

УДК 591.526 : 599.323.4

ИССЛЕДОВАНИЕ ВЛИЯНИЯ ВНЕШНИХ И ВНУТРЕННИХ ФАКТОРОВ НА ДИНАМИКУ ПОПУЛЯЦИИ. ИМИТАЦИОННОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ

О. А. ЖИГАЛЬСКИЙ

На имитационной математической модели проведен анализ раздельного и совместного влияния экзо- и эндогенных факторов на процессы формирования структуры и численности популяции лесных полевок. Показано, что внешние факторы определяют верхний предел оптимального для данных условий уровня плотности. Функция внутрипопуляционных механизмов — приведение численности и структуры популяции к уровню, адекватному этим условиям. Рост численности популяции в одних случаях лимитируется условиями среды, в других — популяционными механизмами.

В популяционной экологии накоплен большой фактический материал о причинах изменения численности и структуры популяций. Из этих работ следует, что процессы рождаемости и смертности обусловлены внешними факторами, в первую очередь кормовой базой и сочетанием метеорологических условий. Современные исследования позволяют выделить еще одну группу факторов — внутрипопуляционных, в основе которых лежат территориальные взаимоотношения и различия в иерархическом статусе животных, составляющих популяцию. Однако до настоящего времени остается во многом неясным вопрос о соотношении внешних и внутренних факторов регуляции численности. В настоящей работе на имитационной математической модели исследовалось раздельное и совместное влияние экзо- и эндогенных факторов на процессы формирования структуры и численности в популяциях красной (*Clethrionomys rutilus* Pal. 1779) и красно-серой (*Clethrionomys rufocanus* Sun. 1846) полевок.

В основу модели положено представление о специфичности структурных групп, составляющих популяцию. В связи с этим популяции красной и красно-серой полевок представлены состоящими из пяти групп: 1) детеныши, находящиеся в гнезде, 2) неполовозрелые, 3) половозрелые, 4) беременные, 5) кормящие (Шварц, 1959; Шварц с соавт., 1977; Ивантер, 1975, и др.). При построении модели было принято, что самцов в популяции всегда достаточно для оплодотворения всех половозрелых самок (самцы не ограничивают рост популяции), поэтому все моделируемые процессы рассматриваются только в отношении самок (Кошкина, 1967; Ивантер, 1975). Общая численность популяции равна сумме численности структурных групп, численность которых на каждом временном шаге определяется как числом животных в предыдущий момент времени, так и числом зверьков, перешедших в данную группу за один временной шаг модели. Переход животного из одной группы в другую обусловлен комплексом условий перехода, специфичных для каждой группы. Оценка основных популяционных характеристик, используемых в модели, проведена на основании наблюдений Т. В. Кошкиной и Ю. С. Короткова (1975) за популяцией красной полевки и Л. Р. Мичуриной (1974) и В. С. Суркова (1976) за популяцией красно-серой полевки. Подробное описание модели и ее основных характеристик, а также анализ внутрипопуляционных механизмов регуляции численности этих видов полевок приведены в работах О. А. Жигальского и С. Ф. Шубина (1981) и О. А. Жигальского (1982).

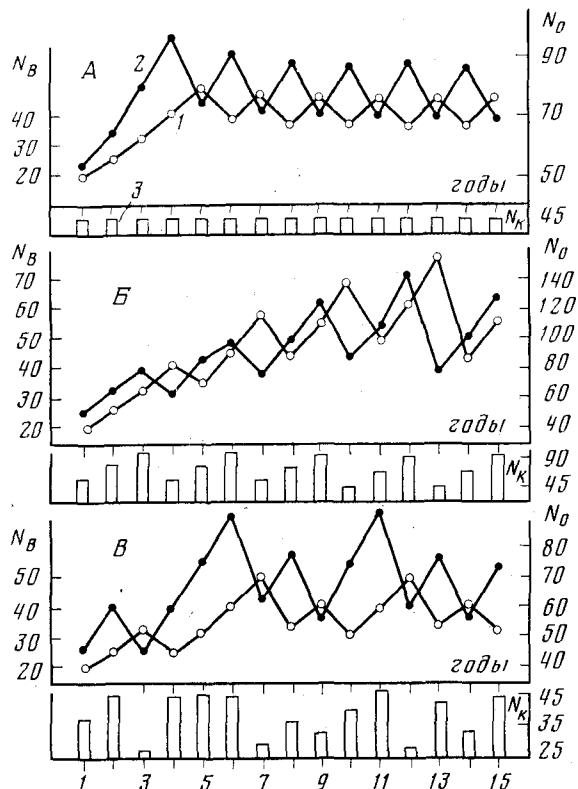
Свойства среды обитания лесных полевок изменяются в широких пределах, поэтому выделить в природных популяциях эффект внешних и внутренних факторов в «чистом» виде, как правило, невозможно. Мы попытались сделать это с помощью имитационной модели, на которой был проведен ряд машинных экспериментов. В *первом* случае внешние условия оставались неизменными на протяжении всех исследуемых лет (вариант 1), во *втором* — изменялись циклически с периодом в 2 года (вариант 2) и 3 года (вариант 3). Периоды 2 и 3 года выбраны на основании исследований О. А. Дроздова и А. С. Григорьева (1971), показавшими, что продолжительность циклов изменения температур и атмосферных осадков для районов Салайрского кряжа, в которых были проведены исследования Т. В. Кошкиной, составляют 2–3 года. В *третьем* случае они изменялись случайным образом (вариант 4). Для имитации случайных колебаний среды применялся метод Монте-Карло. Изменение внешних условий в модели имитировалось изменением «критической численности», превышение которой «включает» плотностно-зависимые обратные связи, приводящие численность и структуру популяции к уровню, адекватному условиям среды, посредством увеличения смертности и снижения репродуктивного потенциала популяции (Окулова, Мыскин, 1973; Ивантер, 1975; Кошкина, Коротков, 1975; Уиттекер, 1980).

В варианте 1, где критическая численность оставалась постоянной, возникли устойчивые двухлетние колебания структуры и численности, которые обусловлены только процессами, протекающими в самой популяции (рисунок). На протяжении первых 5 лет в популяции происходит формирование структуры, адекватной сложившимся условиям существования (этот промежуток, по-видимому, отражает скорость адаптации популяции к новым условиям среды). В вариантах 2 и 3 периодичность колебаний устанавливалась также на 5-й год. Но если в варианте 2 период колебаний демографических параметров популяции равнялся 2 годам, то в варианте 3 он стал равен трем. В последних двух случаях популяция после пятилетнего периода «врабатывания» «усваивала» новый ритм и двухлетняя внутренняя циклическая замещалась трехлетней циклической внешних условий (вариант 3). Даже тогда, когда критическая численность менялась случайным образом (средняя продолжительность цикла равна 2,7 года), популяция «отслеживала» колебания внешних условий (период колебаний популяционных характеристик также был близок к 2,7 году; см. таблицу).

Во всех экспериментах значение критической численности выше средней весенней. Подобное явление может наблюдаться только в том случае, когда регуляторные механизмы эффективно удерживают весеннюю численность от года к году на уровне, близком к допустимому для данных условий. В вариантах 1, 3 и 4 превышение критической численности над весенней составляет 1,1 раза, а в варианте 2—1,6 раза. Столь большие различия между критической и весенней численностями в варианте 2 свидетельствует о том, что популяционные механизмы регулируют численность более жестко и детерминированно. Причина повышения жесткости регулирования — совпадение периодов и фаз изменения внешних и внутренних процессов, в результате которого внутренняя двухгодичная циклическая синхронизируется с внешней. Это приводит к оптимальному соотношению динамики структуры популяции и динамики условий обитания. Подобный вывод справедлив и для величины сезонного пика численности. Во всех экспериментах, кроме второго, превышение численности во время сезонного пика над критической составляет 5,3 раза, а во втором 3,8 раза.

В варианте 1 вариабельность популяционных характеристик наименьшая и обусловлена только изменчивостью популяционных процессов (внешние условия в этом случае постоянны). В других экспериментах коэффициенты вариации условий среды колеблются от 18 до 34%.

Казалось бы, столь значительная изменчивость внешних условий должна столь же значительно увеличить вариабельность и популяционных характеристик (в случае пассивного «слежения» популяции за внешними условиями). Однако общая изменчивость характеристик популяции не равна алгебраической сумме внешней и внутренней изменчивости, и поэтому она значительно ниже, чем могла бы оказаться в случае простого суммирования (таблица). Внутрипопуляционные механизмы регуляции, в частности плотностно-зависимые обратные связи, частично гасят колебания внешней среды. Изменчивость популяци-



Динамика весенней (1), осенней (2) и критической (3) численности. Критическая численность (N_k): А — постоянна; Б — изменяется с периодом в 3 года; В — изменяется случайным образом. По оси абсцисс — время (годы), по оси ординат: слева — весенняя численность (N_B), справа — осенняя (N_O), критическая (N_k)

онных характеристик (при значительной вариабельности внешних условий) довольно низка (до 20%, тогда как в случае пассивного суммирования могла достигать 50–60%). В вариантах 3 и 4 коэффициенты вариации весенней и осенней численности достигают 21%, из них собственная популяционная изменчивость — 11% (вариант 1), а на долю внешних факторов приходится около 10%, что составляет чуть более 40% от общей вариабельности. В то же время колебания критической численности (внешней среды) составляют 99% от варианта 1, т. е. популяционные механизмы почти в 2 раза снижают эффект изменения внешних условий. Интересным в этом смысле оказался вариант 2: здесь коэффициент вариации критической численности наибольший (34%), а коэффициенты вариации весенней и осенней численности, сезонного пика и числа прибыльных за весь сезон размножения низки и по своему значению близки к внутрипопуляционным. Доля вариабельности внешних условий в общей изменчивости составляет всего 11–13%. В этом случае популяционные механизмы в еще большей степени сглаживают колебания внешней среды, уменьшая их примерно в 15 раз.

Показатель	Среднее	Стандартная отклонения	Коэффициент вариации	Длительность периода, годы	Коэффициент корреляции			
					1	2	3	4
Вариант 1								
1. Критическая численность	45	0,09	0,2	—				
2. Весенняя численность	41,9	4,8	11,4	2	0,48			
3. Осенняя численность	78,8	9,3	11,8	2	-0,11	-0,96		
4. Общее число прибыльных	552	28,9	5,2	2	-0,64	-0,23	0,16	
5. Сезонный пик численности	235	17,3	7,4	2	-0,06	-0,94	0,99	0,75
Вариант 2								
1. Критическая численность	69	23,2	33,7	2				
2. Весенняя численность	43,9	5,7	13,2	2	-0,99			
3. Осенняя численность	84	11,2	13,3	2	0,98	-0,95		
4. Общее число прибыльных	543,8	50,4	9,3	2	0,96	-0,92	0,99	
5. Сезонный пик численности	267,5	31,3	11,7	2	0,94	-0,89	0,97	0,97
Вариант 3								
1. Критическая численность	68,4	18,5	27,1	3				
2. Весенняя численность	61,1	12,2	20,1	3	-0,48			
3. Осенняя численность	118,5	23,1	19,5	3	0,93	-0,31		
4. Общее число прибыльных	711	195,5	27,4	3	0,96	-0,47	0,97	
5. Сезонный пик численности	353	33,2	16,0	3	-0,09	0,71	0,71	
Вариант 4								
1. Критическая численность	39	7,1	18,3	2,7				
2. Весенняя численность	35,6	7,6	21,3	2,8	-0,47			
3. Осенняя численность	68,8	13,7	19,9	2,7	0,67	0,21		
4. Общее число прибыльных	445,3	85,3	19,2	2,7	0,64	0,20	0,92	
5. Сезонный пик численности	208	33,3	16,1	2,7	0,72	0,17	0,96	0,83

Примечание. Критическая численность: вариант 1 — постоянна, вариант 2 — изменяется с периодом в 2 года, вариант 3 — изменяется с периодом в 3 года, вариант 4 — изменяется случайным образом.

Подобная картина может наблюдаться только в том случае, когда плотностно-зависимые обратные связи обладают более высокой жесткостью, не позволяющей популяции изменять свою структуру и численность в широких пределах. Иными словами, популяционные механизмы регуляции (в варианте 2) с наибольшей эффективностью приводят численность к уровню, адекватному внешним условиям. Кроме того, увеличение коррелятивных связей между различными параметрами мы вправе рассматривать как увеличение упорядоченности популяционных механизмов регулирования и их большей согласованности. Только высокая согласованность популяционных процессов и их высокая степень упорядоченности позволяют популяции реагировать на изменение внешних условий за минимально короткое время (допуская лишь незначительное перерегулирование) (таблица). Следует отметить, что высокая коррелированность популяционных процессов в варианте 2 обусловлена совпадением периодов и фаз внешней и внутренней циклических (высокая емкость среды всегда совпадает с высокой репродуктивной способностью и малой смертностью в популяции). В варианте 3, несмотря на циклические изменения внешней среды, число совпадений благоприятных условий с возможностями популяции значительно меньше, что и приводит к уменьшению коэффициентов корреляции. Еще меньшее число совпадений в варианте 4 и, как следствие этого, еще меньшая коррелированность признаков.

Таким образом, если бы популяция красной полевки существовала в стабильных условиях, то возникли бы двухлетние колебания ее численности и демографической структуры. Период таких колебаний определяется соотношением рождаемости и смертности, а также интенсив-

ностью обратных связей, но, вероятно, различен для разных видов и местообитаний. В модели, построенной по данным Т. В. Кошкиной и Ю. С. Короткова (1975) для красной полевки, период колебаний численности равен 3 годам (Жигальский, 1982), а в модели, построенной по данным Л. Р. Мичуриной (1974) и В. С. Суркова (1976) для красно-серой полевки, он равен 2 годам. Совершенно ясно, что это идеальный случай, необходимый только для того, чтобы показать существование в популяции эндогенных циклов, период которых, вероятно, не столь стабилен, как это получилось в модельной популяции. Во всех тех случаях, когда условия среды менялись, популяция довольно быстро усваивала новый ритм и все ее характеристики изменялись с периодичностью внешних условий. При этом чем ближе период изменения внешних условий с периодом внутривидовых колебаний и чем более выражена циклическая внешних условий, тем выше согласованность и упорядоченность популяционных процессов, которая позволяет популяции с максимально возможной скоростью реагировать на изменения внешней среды (Межжерин, 1974). Последнее является необходимым условием для выживания популяции, осваивающей новую территорию, где у нее еще несовершенны механизмы адаптивного регулирования структуры и численности к более жестким условиям обитания (Ивантер, 1975). При отсутствии циклических изменений внешних условий в популяции отсутствуют и закономерные колебания ее параметров, а «глобальные» максимумы и минимумы численности в одних случаях обусловлены совпадением благоприятных условий среды с высокой воспроизводительной способностью популяции, в других — малой емкостью среды и низкой репродуктивной способностью. Существуют и все промежуточные варианты, когда либо внешние, либо внутренние факторы ограничивают рост популяции (рисунок). Численность и демографическая структура рассматриваемого года во многом определяются динамикой популяции предыдущего года.

Внешние факторы (метеоусловия, кормовая база, пресс хищников, конкуренция и т. д.) определяют верхний предел оптимального для данных условий уровня плотности (в модели — уровень критической численности). Функция внутривидовых механизмов — приведение численности и структуры популяции к уровню, адекватному этим условиям. Популяция представляет собой «следящую систему», которая постоянно преобразует свою структуру и численность соответственно меняющимся условиям среды обитания.

Закономерности, установленные нами в модельных экспериментах, подтверждаются данными ряда исследователей (Окулова, Мыскин, 1973; Окулова, 1975; Громов, Поляков, 1977; Поляков, 1976; Максимов, 1975, 1982). Это позволяет нам надеяться, что полученные выводы носят не только теоретический характер, но могут иметь и практическое значение.

ЛИТЕРАТУРА

- Громов И. М., Поляков И. Я. Fauna СССР. Млекопитающие. Л.: Наука, 1977, т. 3, вып. 8, с. 504.
- Дроздов О. А., Григорьев А. С. Многолетние циклические колебания атмосферных осадков на территории СССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1971. 157 с.
- Жигальский О. А. Исследование плотностно-зависимых механизмов регуляции численности красной полевки. Имитационное моделирование. — Ж. общ. биол., 1982, № 1, с. 121—128.
- Жигальский О. А., Шубин С. Ф. Исследование соотношения экзогенных и эндогенных механизмов регуляции численности красно-серой полевки (имитационное моделирование). — В кн.: Териология на Урале. Свердловск, 1981, с. 33—37.
- Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 244 с.
- Кошкина Т. В. Популяционная регуляция численности грызунов (на примере красной полевки тайги Салаира и норвежского леминга). — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1967, т. 72, № 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. М.: Изд-во МГУ, 1975, с. 5—61.

- Максимов А. А.* Типы вспышек и прогноз массового размножения грызунов (на примере водяной полевки). Новосибирск: Наука, 1975. 189 с.
- Максимов А. А.* Соотношение между учением о факторах динамики численности животных и проблемой долгосрочного прогнозирования вспышек массового размножения.— Экология, 1982, № 1, с. 38—45.
- Межжерин В. А.* Этюды по теории биологических систем.— В кн.: Системные исследования. М.: Наука, 1974, с. 100—119.
- Мичурин Л. Р.* Поведение и особенности развития лесных полевок в экспериментальных условиях.— В кн.: Экология популяций лесных животных. Новосибирск: Наука, 1974, с. 103—118.
- Окулова Н. М.* Размножение и смертность в популяции красной полевки и основные факторы, воздействующие на эти процессы.— Зоол. ж., 1975, т. 54, вып. 11, с. 1703—1714.
- Окулова Н. М., Мыскин А. А.* К оценке значения различных факторов в динамике численности красной полевки.— Зоол. ж., 1973, т. 52, вып. 12, с. 1849—1860.
- Поляков И. Я.* Логика этапов разработки проблемы прогнозов в защите растений.— В кн.: Труды ВИЗР. Л., 1976, вып. 50, с. 5—23.
- Сурков В. С.* К экологии красно-серой полевки острова Сахалин.— В кн.: Наземные позвоночные Дальнего Востока СССР: Тр. Биол.-почв. ин-та. Владивосток, 1976, т. 37 (140), с. 75—87.
- Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
- Шварц С. С.* О возрастной структуре популяций млекопитающих.— Тр. Уральского отд. МОИП. Свердловск, 1959, № 2, с. 3—22.
- Шварц С. С., Олениев В. Г., Жигалский О. А., Кряжимский Ф. В.* Изучение роли сезонных генераций мышевидных грызунов на имитационной модели.— Экология, 1977, № 3, с. 12—21.

Институт экологии растений
и животных УНЦ АН СССР,
Свердловск

Поступила в редакцию
21.IX.1982

**A STUDY AN IMITATION MODELLING OF THE EFFECT OF EXTERNAL
AND INTERNAL FACTORS ON THE DYNAMICS
• OF POPULATION DENSITY**

O. A. ZHIGALSKY

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Science Center
of Acad. Sci. USSR, Sverdlovsk*

Summary

An analysis of independent and joint influence of external and internal factors on the processes of formation of the population structure and density in the genus *Clethrionomys* was carried out using the imitation mathematical model. The external factors were shown to determine the upper limit of the optimal, for the given conditions, level of numbers. The function of intrapopulation mechanisms consists in bringing the population structure and density to a level adequate to these conditions. The growth of population density is limited in some cases by environmental conditions and in the other ones by population mechanisms.