_n) \\ F_{n+1} = \delta w_1 P_n + s F_n \\ M_{n+1} = (1 - \delta) w_2 P_n + v M_n \end{cases}, \quad (1)$$

где  $n$  – номер сезона размножения,  $c(F, M)$  – функция образования пар.

Предполагается, что число образованных пар  $c$  зависит от соотношения численностей самок и самцов в популяции, и может быть описано при помощи следующей функции [10–12]:  $c(F_n, M_n) = 2F_n M_n / (F_n / h + M_n)$ , где  $h$  характеризует тип брачных отношений в популяции и соответствует среднему размеру гарема. Ясно, что величина коэффициента  $h$  определяется видовыми особенностями и характеризует половую активность самцов: чем больше  $h$ , тем больше самок они могут оплодотворить, и тем меньше их требуется для поддержания высокого коэффициента рождаемости. Для того чтобы в рассматриваемой модели избежать завышение уровня рождаемости для популяций, в которых самки способны давать потомство лишь однажды за сезон размножения, функцию образования пар можно преобразовать к виду [17]:

$$c(F_n, M_n) = \min(F_n, 2F_n M_n / (F_n / h + M_n)). \quad (2)$$

Величина минимума зависит здесь от соотношения численностей половозрелых самок и самцов. Условие переключения функции (2) соответствует балансу полов в популяции и имеет вид:  $F = hM$ . При моногамии гендерный баланс достигается при равном соотношении полов, когда все половозрелые самки и самцы участвуют в размножении. При полигамии соотношение полов сбалансировано при более высокой доле размножающихся самок. При этом число размножающихся самцов с учетом их репродуктивных возможностей (или среднего размера гарема  $h$ ) соответствует величине  $hM$ . Следовательно, когда существует дефицит самок (т.е.  $F < hM$ ), тогда число образуемых пар соответствует количеству половозрелых самок. В случае недостатка самцов, участвующих в размножении ( $F > hM$ ), количество

сформированных пар рассчитывается как среднее гармоническое число самок и самцов (с учетом половых потенций самцов  $h$ ) в популяции.

Предположим, что на развитие популяции оказывают влияние плотностно-зависимые факторы, при этом наиболее чувствительным к плотности населения популяционным параметром являются выживаемости неполовозрелых самок и самцов [1, 18, 19]. Для описания плотностно-зависимой регуляции выживаемости молодежи был выбран дискретный аналог уравнения Ферхюльста, который позволяет учесть процессы самолимитирования и конкурентные взаимоотношения между возрастными классами:  $w_1 = 1 - \alpha_1 P - \beta_1 F - \gamma_1 M$ ,  $w_2 = 1 - \alpha_2 P - \beta_2 F - \gamma_2 M$ . Здесь  $\alpha_i$  ( $\alpha_i \geq 0$ ),  $\beta_i$  ( $\beta_i \geq 0$ ) и  $\gamma_i$  ( $\gamma_i \geq 0$ ) – коэффициенты, характеризующие интенсивности конкурентного воздействия на выживаемость молодежи неполовозрелых особей, половозрелых самок и половозрелых самцов, соответственно. В данной работе будем полагать, что воздействие половозрелых самок и самцов оказывается одинаковым  $\gamma_i = \beta_i$ , а выживаемости неполовозрелых самок и самцов не отличаются, то есть  $w_1 = w_2 = w$  и, соответственно,  $\alpha_1 = \alpha_2 = \alpha$  и  $\beta_1 = \beta_2 = \beta$ .

Линейный вид зависимости выживаемости молодежи от численностей половозрастных групп удобен для аналитического исследования, но чреват потерей биологического смысла модели при больших численностях, поскольку в этом случае выживаемость молодежи может оказаться отрицательной. Чтобы сохранить содержательный смысл модели, будем полагать, что в случае отрицательных значений выживаемости молодежи функция обнуляется:

$$w_1 = w_2 = w = \begin{cases} 1 - \alpha P_n - \beta(F_n + M_n), & \text{если } \alpha P_n + \beta(F_n + M_n) < 1 \\ 0, & \text{если } \alpha P_n + \beta(F_n + M_n) \geq 1 \end{cases}. \quad (3)$$

С биологической точки зрения нулевую выживаемость можно интерпретировать как полную гибель приплода того или иного года, в силу высокой внутривидовой конкуренции за ресурсы жизнедеятельности между возрастными классами при превышении численности половозрастных групп сверх некоторой грани, которая обусловлена требуемым объемом ресурса жизнедеятельности. Например, плотностная регуляция выживаемости молодежи, ведущая в случае переуплотнения вплоть до полного вымирания, была обнаружена в популяции мучного хрущака *Tribolium confusum*, динамика которого изучалась в лабораторных опытах [20]. Авторы этой работы показали, что при большой исходной плотности яиц меньшее число особей доживает до взрослой стадии. Более того, может сложиться ситуация, когда совсем не будет живых особей: развивающиеся жуки будут поедать всю доступную пищу, прежде чем любой из них достигнет взрослой стадии [20].

Учитывая предложенные функции образования пар (2) и выживаемости молодежи (3) и переходя к новым безразмерным переменным  $p = \alpha P$ ,  $f = \alpha F$ ,  $m = \alpha M$  – относительным численностям – модель (1) можно записать в виде:

$$\begin{cases} p_{n+1} = a \min(f_n, 2f_n m_n / (f_n / h + m_n)) \\ f_{n+1} = \delta(1 - p_n - \rho(f_n + m_n))p_n + s f_n \\ m_{n+1} = (1 - \delta)(1 - p_n - \rho(f_n + m_n))p_n + v m_n \end{cases}, \quad (4)$$

где  $\rho = \beta/\alpha$ . Заметим, что новые переменные можно называть относительными численностями, поскольку за единицу фактически принимается  $P = 1/\alpha$ , соответствующее минимальному значению численности молодежи, при котором, даже при отсутствии взрослых особей, ресурсная база будет полностью подорвана ( $w = 0$  при  $P = 1/\alpha$ ,  $F = 0$ ,  $M = 0$ ). Коэффициент  $\rho$  характеризует здесь относительный вклад половозрелых особей в плотностно-зависимое лимитирование выживаемости молодежи. При малых  $\rho$  вклад невелик, при  $\rho = 1$  этот вклад сопоставим с вкладом самой молодежи,

при  $\rho > 0$  лимитирование взрослых оказывается существеннее самолимитирования молодежи.

### РАВНОВЕСНЫЕ ЧИСЛЕННОСТИ И ИХ УСТОЙЧИВОСТЬ

Стационарные численности, соответствующие координатам неподвижной точки системы (4), зависят от соотношения полов. Если  $f \leq hm$ , то  $\min(f, 2fm/(f/h + m)) = f$ , и координаты ненулевой неподвижной точки определяются по формулам

$$\begin{aligned} \bar{p}^{(1)} &= \frac{(1-v)(s+a\delta-1)}{\rho((s-v)\delta+1-s)+a\delta(1-v)}, \quad \bar{f}^{(1)} = \frac{(1-v)(s+a\delta-1)}{a(\rho((s-v)\delta+1-s)+a\delta(1-v))}, \\ \bar{m}^{(1)} &= \frac{(1-\delta)(1-s)(s+a\delta-1)}{a\delta(\rho((s-v)\delta+1-s)+a\delta(1-v))}, \end{aligned} \quad (5)$$

где  $a \neq 0$ ,  $\delta \neq 0$ ,  $a > (1-s)/\delta$ .

Если  $f > hm$ , то  $\min(f, 2fm/(f/h + m)) = 2fm/(f/h + m)$ , и координаты ненулевого стационарного решения имеют вид:

$$\begin{aligned} \bar{p}^{(2)} &= \frac{(1-s)(1-v)((1-\delta)h(s+2a\delta-1)-\delta(1-v))}{((s-v)\delta+1-s)((1-s)(1-\delta)h+(1-v)\delta)\rho+2ah\delta(1-\delta)(1-s)(1-v)}, \\ \bar{f}^{(2)} &= \frac{(1-v)((1-s)(1-\delta)h+(1-v)\delta)((1-\delta)h(s+2a\delta-1)-\delta(1-v))}{2ah(1-\delta)((s-v)\delta+1-s)((1-s)(1-\delta)h+(1-v)\delta)\rho+2ah\delta(1-\delta)(1-s)(1-v)}, \\ \bar{m}^{(2)} &= \frac{(1-s)((1-s)(1-\delta)h+(1-v)\delta)((1-\delta)h(s+2a\delta-1)-\delta(1-v))}{2ah\delta(((s-v)\delta+1-s)((1-s)(1-\delta)h+(1-v)\delta)\rho+2ah\delta(1-\delta)(1-s)(1-v))}, \end{aligned} \quad (6)$$

где  $a \neq 0$ ,  $\delta \neq 0$ ,  $h \neq 0$ ,  $a > (\delta(1-v) + h(1-\delta)(1-s))/(2h\delta(1-\delta))$ .

Границы области устойчивости неподвижных точек системы (4) находятся на основе характеристического многочлена  $\lambda^3 + S\lambda^2 + H\lambda + J = 0$  и задаются линиями, соответствующими транскритической бифуркации  $H = -J - 1 - S$  ( $\lambda = 1$ ), бифуркации удвоения периода  $H = J - 1 + S$  (граница PD:  $\lambda = -1$ ) и бифуркации Неймарка-Сакера  $H = SJ - J^2 + 1$  (граница NS:  $\lambda = e^{\pm i\pi}$  и  $|\lambda| = 1$ ). Для системы (4) коэффициенты полинома принимают следующие значения:

– при  $f \leq hm$ :

$$\begin{aligned} S &= \rho\bar{p} - (s+v), \\ H &= \delta a(2\bar{p} + \rho\bar{f} + \rho\bar{m} - 1) - \rho\bar{p}((1-\delta)s + \delta v) + sv, \\ J &= -\delta av(2\bar{p} + \rho\bar{f} + \rho\bar{m} - 1); \end{aligned}$$

– в случае  $f > hm$ :

$$\begin{aligned} S &= \rho\bar{p} - (s+v), \\ H &= \frac{2ah((1-\delta)\bar{f}^2 + \delta h\bar{m}^2)(2\bar{p} + \rho\bar{f} + \rho\bar{m} - 1) - \rho\delta v\bar{p}(\bar{f} + h\bar{m})^2}{(\bar{f} + h\bar{m})^2} + s(v - \rho(1-\delta)\bar{p}), \\ J &= -\frac{2ah((1-\delta)s\bar{f}^2 + \delta h v\bar{m}^2)(2\bar{p} + \rho\bar{f} + \rho\bar{m} - 1)}{(\bar{f} + h\bar{m})^2}. \end{aligned}$$

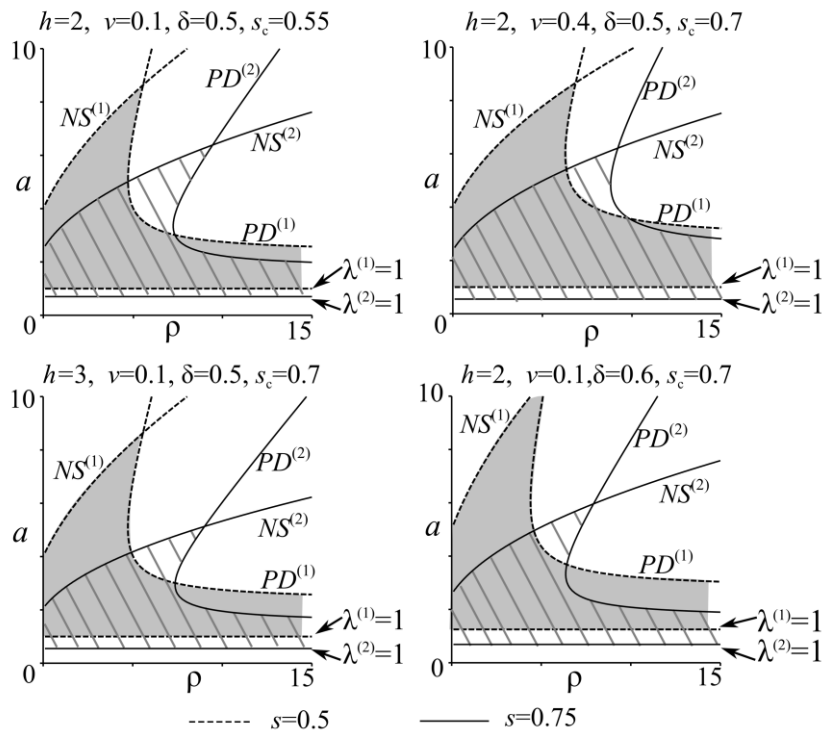
Равенство  $f = hm$ , соответствующее гендерному балансу, с учетом равновесных численностей (5) и (6) принимает вид

$$h = \delta(1-v)/((1-s)(1-\delta)). \quad (7)$$



Следовательно, если модельные параметры удовлетворяет неравенству  $h \geq \delta(1-v)/((1-s)(1-\delta))$ , то равновесные численности будут определяться формулами (5). Если  $h < \delta(1-v)/((1-s)(1-\delta))$ , то равновесные значения будут вычисляться по формулам (6).

В пространстве параметров модели (4) при переходе через гиперплоскость (7) происходит переключение способа образования пар согласно формуле (2). Вследствие этого, область устойчивости системы (4) на плоскости  $(\rho, a)$  определяется бифуркационными линиями, ограничивающими либо равновесие (5) (на рис. 1 границы имеют верхний индекс 1), либо равновесие (6) (на рис. 1 верхний индекс границ – 2).



**Рис. 1.** Срезы области устойчивости системы (4) на плоскости  $(\rho, a)$  при различных значениях параметров, значение  $s_c$  вычисляется по формуле (7). Пунктирными линиями показаны границы области устойчивости решения (5); сплошными линиями – границы решения (6).

При переходе через бифуркационную границу  $NS$  увеличение коэффициента рождаемости  $a$  приводит к потере устойчивости равновесия системы (4) по сценарию Неймарка–Сакера: динамика численности возрастных классов переходит в квазипериодический режим. А при пересечении границы  $PD$  с ростом коэффициента рождаемости  $a$  потеря устойчивости неподвижной точки системы (4) происходит по сценарию Фейгенбаума: возникают устойчивые колебания численности, порождающиеся каскадом бифуркаций удвоения периода.

На рисунке 1 можно видеть, что для любого соотношения полов добавление в самолимитирование выживаемости младших возрастных групп еще и небольшого лимитирования взрослыми особями приводит, наряду с уменьшением равновесной численности популяции, к существенному увеличению области ее устойчивости. Однако регуляция выживаемости молодежи преимущественно взрослыми особями оказывается мало эффективна, при чрезмерном росте коэффициента  $\rho$  область устойчивости сильно сужается (рис. 1).

Сопоставление областей устойчивости при разном соотношении полов позволяет заключить, что при небольших значениях  $\rho$ , когда вклад в конкуренцию со стороны взрослых особей сравнительно невысокий, отмечается наибольший диапазон

устойчивости при численном превосходстве размножающихся самцов (т.е.  $f \leq hm$ ) (рис. 1). Однако по мере роста коэффициента  $\rho$ , т.е. доминирования половозрелой части над младшим классом при конкуренции за ресурсы, область устойчивости равновесной численности сужается для популяции, в которой самцов больше, и расширяется для популяции с количественным преобладанием половозрелых самок. Следовательно, плотностно-зависимая регуляция выживаемости молодежи является более эффективной при меньших значениях внутривидовой конкуренции  $\rho$  в популяциях, в которых численно преобладают размножающиеся самцы, и при больших значениях  $\rho$ , когда самок в популяции больше.

## ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ПАРАМЕТРЫ, СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ И ОБЛАСТЬ УСТОЙЧИВОСТИ

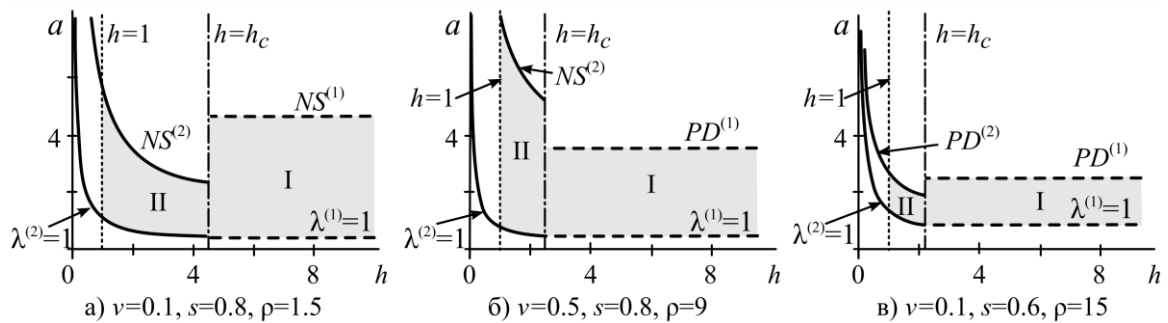
Влияние асимметрии полов на динамику численности популяций важно изучать в контексте изменения популяционных параметров, формирующих половую и возрастную структуры популяции. Исследование данного аспекта особо актуально для популяций, в которых соотношение полов и возрастов ежегодно меняется, например, в силу антропогенного воздействия или влияния факторов внешней среды. Такие вариации численности можно интерпретировать как уменьшение или увеличение демографических параметров, характеризующих тот или иной половозрастной класс.

Рассмотрим более подробно влияние вариации значений демографических параметров на изменение области устойчивости равновесия популяционной модели и динамику численности половозрастных классов.

### Влияние среднего размера гарема на область устойчивости равновесия популяции

Средний размер гарема, характеризующий половые потенции самцов при полигамии, может изменяться не только в долговременной перспективе в процессе эволюции, но и в силу вариации соотношения полов. У видов-полигамов величина гарема понятие весьма условное, поскольку размер гарема может варьироваться от нескольких единиц до сотен самок в гареме одного самца. Вместе с тем, существуют переходные формы брачных отношений. В частности такая изменчивость может проявляться как сочетание моногамии с другими формами брачных отношений. В природе известны примеры, когда социально моногамные виды переходят к полигамии. Например, в популяциях городской ласточки *Delichon urbicum* или певчей зонотрихии *Melospiza melodia* самцы моногамны в те годы, когда их избыток, и полигамны, когда самок больше [6]. Переходные формы отношений между моногамией и полигамией встречаются и у млекопитающих, например, лоси, бобры и лисицы [21]. В связи с этим, важно учитывать и исследовать влияние изменчивости среднего размера гарема на процессы воспроизводства и, следовательно, динамику популяции в целом.

Область устойчивости системы (4) на плоскости параметров  $(h, a)$  состоит из двух подобластей, одна из которых определяется бифуркационными линиями, ограничивающими равновесие (5) (область I на рис. 2), другая – равновесие (6) (область II на рис. 2). Две подобласти разделены границей  $h = h_c$ , где  $h_c$  определяется по формуле (7). Прямая  $h = h_c$  является критической границей, при пересечении которой в системе происходит переключение одного динамического режима на другой. Разрывность границ устойчивости на прямой  $h = h_c$  связана с разрывностью производной функции  $\min(f_n, 2f_n m_n / ((1/h)f_n + m_n))$ .



**Рис. 2.** Область устойчивости нетривиального решения системы (4) на плоскости параметров  $(h, a)$  при  $\delta = 0.5$ . Пунктирными линиями показаны границы области устойчивости решения (5) (область I); сплошными линиями – границы решения (6) (область II).

При уменьшении значений коэффициентов  $s$  (рис. 2,б) и  $\delta$ , и (или) увеличении величин  $v$  (рис. 2,в) область II сужается, а область I расширяется, при этом граница  $h = h_c$ , соответствующая гендерному балансу (7), смещается в сторону меньших значений  $h$ .

Когда количество размножающихся самок превышает число самцов ( $f > hm$ ), увеличение репродуктивных возможностей самцов  $h$  сопровождается снижением значения рождаемости  $a$ , при котором равновесие (6) остается устойчивым (рис. 2). По мере увеличения  $h$  значение этого параметра переходит через критическую величину  $h_c$ , и тогда половозрелых самок становится меньше, чем самцов ( $f \leq hm$ ). При этом, если значение параметра  $\rho$  небольшое, то область устойчивости нетривиального равновесия системы (4) существенно расширяется по параметру  $a$  и уже не зависит от коэффициента  $h$  (рис. 2,а). Избыточное количество самцов будет обеспечивать участие в размножении максимального числа половозрелых самок, и тем самым поддерживать высокий уровень рождаемости со стационарным характером динамики численности. При более высоких значениях параметра  $\rho$  область устойчивости II ( $f > hm$ ), наоборот, шире области I ( $f \leq hm$ ) относительно коэффициента рождаемости  $a$ . Кроме того меняется сценарий бифуркационного перехода и потери устойчивости нетривиальной неподвижной точки системы (4) (рис. 1, рис. 2,б). Дальнейший рост параметра  $\rho$  (рис. 2,в) существенно сужает всю область устойчивости системы (4) вне зависимости от соотношения полов.

Таким образом, повышение среднего размера гарема  $h$  может дестабилизировать динамику популяции. Вместе с тем, при сравнительно небольшом значении параметра внутривидовой конкуренции  $\rho$  рост репродуктивных возможностей самцов и связанное с ним увеличение размера гарема  $h$  может привести, в конечном счете, к стабилизации динамики системы.

### Влияние выживаемости половозрелых особей на область устойчивости равновесия популяции

Численное превосходство самок среди размножающихся особей может быть обеспечено сравнительно высокой выживаемостью самок и низкой выживаемостью самцов. В природе такой тип половой структуры свойственен для кочевых млекопитающих – полигамов (дикие ослы, многие олени, антилопы, дикие козлы и бараны, слоны, морские коты и многие др.). Гибель взрослых самцов может быть связана, например, большей по сравнению с самками двигательной активности самцов, больших энергозатратах и интенсивности обменных процессов у животных мужского пола [22], или же промыслового изъятия, когда отлавливаются наиболее крупные особи. Более того, такой тип полового состава (с преобладанием самок) характерен для некоторых видов многоплодных животных с короткой продолжительностью жизни и

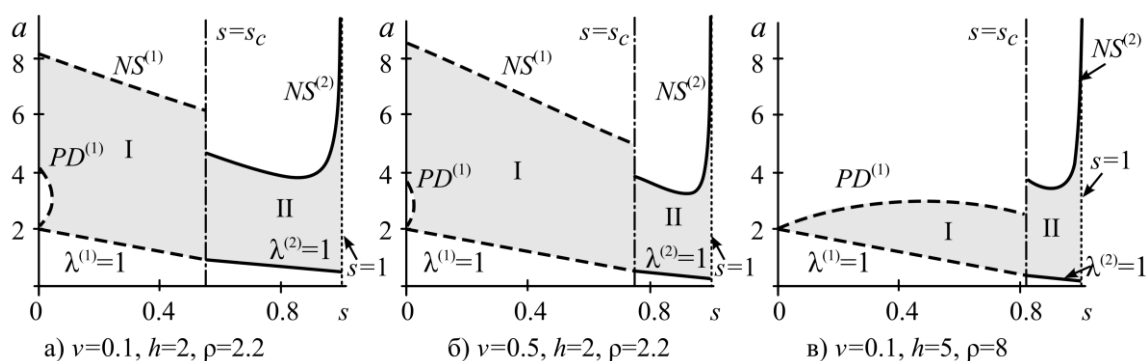


не отличающихся высокой стойкостью особей к неблагоприятным условиям, но тоже полигамам, образующим популяции большой плотности (некоторые лемминги) [22]. Кроме того, преобладание самок у млекопитающих является результатом социального поведения животных, которые исключают довольно молодых или старых самцов, но способных к размножению, из группы (или гарема).

С другой стороны, снижение выживаемости самок и смертности самцов создает предпосылки к количественному преобладанию самцов. В природе, такая ситуация наблюдается в некоторых популяциях рыб, когда в результате высокой конкуренции за кормовые ресурсы гибнет большое количество самок [23]. У многих представителей хищников повышенная смертность самок может быть обусловлена большими энергозатратами и трудностями при выкармливании и воспитании их молодняка [22].

*Изменение выживаемости половозрелых самок*

Область устойчивости решений системы (4) на плоскости параметров  $(s, a)$  состоит из двух подобластей (рис. 3), отделенных друг от друга прямой  $s = s_c$ , где  $s_c = 1 - \delta(1 - \nu) / ((1 - \delta)h)$ . При  $0 < s < s_c$  она определяется линиями, ограничивающими равновесие (5) (подобласть I), при  $s_c < s < 1$  – равновесие (6) (подобласть II) (рис. 3).



**Рис. 3.** Область устойчивости нетривиального решения системы (4) на плоскости параметров  $(s, a)$  при  $\delta = 0.5$ ,  $\rho = 2.2$  и различных значениях параметра  $\nu$  и  $h$ . Пунктирными линиями показаны границы области устойчивости решения (5) (область I); сплошными линиями – границы решения (6) (область II).

Увеличение значений выживаемости половозрелых самцов  $\nu$  (рис. 3,б) и средней величины гарема  $h$  (рис. 3,в) приводит к сужению области устойчивости равновесия (6) и, напротив, к расширению области устойчивости стационарного решения (5) по параметру  $s$ . Одновременно с этим, гендерный баланс в популяции достигается при более высоких значениях выживаемости зрелых самок  $s$ .

При невысокой интенсивности внутривидовой конкуренции  $\rho$  в случае, когда в популяции численно преобладают половозрелые самцы (то есть  $f \leq hm$ ), увеличение коэффициента выживаемости половозрелых самок  $s$ , приводит к сужению области устойчивости и уменьшению значений рождаемости  $a$ , при которых нетривиальное равновесие остается устойчивым (рис. 3,а и 3,б). При переходе параметра  $s$  через критическое значение  $s_c$ , размножающихся самок становится больше, чем самцов ( $f > hm$ ). При этом область устойчивости нетривиального равновесия системы значительно сужается относительно параметра  $a$ . Однако в случае сравнительно высокой внутривидовой конкуренции (когда значение  $\rho$  достаточно велико), с ростом  $s$  область значений рождаемости  $a$ , при которых нетривиальное равновесие (6) устойчиво, наоборот, увеличивается (рис. 3,в).

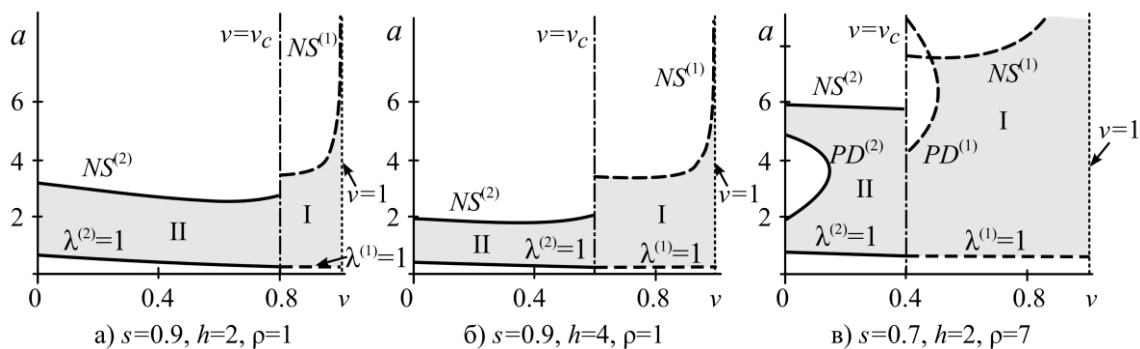
Таким образом, увеличение коэффициента выживаемости взрослых самок, соответствующее росту приспособленности популяции, при невысоких интенсивностях лимитирования выживаемости молодежи, приводит к потере устойчивости равновесия

системы (4) и возникновению колебаний. Вместе с тем, при сравнительно высоких значениях лимитирования выживаемости молоди, с ростом выживаемости половозрелых самок, наоборот, может наблюдаться стабилизация динамики рассматриваемой системы.

#### Изменение выживаемости половозрелых самцов

Аналогично предыдущим случаям область устойчивости ненулевого равновесного решения системы (4) на плоскости параметров  $(v, a)$  состоит из двух подобластей, разделенных прямой  $v = v_c$ , где  $v_c = 1 - h(1-s)(1-\delta)/\delta$  (рис. 4). Увеличение параметра  $h$  (т.е. половой активности самцов) (рис. 4,б) и уменьшение выживаемости самок  $s$  (рис. 4,в) приводит к сужению области II и расширению области I (соответствующих разному соотношению численностей полов). При этом критическое значение параметра  $v_c$ , при котором соотношение полов сбалансировано, смещается в сторону низких значений.

При невысокой интенсивности плотностного лимитирования выживаемости молоди  $\rho$ , увеличение выживаемости половозрелых самцов  $v$  ведет сначала к незначительному снижению, а потом к увеличению области значений рождаемости  $a$ , при котором стационарное решение системы (4) устойчиво (рис. 4). При этом переход через критическое значение  $v = v_c$  сопровождается еще большим увеличением области устойчивости.



**Рис. 4.** Область устойчивости нетривиального решения системы (4) на плоскости параметров  $(v, a)$  при  $\delta = 0.5$ ,  $\rho = 1$  и различных значениях параметра  $s$  и  $h$ . Пунктирными линиями показаны границы области устойчивости решения (5) (область I); сплошными линиями – границы решения (6) (область II).

В отличие от предыдущих случаев, с ростом плотностного лимитирования  $\rho$  увеличение выживаемости взрослых самцов  $v$  не приводит к сужению области устойчивости равновесия (5) относительно параметра  $a$  (рис. 4,в). Однако добавляется граница устойчивости  $PD$ , которая с увеличением  $\rho$  уменьшает область устойчивости по параметру  $v$ .

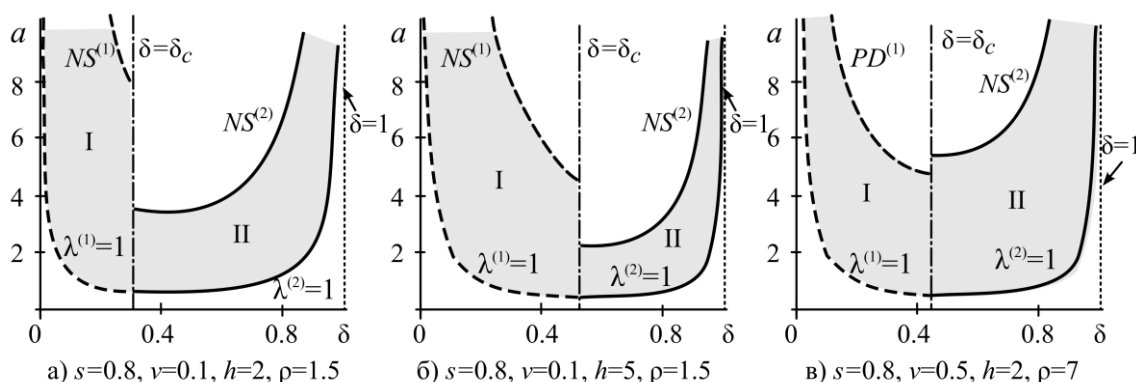
Таким образом, увеличение конкуренции со стороны взрослых особей может способствовать смене динамических режимов, сопровождающейся потерей устойчивости равновесия и дальнейшей стабилизации системы с ростом выживаемости самцов (рис. 4).

#### Влияние вторичного соотношения полов

Вторичное соотношение полов формируется на этапе рождения и определяется количеством новорожденных самок и самцов [22]. У многих видов это достаточно постоянная величина, которая учитывает различия в смертности еще на стадии эмбрионального развития и обусловлена биологией вида. С другой стороны широко известны примеры, когда в благоприятные годы наблюдается преобладание самцов в

пометах, а в неблагоприятные резко возрастает количество самок, т.е. происходит вариация вторичного соотношения полов [22]. В частности такая ситуация наблюдается в популяции сибирской косули [24]. Такого рода механизм ведет к росту числа самок, что в критических условиях способствует быстрому восстановлению численности популяции в перспективе. Также вариация вторичного соотношения полов может происходить вследствие влияния факторов среды, например у некоторых видов черепах, ящериц, крокодилов и змей пол потомства зависит от температуры инкубации яиц [25]. Другим примером являются насекомые (пчелы и другие перепончатокрылые, червецы, клещи), у которых вторичное соотношение полов определяется соотношением полов в размножающейся части популяции, так как из оплодотворенных яиц развиваются самки (или самки и самцы), а из неоплодотворенных только самцы. Как следствие, чем меньше самцов в популяции, тем меньше яиц оплодотворено и тем больше самцов в потомстве [26]. Приведенные примеры демонстрируют, что в природе могут наблюдаться существенные изменения вторичного соотношения полов, которые в свою очередь оказывают влияние на соотношение размножающихся самок и самцов и, следовательно, рождаемость. И как результат, вариация вторичного соотношения полов может приводить к непредсказуемым изменениям динамики численности, как отдельного половозрастного класса, так и популяции в целом.

На рисунке 5 изображена область устойчивости системы (4) на плоскости параметров  $(\delta, a)$ , состоящая из двух подобластей, разделенных прямой  $\delta = \delta_c$ , где  $\delta_c = h(1-s)/((1-s)h + 1 - v)$ . При значениях  $0 < \delta < \delta_c$  она определяется линиями, ограничивающими равновесие (5) (подобласть I), при  $\delta_c < \delta < 1$  – равновесие (6) (подобласть II) (рис. 5). Увеличение параметров величины гарема  $h$  (рис. 5,б) и выживаемости самцов  $v$  (рис. 5,в), а также уменьшение выживаемости самок  $s$  приводит к сужению области II и расширению области I по параметру  $\delta$ . При этом критическое значение параметра  $\delta_c$ , при котором в популяции отмечается гендерный баланс, смещается в сторону высоких значений доли новорожденных самок  $\delta$ .



**Рис. 5.** Область устойчивости нетривиального решения системы (4) на плоскости параметров  $(\delta, a)$ . Пунктирными линиями показаны границы области устойчивости решения (5) (область I); сплошными линиями – границы решения (6) (область II).

Область устойчивости равновесия системы (4) на плоскости параметров  $(\delta, a)$  имеет форму подковы: бифуркационное значение рождаемости  $a$  при  $0 < \delta < \delta_c$  уменьшается, а при  $\delta_c < \delta < 1$  – увеличивается. При этом, чем ближе соотношение полов к сбалансированному уровню  $\delta_c$ , тем меньше область значений рождаемости  $a$ , для которых равновесие системы (4) устойчиво.

В случае невысоких значений плотностного лимитирования  $\rho$  область устойчивости равновесия (5), когда число самцов превышает количество самок, шире по параметру  $a$  соответствующей области устойчивости равновесия (6), при котором самки численно превосходят самцов. Для более высоких значений плотностного лимитирования  $\rho$

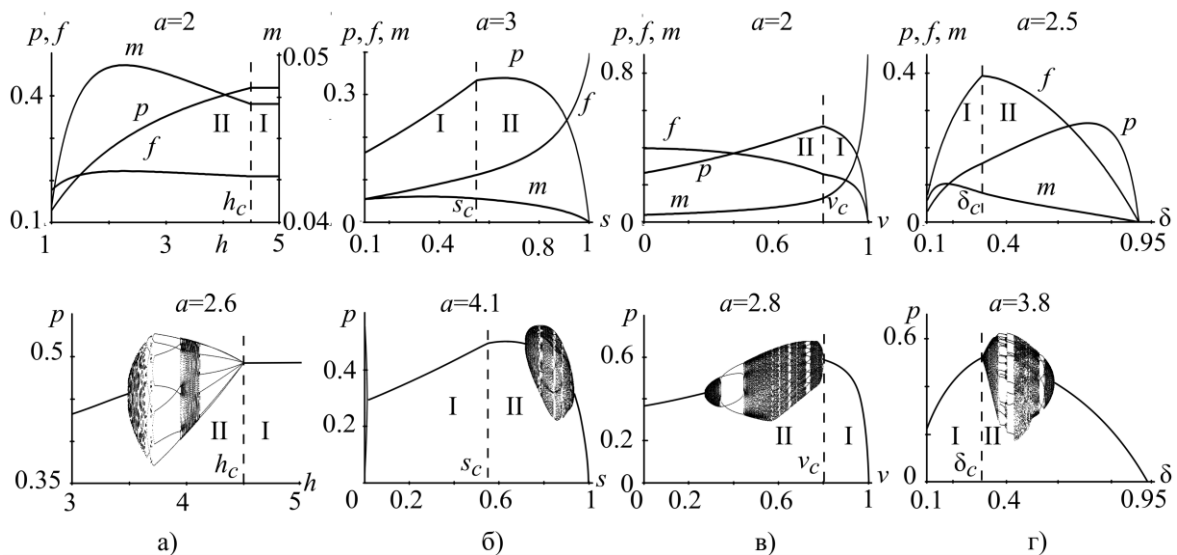
ситуация меняется на противоположную – область устойчивости равновесия по параметру  $a$  шире, когда соотношение полов смещено в сторону самок.

Таким образом, увеличение доли новорожденных самок приводит к потере устойчивости нетривиального решения с последующим выходом на новое нетривиальное равновесие. При этом интенсивность лимитирования выживаемости молоди обуславливает скорость перехода на устойчивое равновесие с ростом доли самок: чем больше уровень внутривидовой конкуренции, тем скорее рассматриваемая система выйдет на стационарный режим динамики.

## ЭВОЛЮЦИЯ РЕЖИМОВ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ: РЕЗУЛЬТАТЫ ЧИСЛЕННЫХ ЭКСПЕРИМЕНТОВ

### Изменение режимов динамики численности, вызванное вариацией соотношения полов

Исследование равновесной структуры популяции и сценариев перехода от устойчивого состояния к колебаниям численности в зависимости от величин параметров, оказывающих влияние на соотношение полов, позволило выявить ряд особенностей качественного изменения динамики системы (рис. 6).



**Рис. 6.** Равновесные значения численностей неполовозрелых особей  $p$ , самок  $f$  и самцов  $m$  (верхний ряд) и сценарии изменений предельных распределений численностей неполовозрелых особей (нижний ряд) в зависимости от величин одного из параметров: (а) параметра  $h$  при  $\delta = 0.5$ ,  $\rho = 1.5$ ,  $s = 0.8$ ,  $v = 0.1$ ; (б) параметра  $s$  при  $v = 0.1$ ,  $\delta = 0.5$ ,  $h = 2$ ,  $\rho = 2.2$ ; (в) параметра  $v$  при  $\delta = 0.5$ ,  $h = 2$ ,  $\rho = 1$ ,  $s = 0.9$ ; (г) параметра  $\delta$  при  $v = 0.1$ ,  $h = 2$ ,  $\rho = 1.5$ ,  $s = 0.8$ . Значения  $h_c$ ,  $s_c$ ,  $v_c$  и  $\delta_c$ , вычисленные по формуле (7), разделяют области I ( $f \leq hm$ ) и II ( $f > hm$ ).

Как видно на рисунке 6,а в стационарном режиме при численном превосходстве половозрелых самок рост репродуктивных возможностей самцов  $h$  приводит к монотонному увеличению равновесной численности новорожденных особей. Однако, как только соотношение размножающихся особей смещается в сторону самцов, число приплода уже не зависит от половой активности самцов и определяется численностью половозрелых самок (рис. 6,а, сверху).

При этом с ростом выживаемости самок  $s$  и доли новорожденных самок  $\delta$ , а также с падением выживаемости самцов  $v$  приплод имеет общую тенденцию изменения численности с представителями того пола, численность которого меньше (рис. 6,б–г, сверху). Так, в случае численного преобладания самцов характер изменений численности новорожденных и половозрелых самок совпадает: их численности

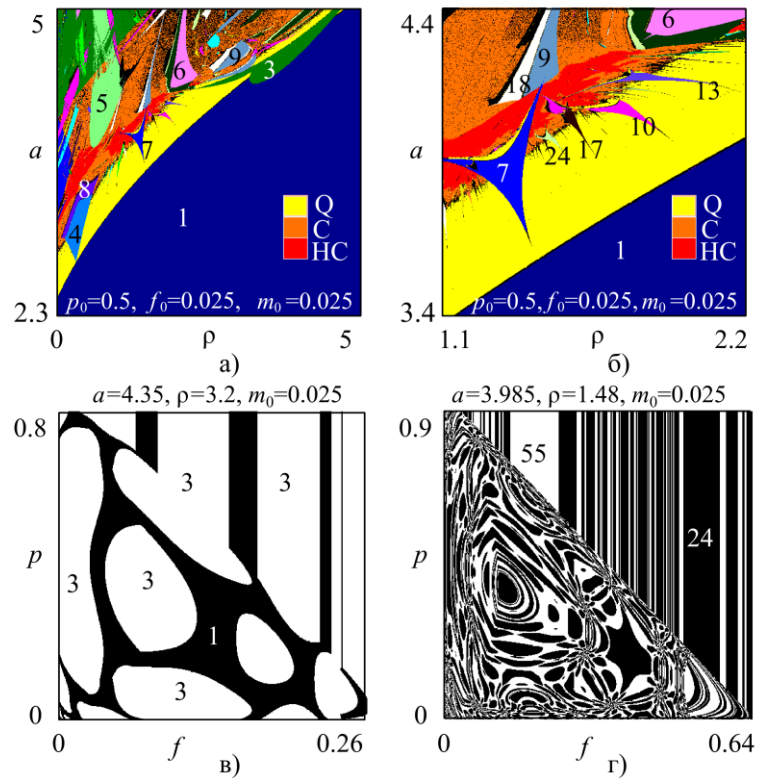
монотонно растут. Если в популяции соотношение полов смещено в сторону самок, то количество приплода и самцов монотонно падает.

С ростом значений коэффициента рождаемости  $a$  происходит потеря устойчивости неподвижной точки системы (4) и возникают колебания численностей. При этом смена режимов динамики (вызванная изменением соотношения полов) и немонотонное поведение границ устойчивости равновесия системы (4) приводят к довольно экзотическим сценариям изменения численности (рис. 6, нижний ряд). В частности, с ростом параметров выживаемости самок  $s$  и самцов  $v$ , среднего размера гарема  $h$  и доли новорожденных самок  $\delta$  равновесная численность приплода увеличивается и теряет устойчивость с последующим переходом к колебаниям. При высоких значениях этих коэффициентов возможен обратный переход от нерегулярных режимов динамики к стационарным. При этом на бифуркационных диаграммах возникают так называемые пузыри нестационарности, ограниченные с двух сторон стационарными режимами. Как видно на рисунках б,а, б,в и б,г, смена динамического режима может быть обусловлена переходом через критические значения  $h_c$ ,  $v_c$  и  $\delta_c$ , при которых происходит переключение функции образования пар. Следовательно, смена принципа образования пар, происходящая при вариации популяционных параметров, может, как стабилизировать численность, так и вызывать колебания.

### Смена динамических режимов в модели

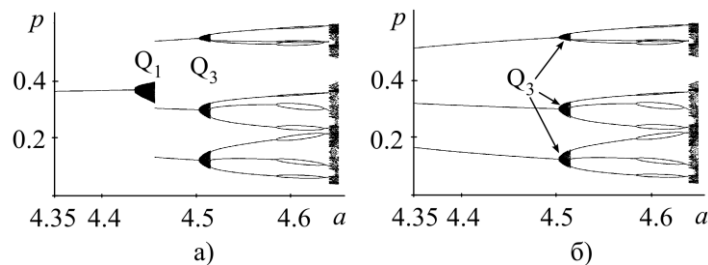
В результате численных экспериментов обнаружено, что в параметрическом пространстве исследуемой модели (4) имеются области мультистабильности, в которых при одних и тех же параметрах модели могут наблюдаться разные динамические режимы (рис. 7). Какой именно динамический режим будет реализован, зависит от начальных значений численностей выделенных половозрастных классов. Соответственно, вариация начального условия может привести либо к одному динамическому режиму, либо другому, т.е. к смене характера динамики популяции. При этом фазовое пространство модели причудливо дробится бассейнами притяжений этих режимов. В частности, показано, что здесь могут сосуществовать устойчивые циклы различных периодов, например, 1- и 3-циклы (рис. 7,в), 24- и 55-циклы (рис. 7,г) и др. В этих случаях мультистабильность обусловлена нелинейностью системы и сложными бифуркационными механизмами. Например, рождение 3-цикла в области устойчивости равновесия является следствием касательной бифуркации, при этом сосуществование 24- и 55-циклов – результат перекрытия так называемых языков синхронизации в области нерегулярной динамики.





**Рис. 7.** Карты динамических режимов при  $\delta = 0.5$ ,  $s = 0.75$ ,  $v = 0.1$ ,  $h = 2$  (а, б). Бассейны притяжения модели (4) (в, г). Цифрами обозначены длины, наблюдаемых циклов, Q – область квазипериодических режимов (ляпуновские показатели  $\Lambda_3 < \Lambda_2 < \Lambda_1 = 0$ ), C – область хаоса ( $\Lambda_1 > 0 > \Lambda_2 > \Lambda_3$ ), HC – область гиперхаоса ( $\Lambda_1 > \Lambda_2 > 0 > \Lambda_3$ ).

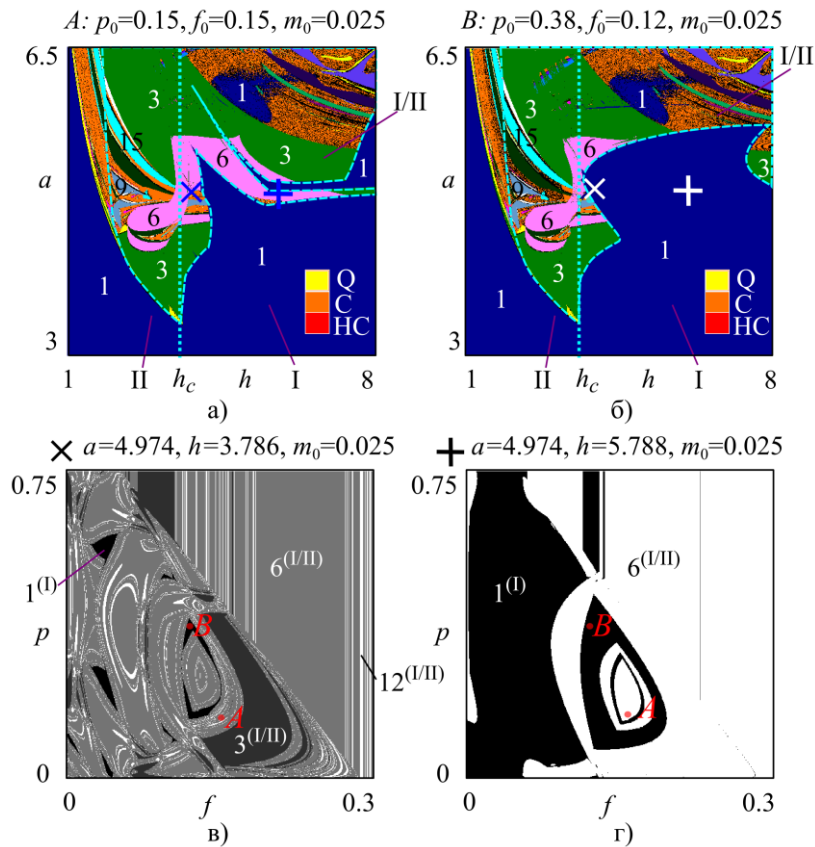
Более детально смену режимов динамики можно проследить на бифуркационных диаграммах (рис. 8). Как видно на рисунке 8, при одних начальных условиях с ростом величины рождаемости  $a$  неподвижная точка системы (4) теряет устойчивость и в системе формируется квазипериодическая динамика, а в фазовом пространстве появляется одна предельная инвариантная кривая, обозначенная как  $Q_1$  (рис. 8,а). При других начальных численностях возникают 3-циклы, которые в дальнейшем бифурцируют по сценарию Неймарка–Сакера – образуются три предельные инвариантные кривые, обозначенные как  $Q_3$  (рис. 8,б). Заметим, что в первом случае решения системы (4) с ростом параметра  $a$  также выходят на режим трехгодичных колебаний (рис. 8,а).



**Рис. 8.** Бифуркационные диаграммы системы (4) от параметра  $a$  при  $v = 0.1$ ,  $\delta = 0.5$ ,  $h = 2$ ,  $\rho = 3.2$ ,  $s = 0.75$ ,  $m_0 = 0.025$ , и а)  $p_0 = 0.15$ ,  $f_0 = 0.15$ , б)  $p_0 = 0.5$ ,  $f_0 = 0.025$ .

Кроме этого, в данной модели мультистабильность возникает вследствие переключений в функции образования пар (2). На рисунках 9,а и 9,б представлены карты асимптотических динамических режимов на плоскости параметров  $(h, a)$ ,

иллюстрирующие переключение динамических режимов в связи с выбором минимального числа формируемых пар.



**Рис. 9.** Карты динамических режимов модели (4) при  $\delta = 0.5$ ,  $s = 0.75$ ,  $v = 0.1$ ,  $\rho = 3.2$  (а, б) и бассейны притяжения на плоскости  $(f, p)$  (в, г). Бассейны притяжения построены при параметрах  $h$  и  $a$ , значения которых обозначены крестиками на картах динамических режимов.

В соответствие с видом функции образования пар плоскость параметров  $(h, a)$  можно разделить на три области, в которых количество новорожденных определяется, либо числом половозрелых самок (область I), либо средним гармоническим числом самок и самцов (область II), либо их чередованием (область I/II). Здесь важно заметить, что если переключение функции образования пар не приводит к потере устойчивости равновесного состояния системы, то принцип образования пар и, соответственно, достигаемое равновесие однозначно определяются значениями параметров модели. Однако, как только в системе возникают колебания численности, тип динамики зависит от текущей численности.

Действительно, модель имеет весьма сложное динамическое поведение в зависимости от начальных значений численности. На рисунках 9,в и 9,г представлены бассейны притяжения, которые демонстрируют сосуществование нескольких режимов динамики. Например, в области переключения, где динамика численности формируется путем чередования значений функций образования пар, возможно сосуществование четырех динамических режимов – неподвижной точки (число образованных пар соответствует числу самок), 3-, 6- и 12-циклов (количество пар ежегодно меняется в соответствии с функцией (2)) (рис. 9). Заметим, что в данном случае, если бы не было выбора между двумя функциями и число приплода зависело только от численности самок, то динамика системы была бы устойчивой.

Таким образом, в рамках рассматриваемой системы (4) сосуществующие режимы возникают не только в результате бифуркаций, характерных для нелинейных

динамических систем, но и в результате переключения функции образования пар. При этом фазовое пространство модели дробится бассейнами притяжений этих режимов. Перескоки или блуждания по бассейнам могут быть вызваны вариацией как текущей численности, так и параметров среды, при которых изменяются величины коэффициентов модели. В динамике реальных популяций, структурированных по возрасту и полу, подобные перескоки, соответствуют смене динамического режима, которая проявляется, либо как изменение периода колебаний, либо как возникновение или исчезновение флуктуаций.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование показывает сложные связи между асимметричностью полов и характером динамического поведения популяции. Как оказалось, в популяциях, динамика которых может быть описана предложенной моделью, переходы между различными динамическими режимами возникают не только в результате изменений популяционных параметров, определяющих процессы воспроизводства и саморегуляции, но и в силу смены принципа образования пар. Хорошо известно, что сложный характер динамики популяции в условиях экологического лимитирования зачастую связан с увеличением параметров плодовитости и выживаемости. Так, в популяциях с высоким репродуктивным потенциалом (например, для многих видов насекомых, рыб, птиц, мелких млекопитающих) отмечаются периодические и нерегулярные колебания, а также смена режимов динамики (для леммингов и некоторых видов полевок) [2, 27]. В популяциях крупных млекопитающих с низкой плодовитостью (часто полигамов), нередко наблюдаются нерегулярные длиннопериодические колебания численности, обусловленные процессами выживаемости и особенностями половозрастной структуры [10].

Удивительной оказалась возможность смены динамических режимов в результате изменения принципа образования брачных пар, заложенного в модели через ограничение количества формируемых пар в зависимости от репродуктивного потенциала самок (с учетом того, что самки приносят потомство лишь однажды за сезон). Этот результат позволяет говорить о том, что изменение числа брачных пар и, следовательно, количества новорожденных может быть ответственно за характер динамики популяций.

Предложенная модель демонстрирует сложную взаимосвязь между числом новорожденных и численностью половозрелых самок и самцов. Показано, что, если число самцов, участвующих в размножении, достаточно или даже превышает их необходимое количество (довольно распространенная ситуация в природе), то увеличение численности половозрелых самок (с ростом их выживаемости и доли новорожденных самок) способствует повышению рождаемости, а уменьшение, наоборот, тормозит рост численности животных. В случае численного превосходства половозрелых самок увеличение параметра выживаемости половозрелых самцов и (или) их половых потенциалов приводит к росту численности новорожденных особей. Среди моногамных животных возможность перехода к полигамии (например, при пониженной выживаемости самцов) фактически эквивалентна росту репродуктивного потенциала популяции, поскольку ведет к увеличению числа приплода, приходящегося на одну самку [6, 22]. Вместе с тем, излишняя асимметричность соотношения численностей полов в популяции, в конечном итоге, приводит к снижению плодовитости и соответственно численности. Это связано с тем, что для поддержания репродуктивной части популяции на уровне, при котором численность популяции не будет вырождаться, необходимо как сохранение репродуктивного ядра популяции (половозрелых самок и самцов), так и его обновление, путем притока молодых самок и

самцов. Широко известен пример сокращения численности популяции сайгака в результате чрезмерно низкого числа половозрелых самцов [28].

В ходе исследования показано, что диапазон демографических параметров, при которых популяция остается в устойчивом состоянии, может существенно увеличиться, если коэффициенты выживаемости молоди будут уменьшаться не только с ростом численности приплода, но еще и с незначительным ростом численности половозрелых самок и самцов. Причем эффективность саморегуляции популяции зависит от соотношения полов в популяции. Если соотношение полов в популяции смещено в сторону самок, то дестабилизация численности происходит при больших значениях интенсивности внутривидовой конкуренции, чем в случае преобладания в популяции размножающихся самцов. В целом, на популяционном уровне механизмы устойчивости направлены на создание условий, обеспечивающих соответствие параметров рождаемости и смертности. По-видимому, в условиях повышенной конкуренции, в результате которой смертность молоди довольно высока, популяция с преобладанием самок способна восстанавливать и поддерживать численность в равновесии, в отличие от популяции, в которой больше самцов. Вероятно, здесь мы имеем дело с компенсаторными механизмами регуляции численности. Вместе с тем, добавление в самолимитирование выживаемости младшей возрастной группы еще и лимитирование взрослыми особями существенно усложняет динамические режимы системы. Переход от равновесия к сложной динамике реализуется через возникновение либо регулярных, либо квазипериодических колебаний численности.

Более того, обнаружено, что в параметрическом пространстве модели возникают области мультистабильности, в которых вариация начального условия может привести к реализации либо одного динамического режима, либо другого. При этом области мультистабильности, обусловленные сменой типа образования пар, весьма обширны. Это позволяет заключить, что даже небольшая вариация текущей численности популяции, ведущая к изменению соотношения численностей полов, существенно усложняет динамику численности популяции. Одновременно с этим, возникают определенные сложности при идентификации типа наблюдаемого динамического режима, поскольку траектория формируется под воздействием, как процессов саморегуляции, так и смены типа образования пар, вызванной асимметричностью полов.

Таким образом, изучение смены режимов в динамике численности популяции с возрастной и половой структурой и ее причин позволяет по-новому взглянуть на причины возникновения сложного динамического поведения реальных популяций, вероятно, представляющее собой совокупность переходных процессов из одного состояния в другое.

Исследование выполнено при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований «Дальний Восток» и РФФИ в рамках научного проекта № 16-31-00218.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Greenman J.V., Benton T.G., Boots M., White A.R. The evolution of oscillatory behavior in age-structured species. *The American Naturalist*. 2005. V. 166. № 1. P. 68–78. doi: [10.1086/430640](https://doi.org/10.1086/430640)
2. Kausrud K.L., Mysterud A., Steen H., Vik J.O., Østbye E., Cazelles B., Framstad E., Eikeset A.M., Mysterud I., Solhøy T., Stenseth N. Linking climate change to lemming cycles. *Nature*. 2008. V. 456. P. 93–97. doi: [10.1038/nature07442](https://doi.org/10.1038/nature07442)
3. Mysterud A., Coulson T., Stenseth N.C. The role of males in the dynamics of ungulate populations. *Journal of Animal Ecology*. 2002. V. 71. P. 907–915. doi: [10.1046/j.1365-2656.2002.00655.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2002.00655.x)

4. Holand Ø., Røed K.H., Myrsterud A., Kumpula J., Nieminen M., Smith M.E. The effect of sex ratio and male age structure on reindeer calving. *J. Wildl. Manage.* 2002. V. 67. № 1. P. 25–33.
5. Leopold A. *Game management*. New York: Charles Scribner's Sons, 1933. 481 p.
6. Székely T., Weissing F.J., Komdeur J. Adult sex ratio variation: implications for breeding system evolution. *J. Evol. Biol.* 2014. V. 27. № 8. P. 1–13. doi: [10.1111/jeb.12415](https://doi.org/10.1111/jeb.12415)
7. Фрисман Е.Я., Ревуцкая О.Л., Неверова Г.П. Сложные режимы динамики численности популяции с возрастной и половой структурой. *Доклады академии наук*. 2010. Т. 431. № 6. С. 844–848.
8. Фрисман Е.Я., Ревуцкая О.Л., Неверова Г.П. Моделирование динамики лимитированной популяции с возрастной и половой структурой. *Математическое моделирование*. 2010. Т. 22. № 11. С. 65–78.
9. Revutskaya O., Neverova G., Frisman E. Complex Dynamic Modes in a Two-Sex Age-Structured Population Model. In: *Models of the Ecological Hierarchy: From Molecules to the Ecosphere*. Eds. Jordán F., Jørgensen S.E. Elsevier, 2012. V. 25. P. 149–162. (Developments in Environmental Modelling). doi: [10.1016/B978-0-444-59396-2.00010-9](https://doi.org/10.1016/B978-0-444-59396-2.00010-9)
10. Frisman E.Ya., Skaletskaya E.I., Kuzyn A.E. A mathematical model of the population dynamics of a local northern fur seal with seal herd. *Ecological Modelling*. 1982. V. 16. P. 151–172.
11. Haderer K.P., Waldstätter R., Wörz-Busekros A. Models for pair formation in bisexual populations. *J. Math. Biol.* 1988. V. 26. P. 635–649.
12. Caswell H. *Matrix Population Models. Construction, Analysis, and Interpretation*. Sinauer, Sunderland, 2001. 564. p.
13. Lindstrom J., Kokko H. Sexual reproduction and population dynamics: the role of polygyny and demographic sex differences. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 1998. V. 265. P. 483–488. doi: [10.1098/rspb.1998.0320](https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0320)
14. Miller T.E.X., Inouye B.D. Confronting two-sex demographic models with data. *Ecology*. 2011. V. 92. P. 2141–2151. doi: [10.1890/11-0028.1](https://doi.org/10.1890/11-0028.1)
15. Gerber L.R., White E.R. Two-sex matrix models in assessing population viability: when do male dynamics matter? *Journal of Applied Ecology*. 2014. V. 51. P. 270–278. doi: [10.1111/1365-2664.12177](https://doi.org/10.1111/1365-2664.12177)
16. Molnar P.K., Derocher A.E., Lewis M.A., Taylor M.K. Modelling the mating system of polar bears: a mechanistic approach to the Allee effect. *Proc. R. Soc. B.* 2008. V. 275. P. 217–226. doi: [10.1098/rspb.2007.1307](https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1307)
17. Bessa-Gomes C., Legendre S., Clobert J. Discrete two-sex models of population dynamics: On modeling the mating function. *Acta Oecologica*. 2010. V. 36. P. 439–445. doi: [10.1016/j.actao.2010.02.010](https://doi.org/10.1016/j.actao.2010.02.010)
18. Gaillard J.-M., Festa-Bianchet M., Yoccoz N.G. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology & Evolution*. 1998. V.13. P. 58–63.
19. Tripet F., Richner H. Density-dependent processes in the population dynamics of a bird ectoparasite *Ceratophyllus gallinae*. *Ecology*. 1999. V. 80. P. 1267–1277.
20. Бигон М., Зарпер Дж., Таунсенд К. *Экология. Особи, популяції и сообщества*. Т. 1. М.: Мир, 1989. 667 с.
21. Барабаш-Никифоров И.И., Формозов А.Н. *Териология*. М.: Высшая школа, 1963. 396 с.
22. Большаков В.Н., Кубанцев Б.С. *Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика*. М.: Наука, 1984. 233 с.



23. Никольский Г.В. *Теория динамики стада рыб*. М.: Пищевая промышленность, 1974. 447с.
24. Аргунов А.В., Сафронов В.М. Демографическая структура популяции сибирской косули (*Capreolus Pugnargus* Pal.) в Центральной Якутии. *Экология*. 2013. № 5. С. 361–367. doi: [10.7868/S036705971305003X](https://doi.org/10.7868/S036705971305003X)
25. Pen I., Uller T., Feldmeyer B., Harts A., While G.M., Wapstra E. Climate-driven population divergence in sex-determining systems. *Nature*. 2010. V. 468. P. 436–439. doi: [10.1038/nature09512](https://doi.org/10.1038/nature09512)
26. Macke E., Magalhães S., Bach F., Olivieri I. Experimental Evolution of Reduced Sex Ratio Adjustment Under Local Mate Competition. *Science*. 2011. V. 334. P. 1127–1129. doi: [10.1126/science.1212177](https://doi.org/10.1126/science.1212177)
27. Фрисман Е.Я., Неверова Г.П., Кулаков М.П., Жигальский О.А. Явление мультирежимности в популяционной динамике животных с коротким жизненным циклом. *Доклады академии наук*. 2015. Т. 460. № 4. С. 488–493. doi: [10.7868/S0869565215040258](https://doi.org/10.7868/S0869565215040258)
28. Milner-Gulland E.J. Bukreeva O.M., Coulson T., Lushchekina A.A., Kholodova M.V., Bekenov A.B., Grachev I.A. Reproductive collapse in saiga antelope harems. *Nature*. 2003. V. 422. P. 135. doi: [10.1038/422135a](https://doi.org/10.1038/422135a)

Рукопись поступила в редакцию 20.06.2017.

Дата опубликования 11.07.2017.