

УДК 574:574.3:599.323.4

СИНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ПОДХОД К АНАЛИЗУ ВЕРОЯТНОСТНОЙ И ДЕТЕРМИНИСТИЧЕСКОЙ СОСТАВЛЯЮЩИХ СЕЗОННОЙ И МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК В ЦЕНТРЕ АРЕАЛА

© 2016 г. О. А. Жигальский

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202*

E-mail: zig@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 25.08.2015 г.

Проведены комплексное описание и анализ вероятностной и детерминистической составляющих сезонной и многолетней динамики рыжей полевки в центре ареала. Отмечено, что в первой половине сезона размножения многолетняя совокупность вероятностей реализации численности описывается асимметричным логнормальным распределением, а процесс ее формирования относится к марковским ветвящимся с непрерывным временем. Во второй половине выделено несколько однородных групп распределений вероятностей, отделенных одна от другой точками минимума. Установлено, что описанное явление представляет собой стохастический аналог структурно-устойчивой бифуркации Хопфа. Выявлено, что возникающие под действием внешних возмущений отклонения от равновесного состояния популяции могут быть усвоены ею, становясь источником усовершенствования регуляторных механизмов.

DOI: 10.7868/S000233291605012X

Процессы, протекающие в популяциях животных, с одной стороны, тесно связаны с условиями среды обитания (климат, почва, растительность, хищники, состояние кормовой базы и др.), с другой, определяются биологическими особенностями самой популяции (видовая принадлежность, социодемографическая система населения, тип питания, половозрастной состав, интенсивность размножения, динамика численности, плотностно-зависимые обратные связи и др.). Действующие на популяцию эндо- и экзогенные факторы могут стать причиной изменений как фазового портрета поведения популяции, так и интенсивности протекающих в ней процессов. Взаимодействие внешних и внутренних факторов, влияющих на популяцию, вносит элемент случайности и может стать причиной сложного поведения, определяющего тип сезонной и многолетней динамики популяции, а наличие процессов самоорганизации позволяет рассматривать ее как сложную неравновесную систему (Николис, Пригожин, 1990; Пригожин, Кондепуди, 2002; Лоскутов, Михайлов, 2007).

Различные типы взаимодействия животных со средой сложились исторически в процессе эволюции и в конечном итоге отражают пути оптимального использования всего комплекса внешних условий при столь же полной реализации

возможностей популяции. До настоящего времени вопрос о том, какие процессы наиболее значимо определяют популяционную динамику, остается дискуссионным, несмотря на наличие многочисленных материалов по демографической и пространственной структуре населения ряда видов мелких млекопитающих. Одна из основных причин отсутствия строгой научной теории популяционной регуляции — малочисленность долговременных стационарных наблюдений за разными видами. Кроме того, малочисленны исследования, проведенные в различающихся ландшафтно-географических зонах, когда регистрировали не только численность, демографическую структуру населения, но и внешние факторы (Шварц и др., 1976, 1977; Жигальский, Бернштейн, 1986; Krebs, 1996; Жигальский, 2002, 2012, 2014; Getz, 2005; Михеева и др., 2006; Бобрецов, 2009; Добринский, 2011, 2015; Литвинов и др., 2013; Лукьянова, 2013; Жигальский, Мамина, 2015).

Вместе с тем понятно, что в рамках только детерминистического подхода проблему возникновения и существования популяционной динамики решить невозможно. Анализ причин изменчивости демографической и пространственной структуры населения мелких млекопитающих может быть проведен только с применением теории сложных систем, которая способна обнаружить общие

Таблица 1. Характеристика использованного материала

Стационар	Координаты		Период исследования/ число лет	Ловчее усилие, лов./ноч.	Отловлено животных
	с.ш.	в.д.			
“Кенский лес”	56°41′	53°19′	1973–2001/29	41151	10398
“Вараксино”	56°52′	53°10′	1974–2001/28	31330	8136
“Як-Бодьинский”	56°54′	53°20′	1974–2001/28	30436	8359

закономерности явлений и процессов в сложных неравновесных популяционных системах с учетом присущих им принципов самоорганизации. Другая причина – неравновесные популяционные системы способны осуществлять бифуркационные переходы к новым состояниям, обеспечивая тем самым жизнеспособность популяции. После перехода на каждую новую траекторию необходимо оценить относительную устойчивость наиболее вероятных состояний, а также время нахождения системы в их окрестностях. Эту задачу также удастся решить лишь в рамках расширенного описания, учитывающего влияние возмущений. Однако для широкого класса динамических популяционных систем случайное поведение может возникать также вследствие бифуркации неустойчивых режимов, приводящих, например, к хаотическим аттракторам. По этой причине вероятностное описание становится ценным дополнением детерминистического подхода, позволяющего, например, определять частоту посещения различных областей хаотического аттрактора, а также время, после которого начинает исчезать память о конкретном исходном состоянии (Николис, Пригожин, 1990; Пригожин, Кондепуди, 2002; Лоскутов, Михайлов, 2007).

Цель исследования – на основе принципов синергетического подхода провести комплексное описание и анализ вероятностной и детерминистической составляющих сезонной и многолетней динамики численности населения европейской рыжей полевки *Clethrionomys glareolus* Shreber, 1780, обитающей в центре ее видового ареала в зоне контакта южно-таежных и широколиственно-хвойных лесов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В основу исследований положены результаты многолетнего изучения популяционной динамики рыжей полевки, собранные сотрудниками Центрального государственного санитарного эпидемиологического надзора Республики Удмуртия и Института полиомиелита и вирусных энцефалитов и переданные в наше распоряжение. Материал собран стандартным методом ловушко-линий (Кучерук, 1952). Отловы проводились 4 раза в год (апрель, июнь, август и октябрь)

на трех стационарных участках зеленой зоны г. Ижевска, удаленных один от другого на 5–25 км. Стационары расположены на территории контакта южно-таежных и широколиственно-хвойных лесов. Материалы, использованные в работе, представлены в табл. 1.

В геоботаническом отношении все исследуемые стационары находятся на территории, где контактируют южно-таежные и широколиственно-хвойные леса в оптимальной области центра ареала рыжей полевки. В древесном ярусе совместно присутствуют хвойные и широколиственные породы: ель, пихта, липа, клен платановидный, вязы гладкий и шершавый. Липа встречается вместе с елью и пихтой в первом ярусе и является основным компонентом второго яруса. Остальные широколиственные породы образуют второй ярус и подлесок, но, как правило, их немного. В травянистом ярусе совместно произрастают виды широколиственных и таежных лесов (Природа..., 1972; Завьяловский..., 2000). Моховой покров представлен слабо. Лес достаточно сильно захламлен поваленными деревьями, хворостом и т.п.

Для оценки численности использовался показатель “число зверьков на 100 ловушко-ночей (лов./ноч.)”. Зверьков отлавливали давилками типа Геро. В качестве приманки использовали кусочки хлеба, смоченные подсолнечным маслом. Учеты мелких млекопитающих проводили на стационарных линиях по 50 давилок, расположенных одна от другой через 5 м. Параллельно в каждом местообитании выставлялось от 2 до 5 линий с расстоянием между ними 50 м. Возраст животных определяли по методике Тупиковой с соавт. (Тупикова и др., 1970), а интенсивности размножения популяций мелких млекопитающих – по методике Тупиковой (Тупикова, 1964).

Для оценки достоверности различий (сходства) многолетних сезонных популяционных динамик использовали схемы непараметрического дисперсионного анализа Friedman ANOVA, Wilcoxon Matched Pairs Test и метод подгонки непрерывных вероятностных распределений (Fitting continuous distributions) с оценкой достоверности описания статистикой χ^2 из пакета прикладных программ STATISTICA V. 5.

Таблица 2. Описательные статистики многолетней численности населения рыжей полевки в разные месяцы сезона размножения для каждого частного распределения (число зверьков на 100 лов./ноч.)

Месяц	Границы распределений	Число наблюдений	Среднее	Медиана	Стандартное отклонение
Апрель	0.3–43	85	9.2	6.6	8.1
Июнь	1.5–77	85	17.6	13.2	15.8
Август	<29.5	46	15.7	15.4	7.9
»	29.5–58	26	41.8	42.8	8.6
»	>58	13	71.8	74	9.2
Октябрь	<29.7	63	12.5	11.4	7.8
»	>30.5	22	39.6	36.8	8.4

Примечание. В августе и октябре приведены описательные статистики для каждого частного распределения соответственно рис. 2в–ж.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Рыжая полевка *C. glareolus* Shreber, 1780 доминирует среди мелких млекопитающих на всех стационарах. Доля вида в составе населения в разные месяцы сезона размножения для трех стационаров колеблется от 54 до 75.4%. Изменения степени доминирования в различные годы наблюдений, вероятно, связаны с погодными и кормовыми особенностями каждого из них.

Приведенные в табл. 2 средние и медианные значения обилия и их статистические характеристики не всегда корректно использовать для проверки статистических гипотез стандартными методами описательных статистик, что связано со специфическими свойствами распределений вероятностей ежемесячного появления той или иной численности животных. Но они могут быть применимы для качественной оценки полученных результатов. Для проверки статистических гипотез в работе использованы непараметрические методы анализа.

Начало сезона размножения (апрель). Многолетние изменения численности населения рыжей полевки в апреле на трех стационарах имеют сходную динамику (рис. 1а) и статистически не различаются (Friedman ANOVA $\chi^2(N = 28, df = 2) = 5.5, p = 0.07$, где N – число наблюдений, df – число степеней свободы, p – уровень значимости). Кроме того, колебания численности рыжей полевки на трех исследуемых стационарах в апреле, можно считать синхронными, так как непараметрические коэффициенты корреляции Спирмена статистически достоверны между всеми парами стационаров и составляют 0.71–0.91. Близкие динамики численности и синхронные их колебания позволили объединить данные наблюдений на каждом из трех стационаров в один суммарный ряд, увеличив тем самым число наблюдений, а значит и качество статистических выводов.

Рыжая полевка, обитающая в Удмуртии, характеризуется явно выраженной приуроченно-

стью репродуктивных циклов к весенне-летнему сезону, однако в отдельные годы наблюдается зимнее (подснежное) размножение (Жигальский, 2012). Поэтому можно было бы ожидать, что численность в апреле будет изменяться в широком диапазоне значений (рис. 1а). Обилие рыжей полевки на трех стационарах в апреле в течение 29 лет наблюдений колебалось от 0.3 до 43 зверьков на 100 лов./ноч. Большая часть (рис. 2а) значений (до 76.8%) приходится на достаточно узкий диапазон низких численностей (0.3–15 зверьков на 100 лов./ноч.). Многолетняя совокупность вероятностей реализации той или иной весенней численности суммарно для трех стационаров статистически достоверно ($\chi^2 = 5.8, df = 4, p = 0.21$) описывается асимметричным логнормальным распределением, смещенным в сторону низкого обилия (рис. 2а). Такие интервальные распределения, как правило, характеризуются рядами с редкими случайными событиями (в нашем случае с высокими значениями весенних численностей). Поэтому динамику исследуемой популяции, представляющую собой последовательность сезонных переходов состояний населения, можно отнести к стохастической, а соответствующий процесс – к марковским ветвящимся с непрерывным временем, так как время пребывания животных в каждом состоянии представляет собой случайную непрерывную величину (Гихман, Скороход, 1973). Марковский процесс в нашем случае можно описать с помощью системы обыкновенных дифференциальных уравнений, в которых известны функции вероятности состояний популяции, полученные экспериментальным путем (Ватугин, Зубков, 1985).

Стадия сезонного роста численности населения (июнь). В июне общая численность увеличилась в 1.91 раза, а ее изменчивость возросла в 1.95 раза (табл. 2). Многолетние изменения численности в фазу сезонного роста на всех стационарах, как и в апреле, имеют сходную динамику (рис. 1б) и ста-

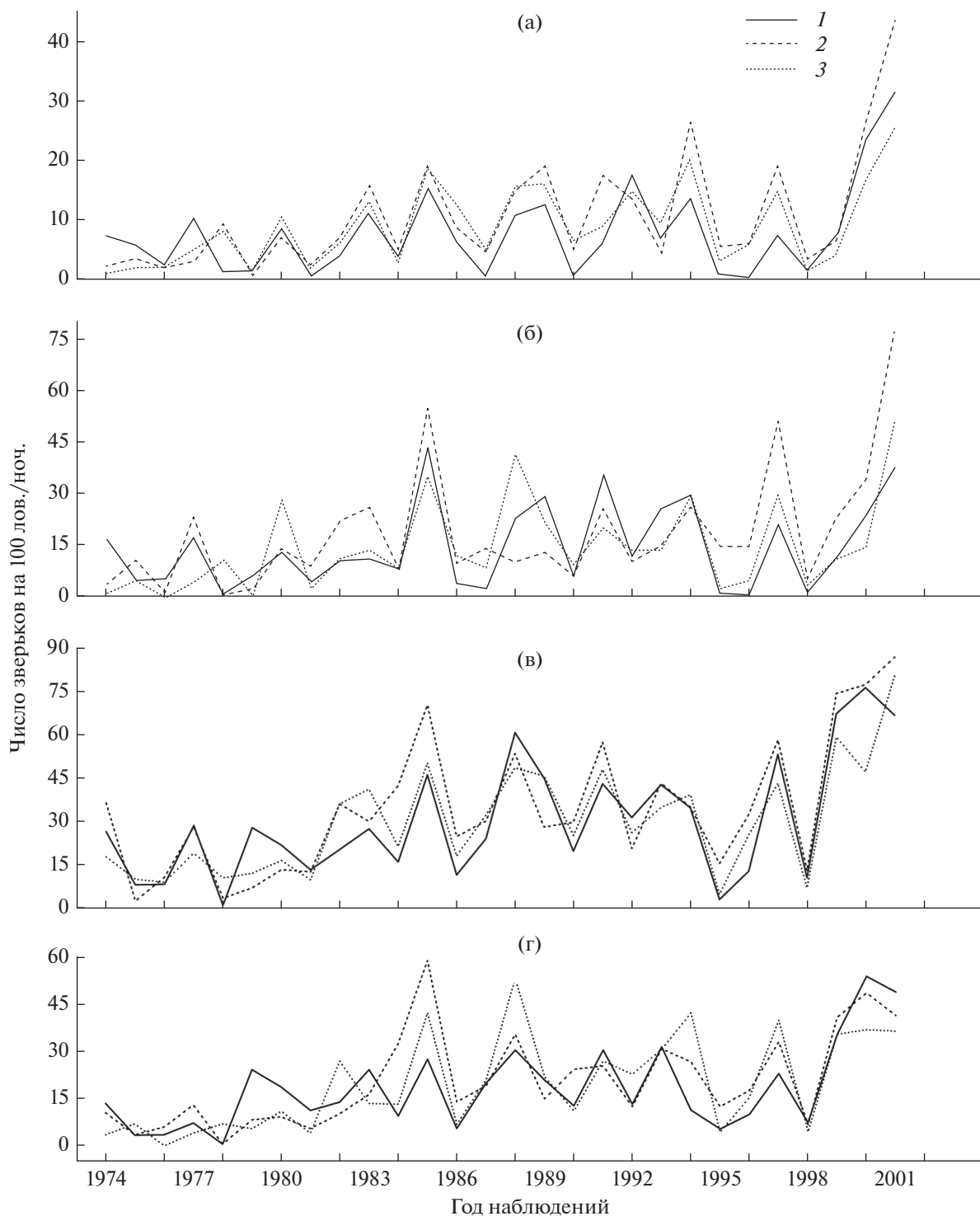


Рис. 1. Многолетние относительные численности рыжей полевки на стационарах (число зверьков на 100 лов./ноч.). 1 – “Кенский лес”, 2 – “Вараксино”, 3 – “Як-Бодынский”. а–г – апрель, июнь, август, октябрь соответственно.

статистически не различаются (Friedman ANOVA χ^2 ($N = 28$, $df = 2$) = 5.42, $p = 0.07$). Кроме того, наблюдается пространственно-временная когерентность изменений численности населения на всех стационарах. Непараметрические коэффи-

циенты корреляции Спирмена в июне ниже, чем в апреле, но различия между всеми стационарами статистически не достоверны (0.6–0.72). Данные наблюдений на каждом из трех стационаров в июне, как и в апреле, объединены в один суммар-

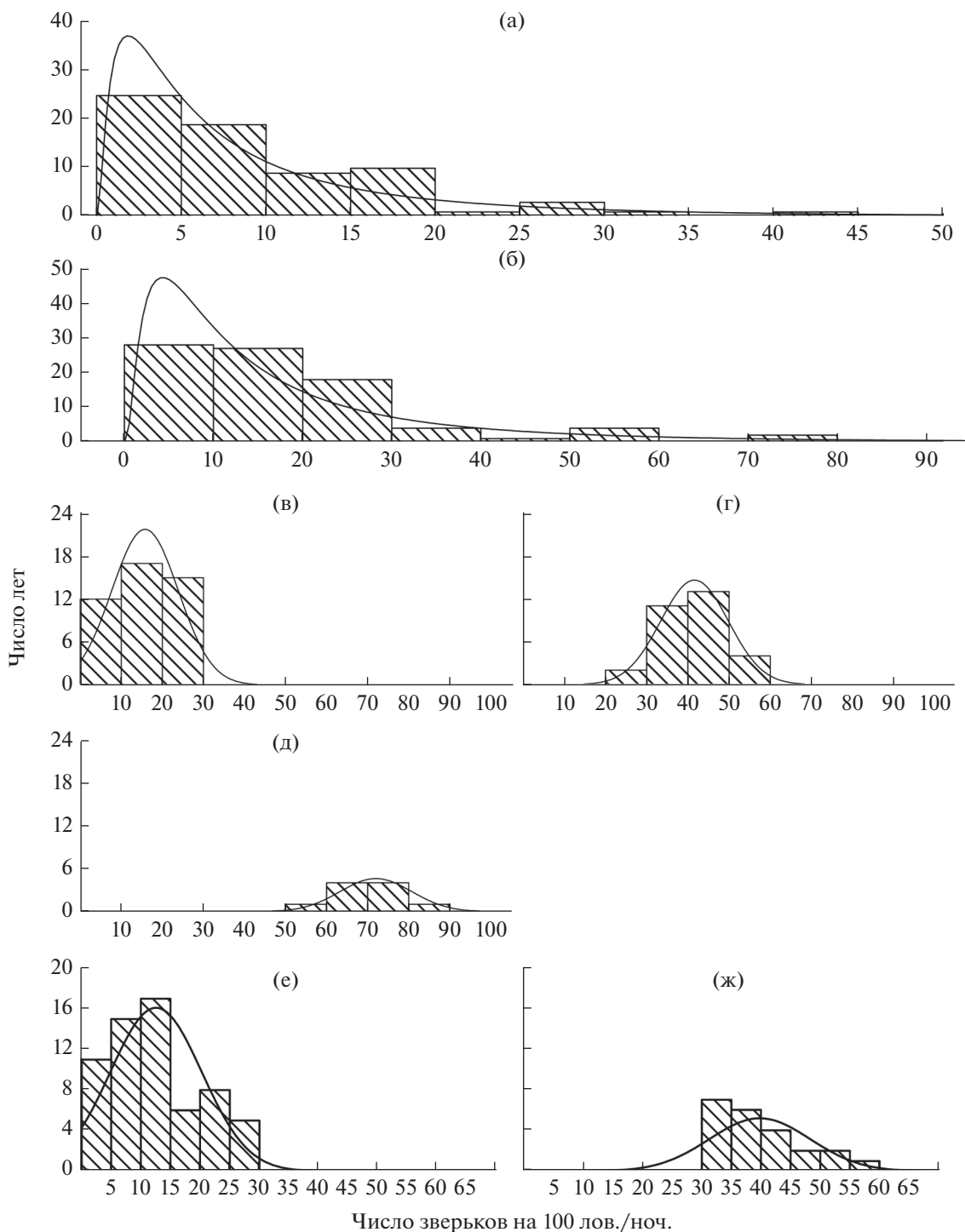


Рис. 2. Распределение вероятностей численностей суммарно для трех стационаров в многолетнем ряду наблюдений. а – апрель, б – июнь. Диапазоны численностей в августе: в–д – <29.5, 29.5–58, >58 зверьков на 100 лов./ноч. соответственно. Диапазоны численностей в октябре: е, ж – <29.7, >30.5 зверьков на 100 лов./ноч. соответственно.

ный ряд. Обилие рыжей полевки на стационарах в июне в течение 29 лет наблюдений колебалось от 1.5 до 77 зверьков на 100 лов./ноч. (табл. 2), однако до 76.2% его значений приходится на диапазон 1.3–25 зверьков на 100 лов./ноч. (рис. 2б).

Многолетняя совокупность вероятностей появления той или иной численности в июне также статистически достоверно ($\chi^2 = 5.2, df = 3, p = 0.16$) описывается асимметричным логнормальным распределением, смещенным в сторону

низких значений обилия зверьков (рис. 2б). Для этого типа распределения состояние населения определяется главным образом пространственно-демографической структурой популяции в апреле. Этот популяционный процесс также относится к марковским ветвящимся с непрерывным временем и счетным множеством состояний. Актуальная численность в стадии сезонного роста формирует динамику населения в последующие месяцы.

Стадия сезонного пика численности населения (август). Общая численность рыжей полевки в августе значительно возросла и в разные годы, как правило, достигала сезонного максимума, а ее изменчивость оставалась такой же, как в апреле и июне. Многолетние динамики численности на трех стационарах (рис. 1в) статистически не различаются (Friedman $\chi^2(N=28, df=2) = 5.4, p = 0.067$). При этом изменения обилия полевки происходят синхронно, так как непараметрические корреляции достоверны и изменяются от 0.78 до 0.87. Данные наблюдений на каждом из трех стационаров в августе, как и в июне, объединены в один суммарный ряд. Численности рыжей полевки на всех стационарах в августе ежегодно варьируют от 1 до 86.5 зверьков на 100 лов./ноч. (рис. 1в). В отличие от предыдущих месяцев распределение вероятностей той или иной численности в многолетнем ряду разделилось на три однородные группы (рис. 2в–д), разделенные точками минимума, каждая из которых описывается нормальным распределением ($\chi^2 = 5.2, df = 4, p = 0.27$). Средние значения каждого частного распределения статистически отличаются от других (табл. 2). Таким образом, в августе популяция может выбрать один из трех путей своего развития, при котором реализуется возможность оптимально компенсировать внешние воздействия, сохраняя при этом высокую жизнеспособность населения. Для каждого асимптотически устойчивого пути развития популяции, значения ее численности колеблются вокруг среднего значения существенно ниже, чем детерминистические (табл. 2). Описанное явление представляет собой не что иное, как стохастический аналог бифуркации. Даже в многомодальном режиме, когда разброс вокруг среднего значения велик, дисперсия вблизи каждого из пиков остается малой (табл. 2).

Значения вероятности того, что численность полевки конкретного года окажется в окрестности неустойчивого состояния, малы и убывают экспоненциально с ростом размера популяции. Это означает, что значительную часть своего развития популяция находится в непосредственной близости к устойчивым состояниям, а время перехода между пиками чрезвычайно велико (рис. 2в–д, табл. 2). Ни одним из этих свойств типичный хаотический аттрактор не обладает. В этом случае

численность популяции принимает отличающиеся одно от другого значения с временным интервалом, сравнимым с детерминистическими временными масштабами, и указывает на то, что амплитуда отклонения от среднего сравнима с самим средним (табл. 2).

Стадия сезонной депрессии (октябрь). В октябре общая численность населения закономерно снижается (табл. 2), что связано с практически полным прекращением полового созревания прибылых зверьков и значительной гибелью размножавшихся ранее полевков. Так, если в июне доля размножающихся самок составляла 43.5%, в августе – 12.5%, то в октябре встречались лишь единичные беременные самки (их доля не превышала 3%). Численности на всех стационарах изменяются синхронно, коэффициенты ранговой корреляции Спирмена для различных пар стационаров колеблются от 0.69 до 0.82. Многолетние изменения численности на трех стационарах статистически не различаются (Friedman ANOVA $\chi^2(N=28, df=2) = 0.71, p = 0.7$), поэтому вероятностное распределение численностей по годам также построено для общей выборки, включающей в себя три стационара. Численность населения в разные годы изменяется от 2.5 до 86.1 зверьков на 100 лов./ноч. (рис. 1г). Вся совокупность численностей в октябре статистически достоверно описывается двумя распределениями ($\chi^2 = 5.3, df = 4, p = 0.29$): первое (2.5–29.7 зверьков на 100 лов./ноч.) (рис. 2е) описывается нормальным распределением, второе (>29.7 зверьков на 100 лов./ноч.) (рис. 2ж) описывается логнормальным распределением. Большей части периодов свойственны низкие численности, не превышающие 29.7 зверьков на 100 лов./ноч., и только в 2.2% лет они составляют более 39.6 зверьков на 100 лов./ноч. (табл. 2).

Рыжая полевка относится к цикломорфным видам, поэтому сезонная динамика ее населения в следующем году во многом определяется состоянием популяции предыдущего года (демографическая структура осенью предыдущего года, зимняя выживаемость, обилие зимних кормов, метеорологические условия зимовки, весенняя численность и др.). Вероятно, поэтому в популяции в октябре присутствуют две альтернативные группы распределений численностей, каждая из которых может реализовываться в зависимости от условий зимовки. В октябре, как и в августе, наблюдается бифуркация, но в отличие от августа популяция может развиваться только по двум траекториям.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сезонная и многолетняя динамики населения рыжей полевки представляют собой последова-

тельность событий от состояния популяции весной (численность и половозрастная структура) к генерации сезонных репродуктивных циклов, сопровождающихся формированием новой пространственно-демографической организации на каждой временной стадии развития. Кроме того, полевки находятся в природной среде, состояние которой при одних условиях может способствовать популяционному росту, а при других тормозить его главным образом за счет изменения репродуктивного потенциала отдельных особей и увеличения смертности молодых зверьков. В ответ на изменения внутривидовых и внешних факторов население формирует новую пространственно-демографическую структуру, позволяющую ему гибко реагировать на эти изменения. Механизм перестройки пространственно-демографической структуры населения – регуляторные плотностно-зависимые взаимоотношения между животными, приводящие численность и структуру населения в соответствие сложившимся в настоящий момент условиям (Жигальский, Бернштейн, 1986; Ивантер, Жигальский, 2000; Жигальский, 2002, 2014; Getz, 2005; Бобрецов, 2009; Лукьянова, 2013; Жигальский, Мамина, 2015).

Ранее на модели динамики численности популяции, построенной на основе характеристик реально существующей популяции рыжей полевки с простой возрастной структурой, нами была обнаружена мультирежимность численности, заключающаяся в возможности существования при одних и тех же параметрах модели нескольких устойчивых динамических режимов, переход к которым определяется начальными значениями численностей и флуктуациями внешних факторов (Фрисман и др., 2014, 2015). Важно, что этот эффект возникает в модели, имеющей одновременно несколько качественно различных аттракторов: положение равновесия, предельные циклы, хаотический аттрактор.

Наличие нескольких асимптотически устойчивых аттракторов в августе и октябре, выявленных нами в динамике исследуемой популяции рыжей полевки, свидетельствует о том, что она, как и модельная, обладает свойствами мультирежимности, поскольку модифицирующее влияние внешних факторов можно рассматривать, в частности, как модификацию начальных условий.

В апреле и июне численность населения постепенно растет и определяется главным образом репродуктивной активностью животных. Вероятность возникновения той или иной численности населения в каждом конкретном году в эти месяцы описывается одновершинным асимметричным логнормальным распределением, смещенным в сторону низких значений численностей (рис. 2а, 2б).

В августе (время сезонного пика численности) во всем многообразии лет наблюдений за развитием популяции выявлены три направления, каждое из которых реализуется в зависимости от условий конкретного года (рис. 2в–д). Наиболее часто (в 54.8% лет наблюдений) проявлялся аттрактор с низкими численностями (15.7 зверьков на 100 лов./ноч.). Средним значениям численности соответствовали 41.8% лет наблюдений (31 зверьку на 100 лов./ноч.) и только в 14.3% случаев численность достигала 71.8 зверьков на 100 лов./ноч. Проявление того или иного аттрактора связано главным образом с различным соотношением действия плотностно-зависимых механизмов регуляции численности и внешних факторов (Жигальский, 2002, 2014).

После каждого сезона размножения формируется специфическое население зимующих животных, судьба которого определяется процессами, протекавшими в течение всего весенне-летнего периода. После сезонного пика численности к стадии сезонной депрессии (октябрь) в 70% лет наблюдений популяция приходит с низким обилием, а в 30% – с довольно высоким для этого времени. Наличие в октябре двух режимов динамики позволяет популяции реализовать зимой оптимальную стратегию поведения и обеспечить высокую жизнеспособность населения следующего года. В зависимости от условий перезимовки весенняя численность будет либо низкой, либо высокой, что в значительной степени определяет динамику населения следующего года (Жигальский, 2012).

Выявленные закономерности могут быть описаны простым уравнением, которое допускает точное решение с помощью стандартных методов (Николис, Пригожин, 1990):

$$dx/dt = f(x, \lambda) = -x^3 + \lambda x. \quad (1)$$

В этой системе имеется единственный управляющий параметр – λ , причем скорость изменения x , обозначенная как функция f , зависит от этого параметра строго линейно. Прежде всего рассмотрим неподвижные точки (стационарные состояния):

$$-x_s^3 + \lambda x_s = 0$$

При отрицательном значении λ это уравнение имеет мнимое решение, что не может соответствовать какой-либо реальной ситуации. Однако при положительных значениях λ это уравнение допускает следующие два решения:

$$x_{\pm} = \pm\sqrt{\lambda}.$$

Эти решения сливаются с x_0 при $\lambda = 0$ и ответвляются от него при $\lambda > 0$ (Николис, Пригожин, 1990). Это так называемое явление бифуркации,

которое мы наблюдали во время сезонного пика и стадии сезонной депрессии.

В предлагаемом решении существует только два пути развития популяционной динамики, что, вероятно, связано с отсутствием в уравнении (1) еще одной обязательной переменной, включающей в себя структуру населения. Не менее важно включение в уравнение (1) и параметров нелинейности, связанных с регуляторными процессами, — плотностно-зависимых изменений репродуктивного потенциала популяции и смертности различных демографических групп, приводящих численность в соответствие возможностям среды.

Под влиянием постоянного или временного действия различных внешних возмущений в неравновесном состоянии детального равновесия не существует. В результате этого небольшие (не выходящие за пределы устойчивости) отклонения от равновесного состояния не обязательно разрушаются постоянным возникающим противодействием популяции — они могут быть усвоены ею, становясь источником усовершенствования регуляторных механизмов. Это свойство лежит в основе способности неравновесных популяционных систем осуществлять бифуркационные переходы к новым состояниям, обеспечивая жизнеспособность популяции, и делает неравновесное состояние непохожим на любое состояние равновесия. Фундаментальное свойство таких систем проявляется в способности переходить в упорядоченное состояние через флуктуации. Вместе с тем период и амплитуда колебаний численности являются собственными свойствами популяции и зависят лишь от значений параметров демографической структуры, поэтому можно считать, что подобная бифуркация Хопфа — структурно-устойчивый процесс. Этот феномен обычен для популяции при воздействии на нее внешних факторов, что создает определенные трудности в предсказании поведения системы. Более того, отсюда следует, что численность и демографическая структура населения непредсказуемы, поскольку им присуще основное свойство хаотической динамики — существенная зависимость от начальных условий.

Автор благодарит А.Д. Бернштейн и А.В. Хворенкова за предоставленные материалы и обсуждение полученных результатов и С.П. Трушина за помощь при обработке материалов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобрецов А.В.* Динамика численности красной полевки (*Clethrionomys Rutilus*, rodentia) в Северном Предуралье за полувековой период // Зоол. журн. 2009. Т. 88. № 9. С. 1115–1126.
- Ватутин В.А., Зубков А.М.* Ветвящиеся процессы. I // Итоги науки и техники. Сер. “Теория вероятностей. Математическая статистика. Теоретическая кибернетика”. М.: ВИНТИ, 1985. Т. 23. С. 3–67.
- Гихман И.И., Скороход А.В.* Ч. V. Ветвящиеся процессы // Теория случайных процессов. М.: Наука, 1973. Т. II. 640 с.
- Добринский Н.Л.* Сроки окончания репродукции лесных полевков в связи с климатическими факторами после массового вывала леса на Среднем Урале // Экология. 2011. № 5. С. 395–397.
- Добринский Н.Л.* Трофический фактор и локальная хорологическая структура населения грызунов на примере лесных полевков // Вестн. Томск. Ун-та. Биология. 2015. № 4 (32). С. 62–75.
- Жигальский О.А.* Анализ популяционной динамики мелких млекопитающих // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 9. С. 1078–1106.
- Жигальский О.А.* Динамика численности и структуры населения рыжей полевки (*Myodes (Clethrionomys glareolus)*) при зимнем и весеннем начале размножения // Зоол. журн. 2012. Т. 91. № 5. С. 619–628.
- Жигальский О.А.* Экологические механизмы поддержания демографической и пространственной структуры популяций мелких млекопитающих // Экология. 2014. № 5. С. 393–396.
- Жигальский О.А., Бернштейн А.Д.* Популяционные факторы регуляции размножения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) // Докл. АН СССР. 1986. Т. 291. № 1. С. 250–252.
- Жигальский О.А., Мамина В.П.* Плотностно-зависимые механизмы регуляции полового созревания самцов лесных полевков // Экология. 2015. № 6. С. 473–475.
- Завьяловский район: природа, история, экономика // Отв. ред. Ильминских Н.Г. Ижевск: Ижевск. полиграф. комбинат, 2000. 420 с.
- Ивантер Э.В., Жигальский О.А.* Опыт популяционного анализа механизмов динамики численности рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на северном пределе ареала // Зоол. журн. 2000. Т. 79. № 8. С. 979–989.
- Кучерук В.В.* Количественный учет важнейших видов вредных грызунов и землероек // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: Изд-во АН СССР, 1952. С. 9–46.
- Литвинов Ю.Н., Абрамов С.А., Панов В.В.* Значение популяционной динамики грызунов в формировании многолетней структуры сообществ // Экология. 2013. № 4. С. 300–309.
- Лоскутов А.Ю., Михайлов А.С.* Основы теории сложных систем. Москва; Ижевск: Ин-т компьют. исследований, 2007. 620 с.
- Лукьянова Л.Е.* Мелкие млекопитающие в экологически дестабилизированной среде: последствия локальных природных катастроф: Автореф. дис. докт. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ, 2013. 42 с.
- Михеева Е.В., Жигальский О.А., Мамина В.П., Байтмирова Е.А.* Адаптация европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Schereber) к условиям природной биогеохимической провинции с избыточным содержанием никеля, кобальта и хрома // Журн. общ. биологии. 2006. Т. 67. С. 212–221.
- Николис Г., Пригожин И.* Познание сложного. Введение: Пер. с англ. М.: Мир, 1990. 344 с.

- Пригожин И., Конденуди Д.* Современная термодинамика. От тепловых двигателей до диссипативных структур: Пер. с англ. Данилова Ю.А., Белого В.В. М.: Мир, 2002. 461 с.
- Природа Удмуртии // Под ред. Соловьева А.И. Ижевск: Удмуртия, 1972. 398 с.
- Тушикова Н.В.* Изучение размножения и возрастного состава популяций мелких млекопитающих // Методы изучения природных очагов болезней человека. М.: Медицина, 1964. С. 154–191.
- Тушикова Н.В., Сидорова Г.А., Коновалова Э.Ф.* Определение возраста лесных полевок // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1970. Вып. 9. С. 160–167.
- Фрисман Е.Я., Неверова Г.П., Кулаков М.П., Жигальский О.А.* Смена динамических режимов в популяциях видов с коротким жизненным циклом: результаты аналитического и численного исследования // Мат. биология и биоинформатика. 2014. V. 9. № 2. С. 414–429. URL: http://www.mat-bio.org/2014/Frisman_9_414.pdf
- Фрисман Е.Я., Неверова Г.П., Кулаков М.П., Жигальский О.А.* Явление мультирежимности в популяционной динамике животных с коротким жизненным циклом // Докл. РАН. 2015. Т. 460. № 4. С. 488–493.
- Шварц С.С., Оленев В.Г., Жигальский О.А., Кряжимский Ф.В.* Изучение роли сезонных генераций мышевидных грызунов на имитационной модели // Экология. 1977. № 3. С. 12–21.
- Шварц С.С., Оленев В.Г., Кряжимский Ф.В., Жигальский О.А.* Исследование динамики численности и возрастной структуры популяций мышевидных грызунов на имитационной модели // Докл. АН СССР. 1976. Т. 228. № 6. С. 1482–1484.
- Getz L.L.* Vole population fluctuations: why and when // Acta Theriol. Sinica. 2005. V. 25. P. 209–218.
- Krebs C.J.* Population cycles revisited // J. Mam. 1996. V. 77. № 1. P. 8–24.

A Synergetic Approach to Analysis of Probabilistic and Deterministic Components of Seasonal and Long-Term Dynamics of European Bank Voles in the Areal Center

O. A. Zhigal'skii

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences,
ul. Vos'mogo Marta 202, Yekaterinburg, 620144 Russia
e-mail: zig@ipae.uran.ru*

A comprehensive description and analysis of the probabilistic and deterministic components of the seasonal and long-term dynamics of the bank vole in the center of the range were carried out. It was noted that in the first half of the breeding season, the long-term total of the probabilities of implementation of the population numbers is described by an asymmetrical lognormal distribution, and the process of its formation is to the continuous time Markov branching process. In the second half, several homogeneous groups of probability distributions were distinguished that were separated from each another by the minimum points. It was found that the phenomenon described is a stochastic analog of the structurally stable Hopf bifurcation. It was revealed that the oscillations from the equilibrium state of a population that appear under the influence of external disturbances can be assimilated by it, becoming a source of improvement of the regulator mechanisms.