

УДК 574.34+599.323.4

© 1990 г.

О. А. ЖИГАЛЬСКИЙ, А. Д. БЕРНШТЕИН

ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННЫХ И ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ НА ДИНАМИКУ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ

На основании 13-летних стационарных наблюдений количественно оценена эффективность воздействия структуры и численности популяции в предыдущие и настоящий моменты времени, погодных и кормовых условий на динамику демографических показателей рыжей полевки. Показано, что популяция рыжей полевки находится под контролем всех четырех рассмотренных воздействий. Но в зависимости от возраста принадлежности к функциональной группировке, пола и фазы репродуктивного цикла обнаружены существенные различия в распределении интенсивности действия факторных составляющих.

В работах ряда исследователей было показано, что решающими для популяции грызунов могут являться экзогенные факторы, такие, как инфекционные заболевания (Elton, 1924), погодные условия (Поляков, 1973; Медведев и др., 1983; Myllymäki, 1985, и др.), состояние кормовой базы (Lack, 1954; Pitelka, 1964; McNab, 1980; Levin, 1982, и др.), хищники (Кривошеев, 1981; Pearson, 1966; Masaaki, 1982). Однако появившиеся в 50-е годы данные о существовании территориальных отношений, а также выявление различного иерархического статуса животных дали основания полагать, что важную роль в динамике популяции играют внутривидовые механизмы регуляции. Согласно этой точке зрения, динамика демографических показателей и плотность населения тесно связаны между собой (Christian, 1950; Chitty et al., 1968; Krebs, 1970; 1978; Кошкина 1965; Тупикова, Коновалова, 1971; Ивантер, 1975; Шилов, 1984; Bjajlska, 1985; Жигальский, Бернштейн, 1986). В последние годы наблюдается возврат интереса к внешним факторам, а внутривидовые механизмы отводится компенсаторная роль (Garseol, Howard, 1981; Small, Farley, 1982; Batzli, 1985; Жигальский, 1984). Вместе с тем в настоящее время многие экологи отказываются от поиска единого фактора, объясняющего динамику численности, и склоняются к существованию многофакторной системы ее регуляции (Lidicker, 1973, 1978). По нашему мнению, формулировка современной теории гомеостатического регулирования популяции возможна только в том случае, когда одновременно анализируется все разнообразие внутривидовых процессов и оценивается степень воздействия среды обитания на эти процессы во всем многообразии (видового, географического, биотипического и т. д.) их проявления.

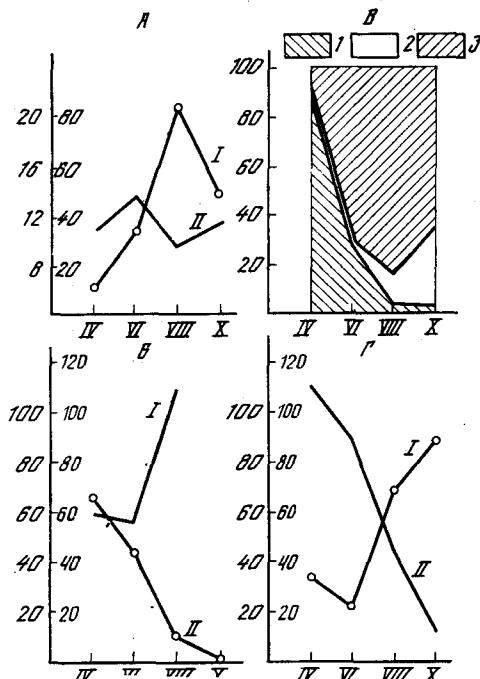
В предлагаемой работе на основании многолетних стационарных наблюдений сделана попытка оценить влияние четырех групп факторов: структуры и численности популяции в предыдущие моменты времени, состояния популяции в анализируемый момент времени, метеорологических факторов (температуры воздуха, количества осадков, толщины снежного покрова), кормовых условий (урожайность семян ели и липы) на динамику демографических показателей популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Sch. 1780).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основой работы являются материалы, полученные на стационарном участке в Удмуртии (1973–1985), расположенным в подзоне липово-пихтово-еловых подтаежных лесов (Растительность..., 1980). В древостое преобладают ель и липа в разных соотношениях с примесью пихты, бере-

зы и осины. Подлесок состоит из поросли липы, жимолости, бересклета и других кустарников; травянистый покров развит хорошо.

Учеты численности проведены стандартным методом ловушко-линий четыре раза в год (IV, VI, VIII, X). За 13 лет наблюдений отработано около 20 тыс. ловушко-суток и отловлено более 2,5 тыс. зверьков. Состояние популяции анализировали по совокупности оценок численности (процент попадания на 100 ловушко-суток) и структуры популяции (доли разных половозрастных групп). Возраст полевок определяли с точностью до 2 мес (Тупикова и др., 1970), но для анализа использованы группы самцов и самок трех возрастных классов – 7–16, 3–6, и 1–2 мес; внутри классов зверьков подразделяли на неполовозрелых, размножающихся в текущем сезоне и размножающихся в момент поимки (беременные самки, самцы с признаками активного сперматогенеза).



Сезонная динамика популяционных показателей рыжей полевки (средние многолетние значения). I – анализируемая характеристика, II – коэффициент вариации, 1 – возрастная группа 7–16 мес, 2 – 3–6 мес, 3 – 1–2 мес. По оси ординат: А: слева – общая численность, %, справа – коэффициент вариации, %; Б: слева – доля беременных, %, справа – коэффициент вариации, %; В: возрастной состав, %; Г: слева – доля яловых самок, %, справа – коэффициент вариации. По оси абсцисс – месяцы

Рыжая полевка на территории стационара – доминирующий вид среди мелких млекопитающих и обитает в условиях, близких к оптимальным. Средний многолетний показатель весенней численности равен 6,2, а максимальной – 20,4. Размножение обычно продолжается с апреля по август, но в отдельные годы наблюдается и в осенне-зимний и ранневесенний периоды (см. рисунок).

Для предварительной обработки было взято более 50 популяционных характеристик и около 30 действующих на них факторов, природа связей которых ранее не была исследована. Рассчитывались следующие показатели связи: коэффициент парной корреляции Пирсона; коэффициент ранговой корреляции Спирмена; корреляционное отношение; показатель криволинейности и достоверности перечисленных коэффициентов. По коэффициентам корреляции и корреляционному отношению оценивали степень связи популяционных явлений и действующих факторов, а по показателю криволинейности оценивали статистическую значимость линейности этих связей (Гласс, Стенли, 1976; Иберла, 1980).

Проведенный предварительный анализ линейности связей позволил ограничиться рассмотрением линейного соотношения между зависимой и множеством объясняющих переменных. Процедура построения множественной регрессии сложна, но достаточно хорошо математически обоснована (Фёрст, Рёнц, 1983; Поллард, 1982, и др.) и поэтому не нуждается в подробном описании. Полная дисперсия (S) в регрессионном анализе

включает в себя две составляющие: дисперсию, обусловленную включенными объясняющими переменными (Sr), и остаточную дисперсию (Se), слагающуюся из дисперсии, связанной с действием непривлеченных в анализ объясняющих переменных, и дисперсии, вызванной случайными ошибками наблюдений. Частное от деления Sr на S есть коэффициент множественной детерминации, который, с одной стороны, отражает долю дисперсии зависимой переменной, обусловленной регрессией, а с другой — служит мерой качества регрессии. Если R^2 статистически значимо, то расчетное уравнение регрессии отражает статистически достоверно существующую связь между зависимой и анализируемыми объясняющими переменными. Значимость R^2 оценивали по выражению, приведенному в книге К. Иберла (1980). Следует отметить еще одно свойство коэффициента множественной детерминации: он равен сумме произведений нормированных коэффициентов регрессии (B_i^2) и коэффициентов корреляции (Фёрстер, Рёнц, 1983). Каждое слагаемое этой суммы служит оценкой вклада соответствующего фактора в определение зависимой переменной.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Весной (апрель) общая численность рыжей полевки зависит от структуры и численности популяции осенью (октябрь) предыдущего года, а также от метеорологических и кормовых условий зимовки. Однако оценка вклада этих факторов в изменение численности, проведенная с помощью множественного регрессионного анализа, показала, что численность зверьков в начале нового цикла размножения определяется в основном внешними по отношению к популяции факторами (доля дисперсии численности, обусловленная действием этих факторов достигает 97%) с некоторым преобладанием влияния погодных условий (таблица). При хорошей пищевой обеспеченности полевок в осенне-зимний период наблюдается зимнее размножение, которое не характерно для этого вида в нормальных условиях. В результате этого численность полевок в апреле может увеличиться на 20% от среднего многолетнего уровня, а это в свою очередь приводит к существенному преобразованию типичной возрастной структуры и создает предпосылки для возрастаания уровня летней численности популяции.

Количество перезимовавших полевок в апреле практически в равной степени определяется численностью и половозрастным составом населения в сентябре-октябре предыдущего года и метеорологическими условиями зимы и почти не зависит от урожая ели и липы. При отсутствии размножения под снежным покровом численность популяции в осенне-зимний период может изменяться только за счет отхода зверьков, величина которого в одинаковой степени определяется действием эндо- и экзогенных факторов. Следует отметить, что главную роль в процессах выживания полевок играют демографическая ситуация, сложившаяся в популяции в конце предыдущего цикла размножения, и погодные условия перезимовки (таблица). Скорее всего зимняя гибель зверьков прямо не связана с осенней численностью и половозрастной структурой, а определяется тем, к какой популяционной группировке принадлежат родители зверьков, уходящих в зиму, и условиями, сопутствующими фазе быстрого роста животных (до момента полового созревания). В то же время колебания температуры воздуха, количества осадков и толщины снежного покрова могут прямо влиять на смертность.

Численность рыжей полевки в июне, августе и октябре не зависит от внешних условий (исключая катастрофические природные явления), а определяется практическиmonoфакторно — демографией популяции в каждый из этих месяцев (таблица) и главным образом численностью той группы, которая наиболее многочисленна в данный момент, хотя можно было полагать, что численность животных в настоящий момент времени должна определяться состоянием популяции в предыдущие моменты времени. Вероятно, подобное явление может наблюдаться лишь в том случае, когда предшествующие популяционные ситуации влияют

Оценка влияния действующих на популяцию факторов
 (цифры в столбцах 2, 3, 4, 5 — доля вклада каждой группы факторов в изменения
 популяционных характеристик, в %)

Популяционные характеристики	Эндогенные факторы в момент времени		Экзогенные факторы		Доля объясняемой дисперсии
	предшествующий	настоящий	климатические	кормовые	
H (4)	3,0	0,0	57,8	39,2	98,7
H ₇ (4)	52,4	0,0	47,6	0,0	88,7
H (6)	15,0	85,0	0,0	0,0	99,8
H (8)	1,6	98,4	0,0	0,0	99,7
H (10)	8,8	91,2	0,0	0,0	99,9
B	31,6	16,4	45,6	6,4	99,5
D ₆₇ (4)	53,2	32,6	5,9	8,3	89,4
D ₆₁ (6)	24,9	75,1	0,0	0,0	62,3
D ₆₃ (6)	0,0	99,8	0,2	0,0	93,6
D ₆₇ (6)	93,8	3,1	3,1	0,0	41,1
D ₆₁ (8)	19,3	78,0	2,7	0,0	97,2
D ₆₃ (8)	44,4	55,2	0,4	0,0	63,3
D _{я7} (4)	35,4	35,4	27,3	3,5	97,8
D _{я1} (6)	9,0	91,0	0,0	0,0	85,1
D _{я1} (8)	33,0	65,5	0,0	1,5	89,5
D _{я3} (8)	53,4	43,7	2,8	0,0	93,4
D _{я1} (10)	26,8	44,5	28,7	0,0	95,9
D _{я3} (10)	56,7	43,3	0,0	0,0	98,9
D _{S-1} (6)	2,3	97,7	0,0	0,0	98,6
D _{S-1} (8)	22,4	77,6	0,0	0,0	92,1
D _{S-1} (10)	17,4	82,6	0,0	0,0	92,3
D _{S-3} (10)	34,8	6511	0,1	0,0	98,6

Примечание. В — выживаемость за зиму, Н — численность, Д — доля в популяции или возрастной группе особей рассматриваемой группировки, «б», «я» — соответственно беременные и неполовозрелые в данный момент самки, S — неполовозрелые самцы, цифры при «б», «я», «S» — возрастные группы 1 — возраст 1—2, 3 — возраст 3—6 и 7 — 7—16 мес, цифры в скобках номера месяцев.

на численность полевок не прямо, а опосредуются либо изменением скорости полового созревания и активности размножения, либо другими факторами.

Анализируя действие всех четырех групп факторов на структурные характеристики популяции, следует отметить, что самый низкий процент объясняемой дисперсии (около 70%) приходится на долю участвующих в размножении самок. Иными словами, примерно 30% изменчивости доли беременных самок объясняется действием других, не учтенных факторов. Для большинства других рассмотренных популяционных показателей процент объясняемой дисперсии находится в пределах 92—99%. Вполне возможно, что участие в размножении самок определяется не только численностью и составом популяции в предыдущие и настоящий моменты времени, но и другими неучтенными причинами. Среди последних, вероятно, наиболее весомы генетические особенности полевок и их родителей.

Доля размножающихся самок среди перезимовавших в апреле и июне на 73% связана с состоянием популяции в сентябре-октябре прошлого года. На 18% она определяется демографией популяции в апреле и июне и только на 9% связана с погодными и кормовыми условиями (примерно поровну). Вместе с тем доля беременных и размножающихся самок из числа прибыльных в течение всего сезона размножения обусловлена демографией популяции в рассматриваемый момент (около 77%), на 22% она зависит от истории популяции и всего на 1% — от погодных условий.

Еще более дробно по четырем факторным составляющим разлагаются дисперсии долей неполовозрелых самок. Половое созревание перези-

мовавших самок в апреле главным образом зависит от трех первых факторных составляющих (демографии популяции осенью предыдущего года и весной, а также погодных условий апреля) и лишь на 4% — от обилия семян ели и липы. Скорость полового созревания самок в возрастной группе 3—6 мес очень слабо связана с изменением погодных условий и вообще не обнаруживает связей с обилием кормов, а определяется в значительной степени эндогенными факторами (почти в равном соотношении предысторией популяции и ее демографией в анализируемый момент) (таблица). Если механизм воздействия высоких плотностей (в момент исследования) на скорость полового созревания молодых зверьков достаточно хорошо разработан в популяционной биологии (Christian, 1950; Chitty, 1967; Krebs, 1970; 1978; Кошкина, 1965; Широв, 1984), то механизм изменения скорости полового созревания в зависимости от численности и структуры популяции в предшествующие моменты времени труден для обсуждения. Вероятно, под действием различных предшествующих демографических ситуаций в популяции происходит «дифференциация» молодых самок, в результате чего получают селективное преимущество определенные генотипы, что, по-видимому, и приводит к изменению соотношения быстро и медленно созревающих самок (Chitty, 1967; Krebs, 1978; Krebs et al., 1973). Несколько иная картина характерна для зверьков возраста 1—2 мес. Интенсивность их полового созревания в летние месяцы в основном связана с состоянием популяции в анализируемый момент (около 67%), на 22% — с предысторией популяции, на 10% — с погодными условиями и очень слабо — с обилием кормов. Таким образом, интенсивность размножения взрослых самок весной определяется демографической ситуацией в конце предшествующего репродуктивного цикла, составом и численностью населения весной и погодными условиями зимы. Сходным образом распределены факторные нагрузки для молодых самок в октябре. В то же время в течение всего лета половое созревание последних в первую очередь зависит от численности и состава населения полевок в настоящий момент, а половое созревание взрослых самок — от демографических ситуаций в предыдущие моменты времени.

Перезимовавшие самцы рыжей полевки созревают раньше самок (в апреле они практически все половозрелы), и выявить зависимость их полового созревания от разных факторов на нашем материале не представляется возможным. Участие прибыльных самцов в размножении, по данным наших расчетов, определяется (на 95%) эндогенными факторами, в основном — демографией популяции в рассматриваемый момент времени (таблица). Слабая зависимость полового созревания самцов от внешних условий, вероятно, связана с редукцией поведенческих реакций самцов в ответ на изменения условий среды, или же обусловлена более высокой физиологической устойчивостью самцов к действию различных факторов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из представленного материала следует, что популяция рыжей полевки в Удмуртии находится под контролем структуры и численности зверьков в предыдущие моменты времени, ситуации в популяции в настоящий момент, погодных и кормовых условий. В зависимости от возраста, принадлежности к функциональной группировке, пола и фазы репродуктивного периода обнаружены существенные различия в распределении интенсивностей действия факторных составляющих. Численность и структура популяции в предшествующие моменты оказывают влияние в основном на «функционально» взрослых животных, определяя их выживаемость, активность размножения, а также скорость полового созревания. Весной и в первой половине лета таковыми являются перезимовавшие самцы и самки, а во второй (август—октябрь) самыми старшими в популяции становятся зверьки в возрасте 3—6 мес, которые и составляют основу группы «функционально» взрослых животных. Основной действующий в это время фактор — предыстория популяции.

Численность и структура населения полевок (в момент исследования) максимально влияют на репродуктивный потенциал самых молодых самцов и самок (в возрасте 1–2 мес) практически во все летние месяцы. Выживаемость и размножение животных этой возрастной группы остаются и под контролем предыдущих демографических ситуаций, однако эффект последних значительно слабее и, вероятно, проявляется в снижении жизнеспособности и интенсивности размножения полевок, переживших периоды высокой численности на стадиях эмбрионального и раннего постэмбрионального развития (Медведев и др., 1983; Jaszczak, 1974, и др.).

Метеорологические и кормовые условия вызывают изменения репродуктивного потенциала популяции и зимней выживаемости рыжей полевки только в начале и конце сезона размножения, где роль их в регуляции численности доминирующая и не оказывает влияния на популяционные процессы в летние месяцы. Самцы очень слабо подвержены действию этих факторов.

Таким образом, можно считать, что колебания численности рыжей полевки находятся под контролем многофакторной системы регуляции с меняющейся ролью действующих на популяцию факторов.

Основные результаты работы можно сформулировать следующим образом:

1) выживаемость, численность и интенсивность размножения перезимовавших полевок определяются структурой и численностью популяции в конце предыдущего цикла размножения и погодными условиями зимовки зверьков;

2) общая весенняя численность определяется погодными и кормовыми условиями в осенне-зимний период. Благоприятные условия способствуют появлению дополнительных генераций после установления снежного покрова;

3) активность размножения молодых в первую половину лета определяется в основном численностью и структурой популяции в этот период, тогда как во вторую половину лета и осенью возрастает влияние внутрипопуляционных ситуаций в предыдущие периоды. При этом для прибыльных самок старшего возраста предыстория популяции становится ведущим фактором, как и для перезимовавших зверьков весной. Различия в реакции самок и самцов на изменения условий существования связаны с дополнительным воздействием на скорость полового созревания самок погодных условий;

4) в зависимости от возраста животных и сезона года изменяется вклад различных воздействий в регулирование интенсивности размножения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гласс Д., Стенли Д. Статистические методы в педагогике и психологии. М.: Прогресс, 1976. 495 с.
- Жигальский О. А. Исследование влияния внешних и внутренних факторов на динамику популяции. Имитационное моделирование//Журн. общ. биологии. 1984. Т. 65. № 4. С. 450—455.
- Жигальский О. А., Бернштейн А. Д. Популяционные факторы регуляции размножения рыжей полевки//ДАН СССР. 1986. Т. 291. № 1. С. 250—252.
- Иберла К. Факторный анализ. М.: Статистика, 1980. 398 с.
- Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 244 с.
- Кошкина Т. В. Плотность популяции и ее значение в регуляции численности красной полевки//Бюл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70. № 1. С. 5—17.
- Кривошеев В. Г. Факторы регуляции численности мышевидных грызунов и хищных млекопитающих тайги Колымской низменности//Экология млекопитающих Северо-Востока Сибири. М.: Наука, 1981. С. 61—82.
- Медведев В. С., Савченков Ю. И., Солдатова О. Г., Венгер Т. Ф. Влияние экстремизации факторов среды на репродуктивную функцию и приспособленность потомства у млекопитающих//Териологические исследования в Якутии. Якутск: Изд-во АН СССР, Якутское отд. 1983. С. 84—91.
- Поллард Д. Справочник по основным методам статистики. М.: Финансы и статистика, 1982. 344 с.
- Поляков И. Я. Динамика численности животных и управление ею//Современные проблемы экологии. М.: МГУ, 1973. С. 121—144.

- Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 372 с.
- Тупикова Н. В., Сидорова Г. А., Коновалова Э. А.* Определитель возраста лесных полевок//Фауна и экология грызунов. М.: МГУ, 1970. Вып. 10. С. 160—171.
- Тупикова Н. В., Коновалова Э. А.* Размножение и смертность рыжих полевок Вятско-Камского Междуречья//Фауна и экология грызунов. М.: МГУ, 1971. Вып. 10. С. 145—171.
- Фёрстер Э., Рёэн Р.* Методы корреляционного и регрессионного анализа. М.: Финансы и статистика, 1983. 302 с.
- Шилов И. А.* Стресс как экологическое явление//Зоол. журн. 1984. Т. 63. Вып. 6. С. 805—812.
- Batzil G. O.* The role of nutrition in population cycles of microtine rodents//Acta Zool. Fenn. 1985. № 173. P. 13—17.
- Bujalska G.* Regulation of female maturation in *Clethrionomys* species, with special reference to an island population of *Cl. glareolus*//Ann. Zool. Fenn. 1985. V. 22. № 3. P. 331—342.
- Chitty D.* The natural selection of self-regulatory behaviour in snimal populations//Proc. Ecol. Soc. Austral. 1967. V. 2. P. 51—78.
- Chitty D., Pimentel D., Krebs C. F.* Food supply of overwintered voles//J. Anim. Ecol. 1968. V. 37. P. 113—124.
- Christian J. J.* The adreno-pituitary system and population cycles in mammals//J. Mammal. 1950. V. 31. № 3. P. 247—259.
- Elton C. S.* Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects// Brit. J. Exp. Biol. 1924. V. 2. P. 119—127.
- Garseol A., Howard W. E.* A 19-year study of microtine population fluctuations using time-series analysis//Ecology. 1981. V. 62. № 4. P. 930—937.
- Jaszczak K.* The influence of parental age on the genetic quality of the progeny of mice. II. Certain parametres of fertility and the ratio of sexes in successive generations// Genet. polon. 1974. V. 15. № 4. P. 483—490.
- Krebs C. J.* Microtus population biology: behavioural changes associated with the population cycle in *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus*//Ecology. 1970. V. 51. P. 34—52.
- Krebs C. J.* A review of the Chitty hypothesis of population//Can. J. Zool. 1978. V. 56. P. 2463—2479.
- Krebs C. J., Gaines M. S., Keller B. L., Myers J. K., Tamarin R. H.* Population cycles in small rodents//Science. 1973. V. 179. P. 35—41.
- Lack D.* The natural regulation of animal numbers. Oxford: Clarendon Press, 1954. 132 p.
- Levin R.* Food fuels reproductive success//Science. 1982. V. 217. № 4556. P. 238—239.
- Lidicker W. Z., Jr.* Regulation of numbers in an island population of the californian vole, a problem in community dynamics//Ecol. Monogr. 1973. V. 43. P. 271—301.
- Lidicker W. Z., Jr.* Regulation of numbers in small mammal populations — historical reflections and a synthesis//Population of small mammals under natural conditions. Pittsburg: Univ. Pittsburg, 1978. V. 5. P. 122—141.
- Masaaki Y.* Influence of red fox predation on a local population of small rodents. I. Population fluctuation in small rodents//Appl. Entomol. and Zool. 1982. V. 17. № 1. P. 8—19.
- McNab B. K.* Food habits, energetics and population biology of mammals//Amer. Natur. 1980. V. 116. № 1. P. 106—124.
- Myllymäki A., Hausson L., Christiansen E.* Models for forecasting population trends in two species of microtine rodents, *Microtus agrestis* and *Clethrionomys glareolus*// Acta Zool. Fenn. 1985. № 173. P. 93—101.
- Pearson O. P.* The prey of carnivores during one cycle of mouse abundance//J. Animal. Ecol. 1966. V. 35. № 1. P. 231—249.
- Pitelka F. A.* The nutrient-recovering hypothesis for arctic microtine cycles. I. Introduction//Grazing in terrestrial and marine environments. Oxford: Blackwell, 1964. P. 55—56.
- Smal C. H., Farley J. S.* The dynamics and regulation of small rodent populations in the woodland ecosystems of Killarney, Ireland//J. Zool. Lond. 1982. V. 196. P. 1—30.

Институт экологии растений
и животных УРО АН СССР

Поступила в редакцию
25.I.1988

ESTIMATION OF THE EFFECT OF INTRAPOPULATION AND EXTERNAL FACTORS ON THE DYNAMICS OF BANK VOLE

O. A. ZHIGAL'SKII, A. D. BERNSTEIN

Institute of Plant and Animal Ecology, Sverdlovsk

The effect of population structure and numbers, weather and forage conditions on dynamics of demographic parameters of bank vole has been estimated on the basis of long-term observations.