

**НАБЛЮДАЕМАЯ ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ:
ДЕТЕРМИНИЗМ И СТОХАСТИКА, ЦИКЛЫ И ХАОС**

© 2015 И.А. Кшнясев, Ю.А. Давыдова

ИЭРиЖ УрО РАН, Екатеринбург

**OBSERVED POPULATION DYNAMICS:
DETERMINISM AND STOCHASTICS, CYCLES AND CHAOS**

© 2015 Ivan A. Kshnyasev, Yulia A. Davydova

Institute of plant and animal ecology UB RAS, Ekaterinburg

e-mail: kia@ipae.uran.ru

Циклический характер многолетней динамики популяций множества видов животных (насекомых-вредителей, промысловых птиц и млекопитающих, грызунов) интригует как обывателей, так и экологов на протяжении столетий. Вспышки леммингов в Скандинавии были упомянуты в XVI веке [Elton, 1924], иллюстрации колебаний заготовок шкурок зайца и рыси в XIX-XX веке в Канаде вошли в учебники [Бигон и др. 1989], но идентификация механизмов многолетних циклов, по мнению ряда исследователей [Krebs, 1996; Berriman, 2002; Ginzburg, Colyvan, 2004], до настоящего времени является одной из ключевых проблем популяционной экологии. Одним из ярких примеров интереса, и даже горячих дебатов о потенциальных драйверах циклов, служит динамика популяций мелких млекопитающих (ММ) в бореальных областях, о чем свидетельствует неубывающее число публикаций [Krebs, Myers, 1974; Lidicker, 1988; Norrdahl, 1995; Krebs, 1996; Norrdahl, Korpimaki, 2002; Turchin 2003; Lambin et al., 2002; 2006; Krebs et al., 2010; Brommer et al., 2010; Cornulier et al., 2013; Korpela et al., 2014 и др.]. Предложены десятки гипотез для ее объяснения [Batzli, 1992; Stenseth, 1999; Hanski et al., 2001; Korpimaki et al., 2004; Smith et al., 2006; и др.]. Для формального описания циклической динамики плотности популяций (после линеаризации логарифмированием) применяются линейные модели AR(2) – авторегрессия второго порядка [Bjornstad et al., 1995; Tkadlec, Stenseth, 2001; Кшнясев, 2004; 2014; Cornulier et al., 2013 и др.], AR(IMA)X – авторегрессия с экзогенными переменными [Merritt et al., 2001; Korpela et al., 2014]. Причем, для запаздывающей зависимости от плотности предложена интерпретация: как эффектов трофических взаимодействий с кормовыми ресурсами [см. обзор в Klemola, et al., 2000] или с хищниками [Hanski et al., 1993; Hanski et al., 2001; Klemola et al., 2002; Gilg et al., 2006; Korpimaki et al., 2005; Sundell, Ylonen, 2008; Korpela et al., 2014]; материнским эффектом [Ginzburg, 1998] или плотностнозависимым изменением длины репродуктивного сезона [Batzli, 1999; Smith et al., 2006]. Описание района исследования, стандартных методов учета и статистического анализа, обширную библиографию для экономии мы здесь не приводим [см. приведенную библиографию и Кшнясев, Давыдова, 2005; 2007; 2008].

Статистическое моделирование результатов наблюдений («измерений») обычно предполагает, что исследователю известен детерминированный процесс («механизм»), порождающий данные, а измерения сопровождаются неопределенностью лишь вследствие неточности инструмента и «случайных» (не учитываемых) эффектов множества мешающих факторов. В отличие от лабораторных ус-

ловий (где приборы откалиброваны по эталонам, фиксаналам и проч.) натурные «измерения» содержат как случайную, так и систематическую погрешность, оценить которую сложно. Более того, зачастую наши результаты измерений доступны лишь в форме индексов (предположительно монотонно пусть и нелинейно зависящих от «истинной» измеряемой величины), а не представляют некоторое «истинное значение» пусть и измеренное с погрешностью. Несомненную ценность представляют долговременные ряды наблюдений, проводимых на стационарных участках, например, особо охраняемых территориях. Поскольку, реальные наблюдения ограничены, то при наличии нескольких источников данных актуально оценить приблизительную неточность наблюдений в задаче оценивания индексов плотности населения наземных мелких млекопитающих, получаемых с помощью стандартных методов учета, например ловушек. Авторы выражают искреннюю признательность Ю.Ф. Марину за предоставленные данные учетов ММ за 1982-2006 гг.

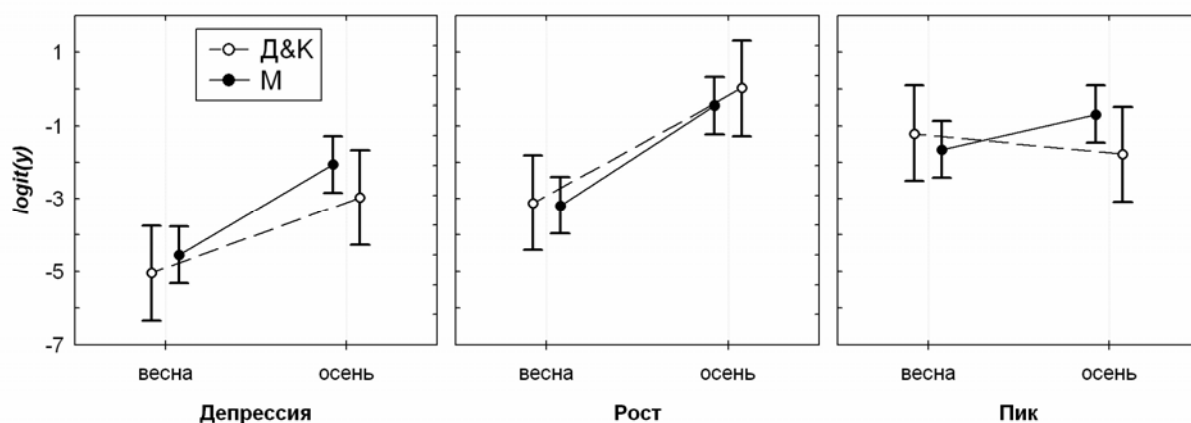


Рис. 1. Сравнение результатов (средние и 95% ДИ) учетов ММ Марин Ю.Ф. (М) и Давыдова и Кшнясев (Д&К). 12 лет (24 тура) параллельных наблюдений, два сезона (весна и осень), три фазы популяционного цикла (Депрессия, Рост, Пик); Средний Урал, ВГПБЗ, 1995-2006 гг. ANOVA для зависимых наблюдений.

Для оценки возможности «сращивания» двух (Марин Ю.Ф. 1982-2006 гг., по 1 тыс. л-с на учет, и Кшнясев, Давыдова 1995-2014 гг., 200 л-с) временных рядов оценок плотности ММ, в один непрерывный ряд наблюдений, оценили величину возможного систематического смещения (bias) в результатах учетов, выполненных в Висимском заповеднике (ВГПБЗ) двумя группами исследователей за 12 лет параллельных учетов (24 пары наблюдений). Не без удивления (но с удовлетворением!) мы обнаружили что:

- данные могут быть объединены без какой-либо специальной коррекции, систематическая погрешность существенно не отличается от нуля $\Delta(\text{logit}(y_i))=0.25\pm 0.34$, или другими словами, 95%ДИ: -0.44–0.95 содержит нуль, а учет источника данных привносит чрезвычайно мало информации, $R^2=0.024$, табл. 1, рис. 1-2;
- на исследованной территории (расстояние ≤ 14 км по прямой), динамику населения ММ можно представить как суперпозицию сезонных и 3-х летних (до 2005(6) г.) популяционных циклов (табл. 1, рис. 1);

- после 2005(6) г. режим динамики характеризуется более выраженной сезонностью и 2-х летней квазипериодичностью (рис. 3).

Табл. 1. Результаты 1- и 3-х факторного ANOVA: сравнение (24) параллельных учетов плотности ММ, Средний Урал, ВГПБЗ, 1995-2006 гг.

Эффекты	SS	df	MS	F	P≤
1-way ANOVA					
<i>Исследователь</i> ®	0.77	1	0.77	0.57	0.46
<i>Остаток</i>	31.27	23	1.36		
3-way ANOVA					
Сезон	39.00	1	39.00	64.96	2E-07
Фаза	50.15	2	25.08	41.77	2E-07
Фаза×Сезон	16.30	2	8.15	13.58	3E-04
Остаток 1	10.80	18	0.60		
<i>Исследователь</i> ®	0.77	1	0.77	0.52	0.48
<i>Сезон×Исследователь</i> ®	0.79	1	0.79	0.54	0.47
<i>Фаза×Исследователь</i> ®	1.93	2	0.97	0.65	0.53
<i>Фаза×Сезон×Исследователь</i> ®	1.89	2	0.94	0.64	0.54
<i>Остаток 2</i>	26.65	18	1.48		

Зависимая переменная – логит преобразованный индекс плотности ММ, ® – фактор зависимых наблюдений, «Фаза» и «Сезон» – перекрестные факторы.

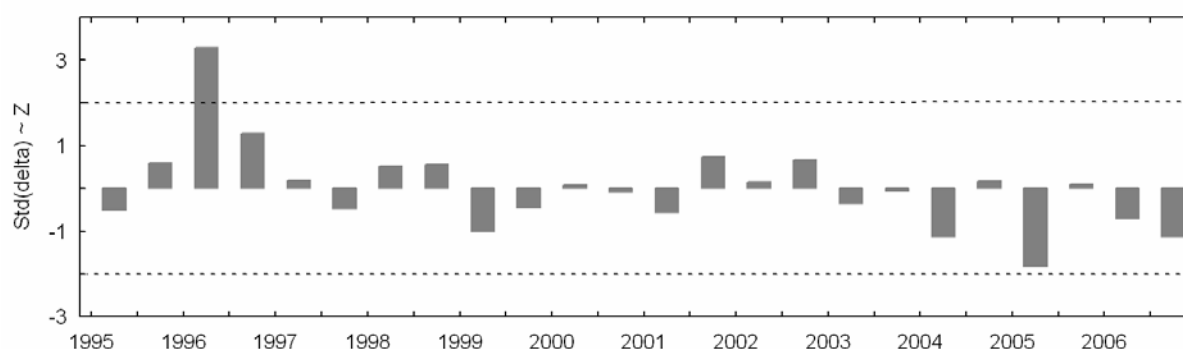


Рис. 2. Стандартизированные разности (логит преобразованных индексов плотности ММ) результатов параллельных учетов. Только весной 1996 г. ($Z > 3$), т.е. на следующий год после катастрофического вывала леса (1995), нарушенные участки имели более высокую плотность населения ММ.

Недостаток обычного Фурье-анализа (обеспечивающего точную оценку периодов гармоник) – потерю информации о временной локализации в случае их не постоянного присутствия, преодолевается использованием аппарата вейвлетного анализа. Так, вейвлетные шкалограмма и спектр (рис. 3) не только показывают временную локализацию периодических компонент, но и свидетельствуют о не стационарности квазипериодических составляющих: так, примерно после 2006(7) г., квазитрехлетняя периодичность сменяется (удвоенной?) квазидвухлетней, и более выраженной становится сезонная компонента. Оценки автокорреляционных функций (АКФ), частных АКФ и параметров AR2 для двух частей ряда (не приведены), так же показывают существенное изменение автоковариационной структуры исследуемого ряда [Кшнясев, 2014].

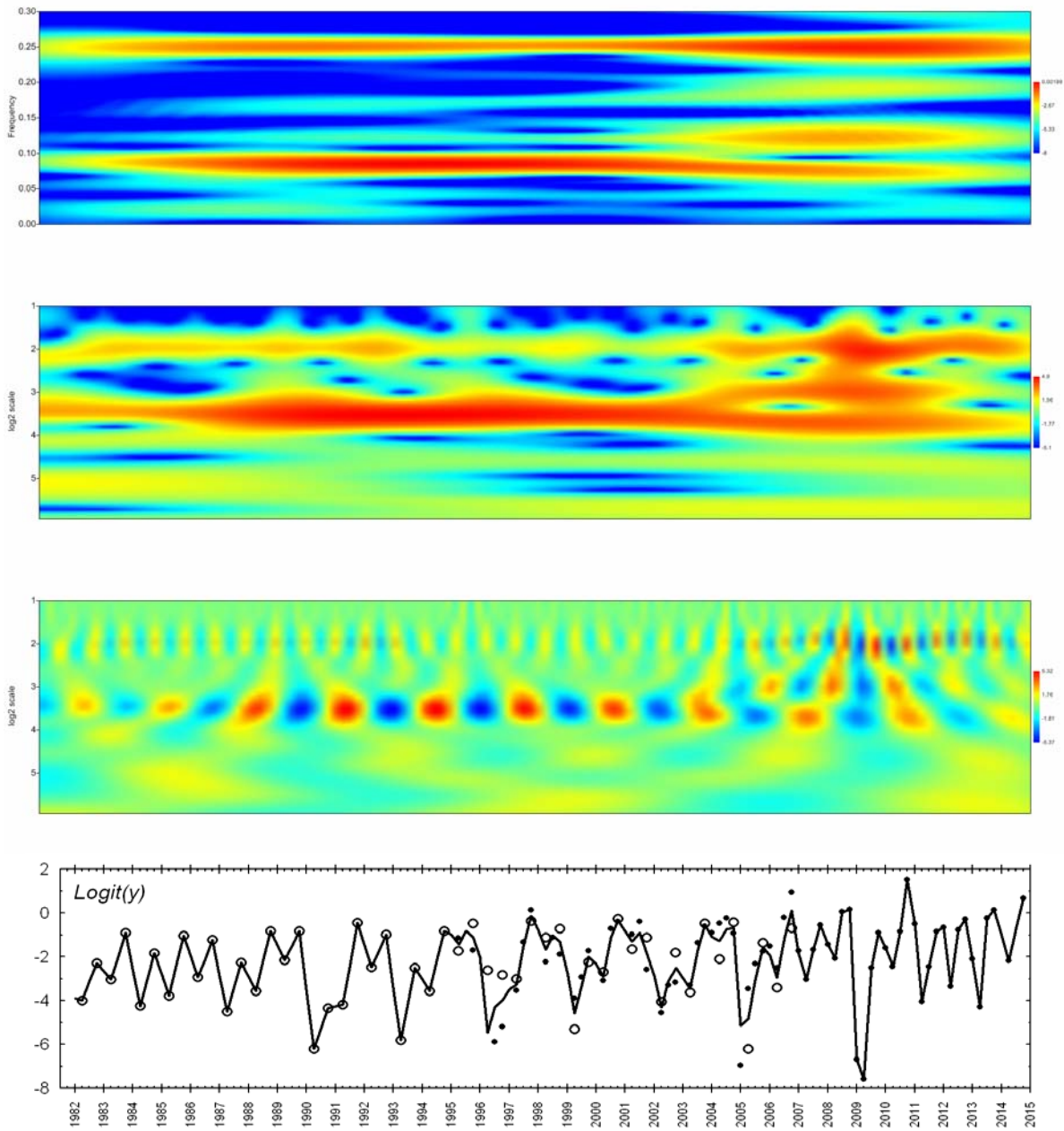


Рис. 3. Динамика плотности населения (логит шкала) ММ в ВГПБЗ – нижняя панель. Кружки – учеты Марина Ю.Ф. (2 раза в год, весна и осень), точки – наши учеты (3-4 учета в год), линия – результат объединения данных (1995-2006: $r_S=0.79$, $t_{22}=6.0$). Остальные панели (снизу вверх): шкалограмма, вейвлетный спектр и оконное преобразование Фурье.

Мы использовали плотность ММ весной (рис. 4), т.е. когда население состоит из перезимовавших животных, для оценки параметров модели роста «популяции» с не перекрывающимися поколениями: $X_{t+1}=a+RX_t/[1+(X_t/K)^\beta]$. Модель хорошо воспроизводит часть ряда с 3-х летними циклами ($r_{1986-2005}=0.81$), дает разумные оценки параметров, например реализованной кратности прироста – $R=5.1$ (95%ДИ 3.5-6.7). Параметр a интерпретируется как: нижний порог плотности, наличие убежищ (или предел чувствительности метода учета?) или даже просто как аддитивный «шум» – следствие миграции ММ, и стабилизирует 3-х летние циклы. При удалении его из уравнения динамики, модель, даже с фиксированными пара-

метрами, демонстрирует сложное – «хаотическое» поведение. Высокие же значения (5-16) параметра β (при фиксированном R), так же скорее стабилизирует циклы. Заметим, что сверхкомпенсация ($\beta > 1$) – симптом, очевидно, не столько конкуренции, сколько хищничества – во все годы наблюдений (с 1995 по 2007 гг.) с высокой численностью ММ весной (и предшествующей осенью) в учетах отмечены мелкие куны [Kshnyasev, Davydova, 2010]. Подобная модель (содержащая на 1 параметр меньше) была предложена именно для описания динамики системы «хищник–жертва» с двумя репродуктивными группами у хищника [Maynard Smith, Slatkin, 1973], однако в классическом руководстве [Бигон и др., 1989, гл. 6] интерпретируется лишь в контексте конкуренции. Заметим, что при своей простоте, «прозрачной» экологической интерпретации и возможности эмпирической калибровки, модель способна генерировать (при изменении параметров во вполне ограниченных пределах) богатый спектр динамического поведения – от равновесия до циклов и хаоса. Для более адекватного описания наблюдаемых данных, более естественной будет интерпретация параметров не как фиксированных «констант», измеряемых с неизбежной погрешностью, а как реализации случайных величин, характеризуемых в стохастических терминах.

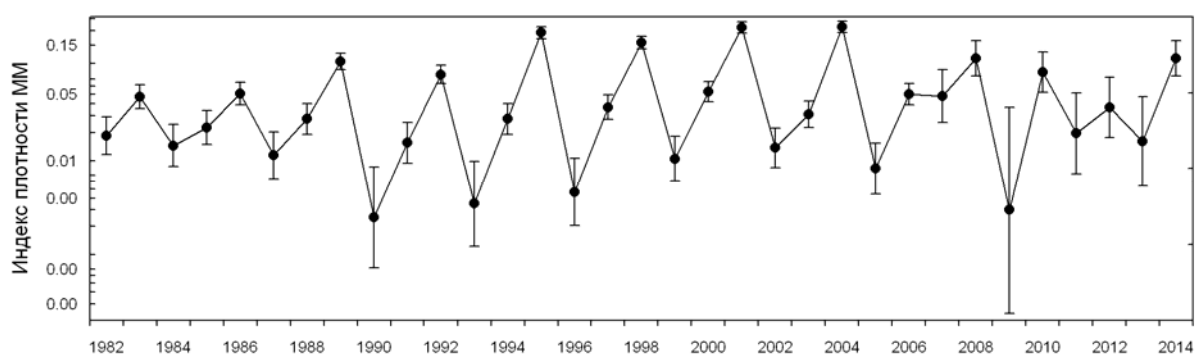


Рис. 4. Интервальная оценка (отрезки – 95% ДИ) плотности населения ММ весной (логит шкала!). Средний Урал, южная тайга, ВГПБЗ, 1982-2014 гг. Более широкие ДИ после 2006 г. отражают меньшее промысловое усилие.

ЛИТЕРАТУРА

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989., т.1. 667 с.
- Кшнясев И.А.* Изменение режима динамики популяций мелких млекопитающих: диагностика и симптомы, улики и главные подозреваемые. (Экологический детектив: наброски) // Математические модели в теоретической экологии и земледелии. СПб.: АФИ, 2014. С. 88-92.
- Кшнясев И.А., Давыдова Ю.А.* Динамика плотности и структуры популяций лесных полевков в южной тайге // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. Вып. 1 № 9. С. 113-123.
- Berryman A.* (ed.) Population cycles: the case for trophic interactions. NY: Oxford University Press. 2002. pp.
- Cornulier T. and 20 other.* Europe-wide dampening of population cycles in keystone herbivores // Science. 2013. №340. P. 63-66.
- Elton C.* Periodic fluctuations in number of animals: their causes and effects // Br. J. Exp. Biol. 1924. №2. P. 119-163.
- Ginzburg L., Colyvan M.* Ecological orbits: how planets move and populations grow. NY: Oxford University Press, 2004. 166 pp.

- Korpela K. and 9 other.** Predator–vole interactions in northern Europe: the role of small mustelids revised // Proc. R. Soc. B. 2014.
- Kshnyasev I.A., Davydova Yu.A.** Bewertung der Verzögerung der Anzahl von Mauswiesel *Mustela nivalis* (Linnaeus, 1766) nach der Zunahme der Dichte von Kleinsäugetieren // Beitrage zur Jagd- und Wildforschung, 2010. Bd. 35. P. 231-235.
- Maynard Smith J., Slatkin M.** The stability of predator-prey systems // Ecology. 1973. V. 54. P. 384-391.
- Ranta E., Lundberg P., Kaitala V.** Ecology of populations. NY: Cambridge University Press, 2006. 373 pp.
- Royama T.** Analytical population dynamics. Chapman and Hall. 1992.380. pp.
- Turchin P.** Complex Population Dynamics: A Theoretical/Empirical Synthesis. Princeton University Press, 2003, 450 pp.