

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

**ЭКОЛОГИЯ**

№ 3

*ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК*

1982

# ЗАВИСИМОСТЬ ДЕМОГРАФИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ПОПУЛЯЦИИ ОТ ПЛОТНОСТИ КАК ВОЗМОЖНАЯ ПРИЧИНА КОЛЕБАНИЙ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ ПОЛЕВОК (Результаты имитационного моделирования)

*И. Е. Бененсон, О. А. Жигальский*

На стохастической имитационной модели изучена популяционная динамика красной полевки с учетом зависимости демографических параметров от плотности. Введение зависимости от плотности длительности промежутка между последовательными пометами самки и скорости полового созревания молодняка приводят к флюктуациям весенней плотности от года к году, а увеличение смертности молодняка при повышенной плотности — к стабилизации годичной динамики. Для объяснения динамики численности реальных популяций на основании результатов моделирования предлагается простая математическая модель.

Исследования динамики численности популяции полевок позволяют считать твердо установленным тот факт, что учащение контактов между особями при повышенной плотности влияет на демографические параметры популяции (Кошкина, 1965; Кошкина, Коротков, 1975; Окулова, 1975; Окулова, Мыскин, 1973; Boonstra, 1978; Glivicz, 1975; Bijsalska, 1975; Petrescu-Raiaru e. a., 1978).

Цель нашей работы — проверка при помощи имитационной модели гипотезы о том, что наблюдаемые в природе годичные флюктуации численности полевок могут объясняться зависимостью демографических параметров популяции от плотности. Стремясь избежать упрощений, а также учесть внутрипопуляционную и случайную изменчивость демографических параметров, мы выбрали в качестве метода исследования имитационную модель, которая построена по литературным данным (Кошкина, Коротков, 1975; Окулова, Мыскин, 1973) о популяционной динамике красной полевки *Clethrionomys rutilus*.

Популяция представлена в модели массивом «особей», у которых учитывали пол, возраст, функциональное состояние (ФС) и время, прошедшее с момента перехода особи в ее нынешнее ФС. В рассмотренных нами вариантах учитывали восемь ФС, которые соответствуют стадиям онтогенеза и физиологической способности животных к размножению: 1) детеныш, зависящий от матери (без учета пола); 2—3) неполовозрелый, самостоятельно питающийся самец (самка); 4—5) половозрелый самец (самка), не участвующий в размножении; 6) самец, участвующий в размножении; 7—8) самка, участвующая в размножении, не являющаяся беременной (беременная) на данном временном шаге. Ниже приведены оценки популяционных параметров, использованные в модели<sup>1</sup> (в виде вероятностей или распределений вероятностей; от года к году параметры не менялись):

#### Распределение пометов по величине

Величина помета . . . . .	до 4	5	6	7	8	9	10
Доля пометов данной величины, % . . . . .	5	5	20	35	20	10	5

#### Длительность периода полового созревания

Возраст, дней . . . . .	32	42	52
Вероятность созреть к данному возрасту, % . . . . .	50	90	100

#### Вероятность покрытия в зависимости от длительности прохолостания

Время с момента наступления оче- редной готовности к размножению, дни . . . . .	1	2	3	4	5	6
Вероятность покрытия, % . . . . .	5	20	60	80	95	100

<sup>1</sup> Период размножения — с 10/V по 10/X, срок беременности — 20 дней, соотношение полов — 1 : 1, минимальный срок полового созревания — 22 дня.

### Вероятность гибели особей в зависимости от их ФС

Функциональное состояние	1, 2, 3	4, 5	6, 7, 8
Вероятность гибели	70% за 21 день	20% в месяц	8% в месяц

Для имитации случайных колебаний параметров применялся метод Монте-Карло. Плотность популяции учитывается в модели в виде численности полновозрелых особей на единицу площади (Boonstra, 1978).

В модели рассматриваются зависимости от плотности следующих популяционных параметров: вероятность гибели неразмножающихся особей, т. е. особей 1—5-го ФС (только в течение периода размножения), длительности периода полового созревания самцов и самок, длительности промежутка между моментом полового созревания и первым пометом или двумя последовательными пометами размножающейся самки (межродовой промежуток). Зависимости вводятся следующим образом: если текущая плотность  $N_t$  больше критической:  $N_t > N_{kp}$ , то средние значения зависящих от плотности параметров увеличиваются

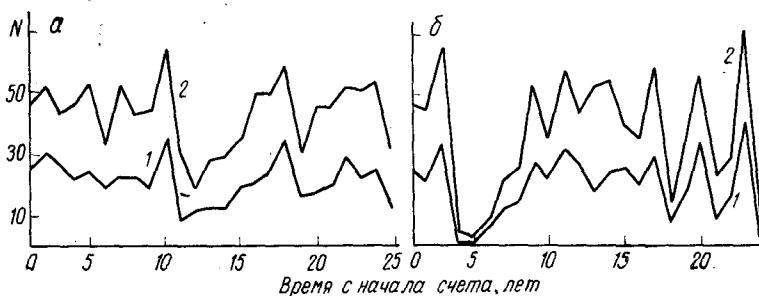


Рис. 1. Динамика плотности модельной популяции по годам:

а — от плотности зависит скорость полового созревания и длительность межродового промежутка; б — от плотности зависит длительность промежутка между пометами; 1 — плотность самок перед началом размножения, 2 — общая плотность перед началом размножения.

на  $k \cdot (N_t - N_{kp})$  (коэффициент  $k$  зависит от выбранного параметра). При  $N_t \leq N_{kp}$  параметры не меняются.

Для проверки предложенной гипотезы введены следующие зависимости демографических параметров популяции от плотности: за «единицу площади» взят участок в 5 га; критическая плотность размножающихся особей на таком участке принята равной 90 экз. (Кошкина, Коротков, 1975). При  $N_t > 90$  смертность неполовозрелых особей за день возрастает в  $1 + 0,001x(N_t - 90)$  раз, средний возраст наступления половой зрелости увеличивается на  $N_t - 90$  дней, величина промежутка между пометами на  $N_t - 90$  дней (значения коэффициентов  $k = 0,001$ , 1 и 1 выбраны на основании указанных в цитированных выше работах диапазонах изменчивости этих параметров).

В работах Т. В. Кошкиной (1965, 1975) для популяции черневой тайги предгорьев Салаирского кряжа отмечаются две из этих трех зависимостей — замедление полового созревания и увеличение длительности промежутков между пометами при повышенной плотности. Введение их в модель привело к статистически значимым колебаниям плотности модельной популяции, качественно совпадающим с динамикой индексов относительных уловов для участков черневой тайги и смешанного леса (рис. 1). Как и в полевых исследованиях, наиболее изменчива плотность перезимовавшей части популяции, которая колебалась от 19 до 67 особей. Максимальная плотность особей более чем двухнедельного возраста (т. е. тех, которые попадаются в ловушки) варьировала от 70 до 250 особей. При этом максимальная плотность коррелирует с весенней только в случае низкой весенней плотности, что соответствует наблюдениям в природе (Окулова, Мыскин, 1973).

Для того чтобы понять причины возникновения в модели флюктуаций, рассмотрим модельную динамику численности в те годы, в кото-

рые плотность самок к началу периода размножения принимает минимальное и максимальное значения (рис. 2, 3). При относительно низкой плотности самок (до 15 экз.) в течение всего сезона размножения  $N_t < N_{kp}$ , и поэтому максимальная плотность пропорциональна весенней, а все пять сезонных генераций, возможных при введенной длительности периода размножения, отчетливо проявляются в кривой годичной динамики (Жигальский и др., 1978).

В случае, когда весенняя плотность самок превышает 30 экз., критическая плотность достигается вскоре после того, как к размножению приступают особи весенней генерации. Во второй и последующих генерациях рождается существенно меньше детенышей, чем при низких весенних плотностях (см. рис. 2, 3), и к концу периода размножения доля особей трех последних генераций в популяции составляет 15—20% против 50—60% при низкой весеннеей плотности. В модели принято, что до следующей весны могут дожить только особи второй и последующих генераций (Шварц и др., 1964), поэтому при высокой весеннеей плотности в текущем

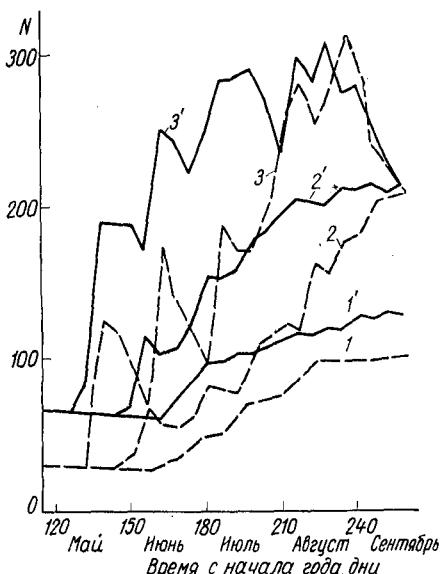


Рис. 2. Динамика плотности размножающихся особей (1, 1'), особей старше 14 дней (2, 2') и общей плотности (3, 3') для случаев низкой (1, 2, 3) и высокой (1', 2', 3') весеннеей плотности.

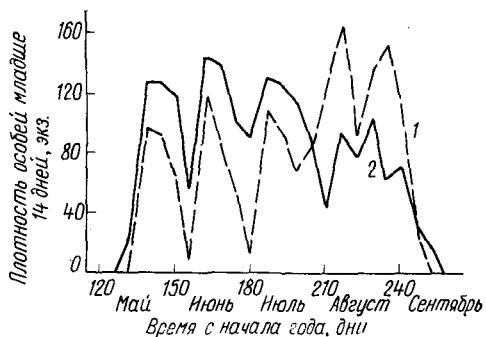


Рис. 3. Модельная динамика плотности особей младше 14 дней для случаев низкой (1) и высокой (2) весеннеей плотности.

году весенняя плотность к следующему году падает (примерно в два-три раза). В промежуточном случае (15—30 самок весной) момент «включения» обратной связи подвержен значительным случайным колебаниям, в связи с чем весенняя численность в следующем году может быть разной при похожих динамиках в текущем году. Выше уже отмечалось, что в этом случае уровень максимальной плотности не связан с весенней.

Описанный характер сезонной динамики приводит к существенно нерегулярным колебаниям весеннеей плотности от года к году. В тех вариантах модели, в которых наблюдаются флюктуации плотности, достаточно определено предсказывается лишь спад плотности после года пика (рис. 4).

Изучение динамики численности в природных и искусственных популяциях полевок обнаруживает различные сочетания трех введенных зависимостей популяционных параметров от плотности (Гашев, 1978; Petrescu-Raianu e. a., 1978; Rose, Ganes, 1978). Мы исследовали вопрос о значении каждого из трех возможных механизмов регуляции, вводя разные их сочетания в модель. Полученные результаты приведены частично на рис. 1 и 4. Видно, что флюктуации сохранились и даже увеличились в случае учета зависимости от плотности одного из параметров — длительности межродового промежутка. На протяжении 24 лет

наблюдались три цикла численности с промежутками между годами пика в 14, 3 и 3 года при амплитуде колебаний весеннеей плотности от 2 до 70 особей, а общей — от 10 до 262.

При учете трех обратных связей тип модельной динамики не меняется. Однако амплитуда колебаний весеннеей плотности уменьшилась относительно вариантов, в которых смертность от плотности не зависит. При введении механизмов регуляции, изменяющих демографические параметры неразмножающейся части популяции, — смертности и скорости полового созревания молодняка, колебания сохранились, но амплитуда их также уменьшилась. В то же время учет зависимости от плотности только выживаемости молодняка приводит к стабилизации весеннеей плотности (см. рис. 4). Для изучения влияния на амплитуду колебаний уровня условно критической плотности мы снизили ее значение до 45 особей в варианте, в котором от плотности зависят скорость

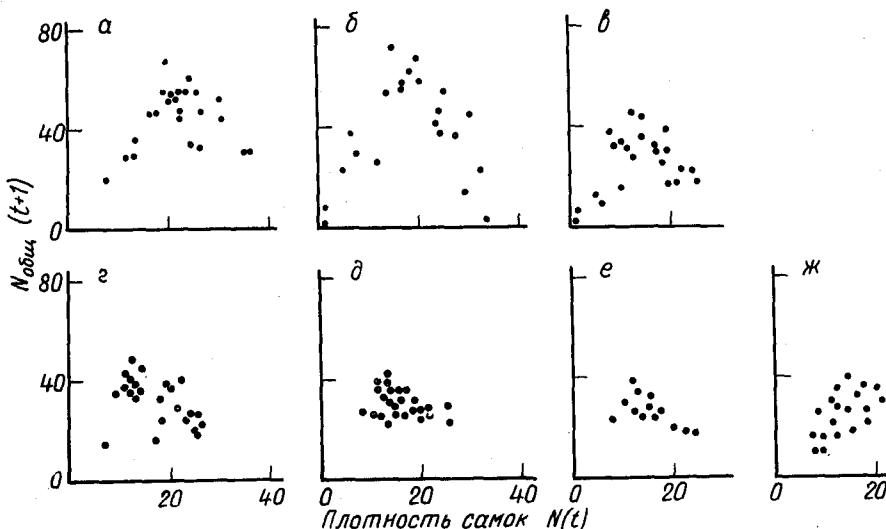


Рис. 4. Зависимость плотности популяции весной следующего года от плотности самок весной текущего года для вариантов, в которых от плотности зависят:

*a* — промежуток между пометами и скорость полового созревания,  $N_{\text{кр}} = 90$ ; *б* — промежуток между пометами,  $N_{\text{кр}} = 90$ ; *в* — все три рассматриваемых параметра,  $N_{\text{кр}} = 90$ ; *г* — скорость полового созревания и смертность молодняка,  $N_{\text{кр}} = 90$ ; *д* — смертность молодняка,  $N_{\text{кр}} = 90$ ; *е* — промежуток между пометами и скорость полового созревания,  $N_{\text{кр}} = 45$ ; *ж* — промежуток между пометами,  $N_{\text{кр}} = 90$ , смертность особей в ФС 4—8 увеличена в 1,5 раза.

полового созревания и промежуток между пометами. Размах колебаний уменьшился при этом до 18—38 особей и спады плотности весной после года пика стали менее глубокими.

Таким образом, введение зависимости от плотности длительности промежутка между пометами и скорости полового созревания приводит к флуктуациям весеннеей плотности, зависимости от плотности смертности молодняка — к стабилизации весеннеей плотности от года к году, а при учете совместно с другими зависимостями — к уменьшению амплитуды возникающих колебаний.

Колебания плотности, полученные в модели, хорошо согласуются с описанными для черневой тайги предгорьев Салаирского кряжа, послужившими нам источником исходных данных. Как и в природной популяции, при расчетах на модели весенняя плотность варьирует в 2—4 раза и колебания не имеют ярко выраженного периода, а уровень плотности осенью, к концу периода размножения, оставался примерно постоянным от года к году (Кошкина, Коротков, 1975; Окулова, Мыскин, 1973). Поэтому мы считаем, что механизмы эндогенной регуляции, выражющиеся в зависимости демографических параметров от плотности, могут приводить к колебаниям численности популяций.

Не касаясь более вопросов адекватности модели, попытаемся на основе полученных результатов объяснить, почему в разных популяциях полевок, обитающих в мало меняющихся от года к году внешних условиях, наблюдаются разные типы динамики численности. Для этого воспользуемся данными работы Мэя и Остера (May, Oster, 1976), касающимися динамики процессов, описываемых разностными уравнениями вида  $N_{t+1} = Rf(N_t)$ . В нашей модели срок жизни особей ограничен одним годом, поэтому динамика плотности популяции перед началом размножения описывается таким уравнением, где  $R$  (мальтузианский параметр) не зависит от механизмов эндогенной регуляции, а  $f(N_t)$  представляет зависимость весенней плотности в следующем году от весенней плотности текущего года, которая определяется зависимостями демографических параметров популяции от плотности в течение периода размножения.

В широком классе функций, достигающих максимального значения в середине промежутка изменения у уравнения  $N_{t+1} = Rf(N_t)$ , существуют три типа траекторий, сменяющих друг друга с ростом  $R$ . При малых  $R$  наблюдается стабилизация  $N_t$ , затем  $N_t$  начинает колебаться с периодом и амплитудой, растущими с ростом  $R$ , дальнейшее увеличение  $R$  приводит к хаотическому режиму — апериодическим колебаниям, амплитуда которых также возрастает с ростом  $R$  (Свирежев, Логофет, 1978). Для нас принципиально то, что при введении зависимости популяционных параметров от плотности в течение сезона размножения мы получаем в модели зависимость весенней плотности следующего года от весенней плотности текущего, которая может приводить к колебаниям, так как имеет максимум внутри области определения (см. рис. 4). Значение параметра  $R$ , при котором происходит изменение типов траекторий, зависит от конкретного вида функции  $f(N_t)$  и определяется учтенными зависимостями параметров популяции от плотности. В частности, при учете в модели зависимости от плотности промежутка между погодами пороговое значение  $R$  (в случае его превышения возможны колебания) минимально среди всех рассмотренных нами вариантов.

Итак, приведенное выше уравнение описывает динамику популяции с помощью двух различных по своей природе параметров:  $R$ , отражающего максимально возможный при данных условиях внешней среды репродуктивный потенциал, и  $f(N_t)$ , функции, отражающей зависимость демографических параметров популяции от плотности в течение периода размножения. Изменение условий местообитания влияет на  $R$  и может при одних и тех же механизмах эндогенной регуляции приводить к разным типам динамики численности. В неблагоприятных условиях (повышенная смертность, сокращение периода размножения и т. п.) значение  $R$  может находиться в области, соответствующей стабилизации плотности перед началом размножения. При улучшении условий увеличивается  $R$ , и весенняя плотность начинает колебаться от года к году. Период колебаний варьирует как из-за вариации  $R$  при изменении внешних условий, так и из-за внутривидовых изменчивости демографических параметров.

Такое объяснение хорошо согласуется с разными типами динамики численности, изученными Т. В. Кошкиной в трех разных экотопах (Кошкина, Коротков, 1975). В оптимальных (черневая тайга) и близких к оптимальным (вторичные смешанные леса) условиях наблюдаются 3—5-кратные колебания весенней плотности красной полевки. В островном лесу из-за повышенной смертности значение коэффициента  $R$  ниже и можно полагать, что малые изменения весенней плотности не обусловлены плотностными механизмами. Это подтверждается и расчетами на модели. В том случае, когда смертность половозрелых особей (за месяц) была увеличена в 1,5 раза относительно указанных выше значений, колебания плотности отсутствуют при любых вариантах введения плотностных зависимостей (см. рис. 4).

Аналогично можно объяснить и полевые наблюдения других авторов. Например, установлено (Birney, 1976), что при улучшении условий наблюдаются три типа динамики у *Microtus ochrogaster* — непостоянны поселения, характерные для плохих условий, поселения с низкой стабильной плотностью и поселения с более высоким средним уровнем плотности, колеблющимся от года к году. Амплитуда колебаний плотности *M. ochrogaster* увеличивается при переходе от дикой прерии к зарослям пырея и посадкам люцерны (Cole, Batzli, 1979).

Итак, можно предположить, что наблюдающиеся в природе значения малтузианского параметра  $R$  порождают все типы траекторий уравнения  $N_{\tau+1} = Rf(N_\tau)$  и динамика численности небольшого поселения полевок в отсутствие миграций может быть описана подобной моделью. В ней  $R$  определяется условиями внешней среды в данном году, а характер зависимости популяционных параметров от плотности в течение периода размножения  $f(N_\tau)$  постоянный от года к году. Такое описание объясняет возникновение в популяции колебаний плотности при достаточно длительном сохранении благоприятных условий и ее стабилизацию при их ухудшении, а также различные типы динамики популяций одного вида в разных биотопах.

Кратко сформулируем основные результаты работы.

1. Введение в модель зависимости популяционных параметров от плотности в течение периода размножения приводит к колебаниям плотности модельной популяции, сходным с наблюдавшимися в природной популяции красной полевки с предгорьев Салаирского кряжа. От года к году колеблется весенняя плотность модельной популяции. Максимальная плотность пропорциональна весенней только при низкой весенней плотности, а в остальных случаях, как и в природе, практически постоянна.

2. Из трех рассмотренных в модели зависимостей популяционных параметров от плотности только две — увеличение с ростом плотности длительности промежутка между последовательными пометами и замедление полового созревания молодняка — приводят к возникновению в модели колебаний весенней плотности от года к году. Увеличение смертности молодняка с ростом плотности ведет к стабилизации весенней плотности модельной популяции.

3. Результаты моделирования позволяют выдвинуть гипотезу о том, что динамика весенней численности изолированного поселения полевок может быть описана уравнением  $N_{\tau+1} = Rf(N_\tau)$ , в котором значение параметра  $R$  зависит от внешней среды, а вид функции  $f(N_\tau)$  определяется зависимостью популяционных параметров от плотности в течение периода размножения и не меняется от года к году.

Институт экологии растений и животных  
УНЦ АН СССР

Поступила в редакцию  
12 мая 1981 г.

## ЛИТЕРАТУРА

- Гашев Н. С. Динамика структуры популяций мелких мышевидных грызунов на примере контролируемых групп рыжих полевок. — Экология, 1978, № 6, с. 55—60.
- Жигальский О. А., Кряжимский Ф. В., Бененсон И. Е. Исследование взаимоотношений физиологических функций, ответственных за динамику численности, на математической модели. — В кн.: Эколого-физиологические исследования в природе и эксперименте. Фрунзе, 1977, с. 114—115.
- Кошкина Т. В. Популяционная регуляция численности грызунов (на примере красной полевки тайги Салаира и норвежского лемминга). — Бюлл. МОИП, 1965, № 6, с. 5—20.
- Кошкина Т. В., Коротков Ю. С. Регуляторные адаптации в популяциях красной полевки в оптимуме ареала. — В кн.: Fauna и экология грызунов. МГУ: 1975, вып. 12, с. 5—62.
- Окулова Н. М. Размножение и смертность в популяции красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) и основные факторы, воздействующие на эти процессы. — Зоол. журнал, 1975, 54, № 11, с. 1703—1715.
- Окулова Н. М., Мыскин А. А. К оценке значения различных факторов в динамике численности сибирской красной полевки (*Clethrionomys rutilus*). — Зоол. журнал, 1973, 52, № 12, с. 1849—1861.

- Свирижев Ю. М., Логофет Д. О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978, с. 352.
- Шварц С. С., Ищенко В. Г., Овчинникова Н. А. и др. Чередование поколений и продолжительность жизни у грызунов.— Журнал общ. биол., 1964, 25, № 6, с. 417—433.
- Birney E. C. Importance of vegetative cover to cycles of *Microtus* populations.— Ecology, 1976, 57, № 6, p. 1043—1051.
- Boonstra R. Effect of adult townsend voles (*Microtus townsendii*) on survival of young.— Ecology, 1978, 59, № 2, p. 242—248.
- Bujalska G. Reproduction and mortality of bank voles and the changes in the size of an island populations.— Acta theriol., 1975, 20, № 3, p. 41—56.
- Cole F. R., Batzli G. O. Nutrition and population dynamics of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*, in central Illinois.— J. Anim. Ecol., 1979, 48, № 2, p. 455—470.
- Glivicz J. Age structure and dynamics of numbers in an island population of bank voles.— Acta theriol., 1975, 20, № 4, p. 57—69.
- May R. M., Oster G. F. Bifurcations and dynamics complexity in simple ecological models.— Amer. Nat., 1976, 110, № 974, p. 573—600.
- Petrescu-Raiaru et al. Effect of stress induced by population density increase upon reproduction ability in *Microtus arvalis* L. females.— Rev. roum. biol. Ser. biol. anim., 1978, 23, № 2, p. 163—167.
- Rose R. H., Gaines M. S. The reproductive cycle of *Microtus ochrogaster* in eastern Kansas.— Ecol. Monogr., 1978, 48, № 1, p. 21—42.