

УДК 574.34:599.323.43

МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ ВЕСЕННЕЙ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*MYODES GLAREOLUS*)

Г.П. Неверова¹, О.А. Жигальский², Е.Я. Фрисман¹

¹Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
ул. Шолом-Алейхема 4, г. Биробиджан, 679016,
e-mail: galena.nev@gmail.com, frisman@yahoo.com

²Институт экологии растений и животных УрО РАН,
ул. 8-го Марта 202/3, г. Екатеринбург, 620144,
e-mail: zig@ecology.uran.ru

*В работе обсуждаются результаты построения и численного анализа достаточно простой математической модели динамики численности популяции рыжей полевки (*Myodes glareolus*). При построении модели учитывается возрастная структура популяции и плотностная регуляция, приводящая к дифференцированному уменьшению интенсивности воспроизводства потомства с ростом численности различных возрастных групп особей.*

Ключевые слова: математическое моделирование, плотностно-зависимые факторы, динамика численности популяции, регуляция рождаемости.

Мышевидные грызуны, в частности рыжие лесные полевки рода *Myodes*, обладают сложной флюктуирующей динамикой и являются весьма частыми объектами исследований популяционной экологии. Считается, что регуляция численности мелких млекопитающих осуществляется путем воздействия факторов либо эндогенной (динамика демографических показателей зависит от плотности населения), либо экзогенной (процессы воспроизводства определяются внешними факторами: метеорологическими условиями, кормовой базой) природы. Изучению причин, вызывающих колебания численности полевок, в том числе с использованием математических методов, посвящено большое количество исследований [11–12, 16, 23, 25, 36–38, 43, 44]. В работах, ориентированных на моделирование динамики численности, условно можно выделить следующие направления: с учетом влияния основного фактора и с позиции воздействия множества факторов различной природы. Преимуществом моделей с одним фактором является их очевидный биологический смысл [4, 39]. Многофакторные концепции направлены на комплексное объяснение причин колебаний численности [5–7, 27–29, 32, 46] и применяются в имитационном моделировании. Следует отметить, что использование многофакторных моделей не всегда оправдано, поскольку они сложны для исследования и учет большого числа факторов затрудняет выявление основного, влияющего на флуктуации. Более того, между факторами эндо- и экзогенной природы может быть взаимосвязь. Так, благоприятные метеорологические условия ведут к обилию кормовых ресурсов, урожайность которых может изменяться от года к году и демонстрировать колебания, оказывающие влияние на процессы внутривидовой саморегуляции. В годы обилия пищи происходит рост численности популяции. Соответственно, плотность населения увеличивается и происходит «запуск» процессов саморегуляции, характерных для дан-

ного вида и ведущих к росту внутривидовой конкуренции и, следовательно, снижению численности. Когда количество особей достигает некоторого критического уровня и ресурсов даже в минимуме становится достаточно, воздействие плотностно-зависимых факторов ослабевает и начинается постепенный рост численности популяции до очередного пика урожайности кормовых ресурсов, после чего вновь происходит снижение. Следовательно, основным фактором, оказывающим влияние на динамику численности популяции, можно считать ее плотность. Как правило, в математических моделях плотностная регуляция описывается зависимостью того или иного демографического параметра от общей численности популяции либо от численности одной возрастной группы, связанной с этим демографическим параметром. При таком подходе обычно не учитывается, что возрастные группы могут конкурировать с разной интенсивностью за один и тот же ресурс. Однако в природе такая ситуация наблюдается достаточно часто [2]. Цель данной работы – оценка влияния плотностно-зависимых факторов, ведущих к внутривидовой конкуренции между возрастными классами, на динамику численности рыжей полевки (*Myodes glareolus*).

Материалы исследования

В работе используются материалы многолетних учетов численности рыжих полевок на территории Удмуртского стационара, расположенного в бореальной зоне липово-пихтово-еловых подтаежных лесов (57° 20' с.ш., 52° в.д.) [10]. Для оценки состояния популяции лесных полевок использовались стандартные ловушко-линии, состоящие из 50 давилок с приманкой и расстоянием между ними 5 м. Учетные линии экспонировались от 2 до 4 суток. Ловушки проверялись 1 раз в сутки. Отловы полевок проводили регулярно 4 раза в год (апрель, июнь, август, октябрь). Состояние популяции оценивали по от-

носительной общей численности (число особей на 100 ловушко-суток).

Характеристика вида

Рыжая полевка (*Myodes glareolus*) – мелкий мышеобразный грызун. Особи, как правило, живут поодиночке, зимой могут объединяться в группы. Период размножения начинается в апреле, иногда еще под снегом, и заканчивается в августе – сентябре. Максимальная продолжительность жизни составляет 1,5 года, и некоторые особи успевают принести потомство в течение двух сезонов размножения. Самка приносит по 5–6 детенышей в каждом помете (максимум до 10–13). Беременность длится от 17 до 24 дней (во время лактации). У большинства самок период лактации совмещён со следующей беременностью. Самки способны забеременеть уже в 2–3 недели; самцы достигают половой зрелости к 6–8 неделе жизни [3]. Пространственная структура популяции представляет собой систему индивидуальных участков, размер которых определяется плотностью населения и экологической емкостью местообитания. В размножении, как правило, принимают участие животные, обладающие собственной территорией. Если полевка не имеет участка обитания, то, только завладев индивидуальной территорией, она сможет приступить к размножению [4–5, 19, 45].

Колебания численности популяции рыжей полевки в малой степени зависят от обилия и качества корма [15] и преимущественно связаны с репродуктивным потенциалом особей. Однако зимние корма могут оказывать существенное влияние на весеннюю численность [12]. Популяция мышевидного грызуна характеризуется высокой удельной скоростью роста, которая может уменьшаться по мере увеличения плотности населения в связи с процессами авторегуляции, вызванными стрессом. Стресс-синдром, обусловленный перенаселением, приводит к снижению половой активности и уменьшению плодовитости особей, вплоть до рассасывания части заложенных эмбрионов [2, 21–22, 30–31]. Так же в популяции рыжей полевки при большой плотности может наблюдаться различная степень включения в размножение молодых зверьков [2, 14–15, 18, 26, 33–34, 40, 42]. В целом механизмы регуляции численности отличаются у мышевидных грызунов большой сложностью и реализуются главным образом через лимитирование рождаемости [8–9].

Описание и формализация жизненного цикла рыжей полевки

Жизненный цикл рыжей полевки состоит из следующих этапов: выжившие за зиму особи выходят весной из-под снега и начинают размножаться, к лету подростки сеголетки тоже вступают в размножение, поздней осенью «уходят под снег» на всю зиму. Зимой, как правило, переживают неполовозрелые животные. При высокой весенней численности число пометов за один сезон размножения – 5, при низкой – 7. Три, а иногда четыре помета – от перезимовавших, остальные – от зверьков первых пометов, поэтому 68 % от общего числа прибылых – потомки перезимовавших, 32 % – от зверьков первых пометов [7].

Исходя из среднего количества пометов за весну – лето, весь период размножения можно условно разбить на 5 интервалов, в каждом из которых происходит пополнение популяции за счет новорожденных особей. К концу i -го интервала n -ого сезона размножения (n -ого года) популяция может быть представлена совокупностью следующих возрастных групп:

1. Новорожденные особи, родившиеся в i -ый интервал ($i = \overline{1,5}$) n -ого сезона размножения; обозначим их численность через $p_i(n)$.

2. Сеголетки, родившиеся в n -ый сезон размножения и не вступившие в размножение на момент i -ого интервала этого сезона; обозначим их численность через $x_i(n)$.

3. Половозрелые особи, участвующие в своем первом сезоне размножения на момент i -ого интервала n -ого года (в этой группе могут быть перезимовавшие особи, но не участвующие в размножении в прошлом году, и особи, родившиеся в данном году и успевшие приступить к размножению); обозначим их численность через $y_i(n)$.

4. Перезимовавшие особи, размножавшиеся в прошлом году и участвующие во втором сезоне размножения в i -ый интервал n -ого года; обозначим их численность через $z_i(n)$. Число этих зверьков очень мало, и поэтому их влиянием на популяционную динамику можно пренебречь, однако в общем случае их необходимо учитывать.

Будем считать, что $i = 0$ соответствует началу очередного сезона размножения.

Предполагается, что времени между соседними интервалами достаточно для перехода особей из одной группы (стадии развития) в другую, а именно

$p_i(n) \rightarrow x_{i+1}(n) \rightarrow y_{i+2}(n)$. В силу того, что зверьки, достигшие половозрелости, участвуют в своем первом сезоне размножения, то в течение сезона размножения последний класс не пополняется. Полевки, участвовавшие в двух сезонах размножениях, к весне погибают, поскольку продолжительность их жизни до 18 месяцев.

Изменение численности популяции за счет процессов рождаемости и смертности в течение годового жизненного цикла может быть представлено в виде схемы, приведенной на рис. 1.

Для описания демографических процессов, характеризующих жизненный цикл рыжей полевки, введем следующие обозначения:

a_1 – коэффициент рождаемости особей, участвующих в своем первом сезоне размножения;

a_2 – коэффициент рождаемости особей, участвующих во втором сезоне размножения;



Рис. 1. Схема жизненного цикла популяции рыжей полевки

k – коэффициент выживаемости новорожденных особей;

s – коэффициент выживаемости сеголеток, не вступивших в размножение;

v – коэффициент выживаемости взрослых особей.

Все старшие особи, успев принести потомство в данном году, к началу следующего сезона размножения умирают;

\bar{s} – коэффициент зимней выживаемости неполовозрелых особей;

\bar{v} – коэффициент зимней выживаемости половозрелых особей.

Жизненный цикл популяции рыжей полевки, формализованный на основе введенных обозначений переменных и параметров, представлен в табл. 1.

Таким образом, к концу сезона размножения (перед зимой) популяция может быть представлена совокупностью следующих возрастных групп (на основе табл. 1):

1) зверьки, не участвовавшие в размножении:

$$p_5(n) + x_5(n);$$

2) сеголетки, участвовавшие в размножении: $y_5(n)$;

3) особи, участвовавшие в двух сезонах размножения: $z_5(n)$.

После зимовки, к началу следующего сезона размножения ($n + 1$ -го года), популяция рыжей полевки представлена двумя возрастными классами:

1) перезимовавшие особи, участвующие в первом сезоне размножения; численность этой группы удовлетворяет уравнению

$$y_0(n + 1) = (p_5(n) + x_5(n)) \cdot \bar{s}, \quad (1)$$

2) перезимовавшие особи, участвующие во втором сезоне размножения и имеющие численность

$$z_0(n + 1) = \bar{v} \cdot y_5(n).$$

(2)

Последовательно подставляя зависимости, представленные в табл. 1, в выражения (1) и (2), нетрудно показать, что структура популяции к началу очередного сезона размножения может быть описана следующими уравнениями:

$$\begin{cases} y_{n+1} = \bar{r}_1 y_n + \bar{r}_2 z_n \\ z_{n+1} = \delta \cdot y_n + w \cdot z_n \end{cases},$$

(3)

где y_n – численность перезимовавших полевок, участвующих в своем первом сезоне размножения, z_n – количество особей, принимающих участие во втором сезоне размножения в n -м году,

$$\bar{r}_1 = \bar{s} \cdot s \cdot a_1 \cdot (s^3 + k \cdot s^2 + 2k \cdot s \cdot a_1 + a_1 \cdot k^2),$$

$$\bar{r}_2 = \bar{s} \cdot a_2 \cdot (k \cdot v^3 + a_1 k^2 \cdot s + v^4 + k \cdot v \cdot s \cdot a_1 + a_1 \cdot s^2 k),$$

$$\delta = \bar{v} s^3 (s^2 + 3ka_1),$$

$$w = \bar{v} s \cdot k \cdot a_2 (v^2 + sv + s^2)$$

При таком подходе параметры r_1 и r_2 характеризуют репродуктивные способности половозрелых групп с учетом выживаемости, δ – выживаемость зверьков, уже участвовавших в одном сезоне размножения, w – выживаемость старших особей. Следует отметить, что на основе оценок коэффициентов модели (3) возможно восстановить значения демографических параметров, характерных для популяции рыжей полевки в различные моменты сезона размножения (табл. 1).

Уравнения динамики

Построенная двухкомпонентная модель (3) описывает численность половозрелых особей на начало сезона

Формализация жизненного цикла рыжей полевки в течение одного сезона размножения

Год	№ интервала	Новорожденные (p)	Сеголетки, не участвующие в размножении (x)	Особь, участвующие в 1-м сезоне размножения (y)	Особь, участвующие во 2-м сезоне размножения (z)
n	$i = 0$	$p_0(n) = 0$ <i>К началу сезона размножения популяция состоит из половозрелых полевок, переживших зиму. Одна часть особей только вступает в размножение, другая уже принимала участие в размножении в прошлом году.</i>	$x_0(n) = 0$	$y_0(n) = y_n$	$z_0(n) = z_n$
n	$i = 1$	$p_1(n) = a_1 y_0(n) + a_2 z_0(n)$ <i>Численность новорожденных определяется репродуктивными особенностями старших возрастных классов. Особи, принадлежащие различным половозрелым группам популяции, имеют отличающиеся репродуктивные потенциалы. Численность старших групп определяется интенсивностью смертности.</i>	$x_1(n) = 0$	$y_1(n) = s y_0(n)$	$z_1(n) = v z_0(n)$
n	$i = 2$	$p_2(n) = a_1 y_1(n) + a_2 z_1(n)$ <i>Повзрослев, особи, рожденные в 1-ый интервал сезона размножения, с учетом смертности переходят в следующую возрастную группу.</i>	$x_2(n) = k p_1(n)$	$y_2(n) = s y_1(n)$	$z_2(n) = v z_1(n)$
n	$i = 3$	$p_3(n) = a_1 y_2(n) + a_2 z_2(n)$ <i>К данному моменту зверьки, рожденные в 1-ый интервал, достигли половозрелости и поэтому перешли в группу особей, участвующих в своем первом сезоне размножения.</i>	$x_3(n) = k p_2(n)$	$y_3(n) = s y_2(n) + s x_2(n)$	$z_3(n) = v z_2(n)$
n	$i = 4$	$p_4(n) = a_1 y_3(n) + a_2 z_3(n)$	$x_4(n) = k p_3(n)$	$y_4(n) = s y_3(n) + s x_3(n)$	$z_4(n) = v z_3(n)$
n	$i = 5$	$p_5(n) = a_1 y_4(n) + a_2 z_4(n)$ <i>Зверьки 4 и старше пометов не размножаются в год своего рождения, поэтому успешно переживают зиму и формируют весеннюю численность следующего года [7].</i>	$x_5(n) = k p_4(n)$	$y_5(n) = s y_4(n) + s x_4(n)$	$z_5(n) = v z_4(n)$
$n + 1$	$i = 0$	$p_0(n+1) = 0$	$x_0(n+1) = 0$	$y_0(n+1) = p_5(n) \cdot \bar{s} + x_5(n) \cdot \bar{s}$	$z_0(n+1) = \bar{v} \cdot y_5(n)$

размножения с учетом постепенного усложнения возрастной структуры популяции. Однако в рамках данной модели формирование структуры популяции рыжей полевки осуществляется в условиях неограниченности ресурсов (без учета плотностной регуляции), что не соответствует действительности. В природе численность популяции мышеобразного грызуна регулируется через лимитирование рождаемости, возникающего в процессе конкурентного взаимодействия между возрастными классами. Как правило, при увеличении общей численности или численности старших возрастных групп происходит замедление полового созревания прибыльных зверьков, а среди половозрелых могут увеличиваться промежутки между очередными беременностями. Кроме того, увеличение численности приводит также к увеличению смертности главным образом молодых зверьков. Естественно предположить, что к моменту времени четвертого и пятого интервалов популяция достигает пика своей численности [4, 8], что запускает механизмы само-

регуляции, ведет к снижению интенсивности процессов рождаемости. В этот период репродуктивное поведение и уровень плодовитости начинают существенно зависеть от количества половозрелых особей. Численность новорожденных с учетом плотностной регуляции на момент 4–5 интервалов может быть описана следующими уравнениями:

$$p_4(n) = (a_1 y_3(n) + a_2 z_3(n)) \cdot \bar{f}(y_3(n), z_3(n)) = (a_1 y_3(n) + a_2 z_3(n)) \cdot \tilde{f}(y_0(n), z_0(n)), \quad (4)$$

$$p_5(n) = (a_1 y_4(n) + a_2 z_4(n)) \cdot \bar{g}(y_4(n), z_4(n)) = (a_1 y_4(n) + a_2 z_4(n)) \cdot \tilde{g}(y_0(n), z_0(n)), \quad (5)$$

где \bar{f} и \bar{g} – функции, характеризующие воздействие плотностно-зависимых факторов на воспроизводительные способности средней и старшей групп половозрелых особей в разные моменты времени. Последователь-

но подставляя зависимости, представленные в табл. 1, в выражения (4) и (5), нетрудно показать, что коэффициенты модели (3) принимают вид:

$$\begin{aligned} \bar{r}_1 &= \bar{s} \cdot s \cdot a_1 \cdot k \cdot \tilde{f}(y_n, z_n) \cdot (k \cdot a_1 + s^2) + \\ &+ \bar{s} \cdot s^2 \cdot a_1 \cdot \tilde{g}(y_n, z_n) \cdot (2k \cdot a_1 + s) = \\ &= r_1 \cdot \tilde{f}(y_n, z_n) + \tilde{r}_1 \cdot \tilde{g}(y_n, z_n) = r_1 f(y_n, z_n), \end{aligned}$$

где $r_1 = \bar{s} \cdot s \cdot a_1 \cdot k \cdot (k \cdot a_1 + s^2)$, $\tilde{r}_1 = \bar{s} \cdot s^2 \cdot a_1 \cdot (2k \cdot a_1 + s)$,

$$f(y_n, z_n) = \tilde{f}(y_n, z_n) + \frac{\tilde{r}_1}{r_1} \cdot \tilde{g}(y_n, z_n);$$

$$\begin{aligned} \bar{r}_2 &= \bar{s} \cdot k \cdot a_2 \cdot \tilde{f}(y_n, z_n) \cdot (v^3 + a_1 \cdot s \cdot k) + \\ &+ \bar{s} \cdot a_2 \cdot \tilde{g}(y_n, z_n) \cdot (v^4 + k \cdot v \cdot s \cdot a_1 + a_1 \cdot s^2 k) = \\ &= r_2 \cdot \tilde{f}(y_n, z_n) + \tilde{r}_2 \cdot \tilde{g}(y_n, z_n) = r_2 g(y_n, z_n), \end{aligned}$$

где $r_2 = \bar{s} \cdot k \cdot a_2 \cdot (v^3 + a_1 \cdot s \cdot k)$,

$\tilde{r}_2 = \bar{s} \cdot a_2 \cdot (v^4 + k \cdot v \cdot s \cdot a_1 + a_1 \cdot s^2 k)$,

$$g(y_n, z_n) = \tilde{f}(y_n, z_n) + \frac{\tilde{r}_2}{r_2} \cdot \tilde{g}(y_n, z_n);$$

$\delta = \bar{v} s^3 (s^2 + 3ka_1)$; $w = \bar{v} s \cdot k \cdot a_2 (v^2 + sv + s^2)$.

Соответственно, модель (3) модифицируется следующим образом:

$$\begin{cases} y_{n+1} = r_1 f(y_n, z_n) y_n + r_2 g(y_n, z_n) z_n \\ z_{n+1} = \delta \cdot y_n + w \cdot z_n \end{cases} \quad (6)$$

Функции $f(y_n, z_n)$ и $g(y_n, z_n)$, описывающие воздействие плотностно-зависимых факторов на воспроизводительные способности половозрелых особей, выберем по аналогии с моделью Рикера [41]. Исходя из многообразия проявлений плотностной регуляции рождаемости в популяции рыжей полевки, целесообразно рассмотреть следующие частные случаи модели (6):

1) лимитирование рождаемости обеих половозрелых групп:

$$f(y_n, z_n) = e^{-\beta_1 \cdot y - \gamma_1 \cdot z},$$

$$g(y_n, z_n) = e^{-\beta_2 \cdot y - \gamma_2 \cdot z},$$

2) равное лимитирование рождаемости обеих половозрелых групп:

$$f(y_n, z_n) = g(y_n, z_n) = e^{-\beta \cdot y - \gamma \cdot z},$$

3) лимитирование рождаемости средней репродуктивной группы:

$$f(y_n, z_n) = e^{-\beta_1 \cdot y - \gamma_1 \cdot z}, \quad g(y_n, z_n) = const,$$

4) лимитирование рождаемости старшего возрастного класса,

$$f(y_n, z_n) = const, \quad g(y_n, z_n) = e^{-\beta_2 \cdot y - \gamma_2 \cdot z},$$

где β и γ – параметры, описывающие интенсивность воздействия половозрелых особей разного возраста на рождаемость.

Каждый из частных случаев отражает воздействие либо одного, либо совокупности эффектов саморегуляции, направленных на снижение рождаемости. Некоторые результаты аналитического и численного исследований модели (6) представлены в работах [20, 24, 35].

Результаты и обсуждение

Предложенная модель (6) описывает структуру популяции в начале репродуктивного периода, и сумма численностей возрастных групп соответствует количеству особей рыжей полевки ранней весной после схода снега. Следовательно, в этой работе достаточно использовать данные о весенней численности популяции рыжей полевки, а именно общее количество особей мышевидного грызуна в апреле.

Для анализа динамики численности популяции рыжей полевки были получены оценки параметров модели (6). Коэффициенты оценивались путем подбора таких значений, при которых сумма модельных численностей обоих возрастных классов ($y_n + z_n$) наилучшим образом аппроксимирует известную последовательность фактической численности популяции рыжей полевки в апреле. Длина временного ряда составила 20 измерений. В работе для оценки параметров преимущественно использовался метод Левенберг-Маркварда [1] в программе MathCAD 14, дополнительно применялся метод штрафных функций [17]. Подбор начального условия, соответствующего структуре популяции, осуществлялся численно, путем разбиения весенней численности перезимовавших зверьков (фактические данные) на две группы особей: участвующих в первом сезоне размножения и принимающих участие во втором сезоне размножения. Оценки параметров и результаты моделирования динамики численности рыжей полевки представлены в табл. 2. Каждый из случаев дополнен фазовым портретом, представляющим собой графическое изображение системы на фазовой плоскости, по координатным осям которого отложены значения численности возрастных групп популяции (y, z). Такой способ представления фазовых переменных позволяет анализировать динамические режимы, возникающие в модели при различных значениях параметров. В табл. 2 представлены фазовые портреты, соответствующие найденным оценкам коэффициентов. Как видно, фазовые портреты представляют собой достаточно сложные структуры и, следовательно, все найденные оценочные значения параметров располагаются в зоне неустойчивости равновесных значений численности, что позволяет говорить о существенном влиянии процессов авторегуляции на изменение численности популяции [24].

Среди проведенных численных экспериментов наименьшая ошибка аппроксимации и наибольший коэффициент детерминации получены для случая I, когда происходит лимитирование рождаемости обеих возрастных

Динамика модельной и фактической численности рыжей полевки, оценка параметров модели (6)

№	Тип регуляции	Динамика модельной и фактической весенней численности* рыжей полевки.	Оценки параметров	Фазовый портрет
I	Лимитирование рождаемости обеих возрастных групп		$r_1 = 37,$ $r_2 = 10.7,$ $\beta_1 = 0.226,$ $\gamma_1 = 1.278,$ $\beta_2 = 0.432,$ $\gamma_2 = 0.043,$ $\delta = 0.197,$ $w = 0.037,$ $A = 25.9,$ $R^2 = 0.776.$	
II	Равное лимитирование рождаемости обеих групп		$r_1 = 44.8,$ $r_2 = 5.74,$ $\beta = 0.28,$ $\gamma = 1.63,$ $\delta = 0.075,$ $w = 0.0005,$ $A = 26.7,$ $R^2 = 0.688.$	
III	Лимитирование рождаемости средней возрастной группы		$r_1 = 44.8,$ $r_2 = 0.205,$ $\beta_1 = 0.245,$ $\gamma_1 = 2.67,$ $\delta = 0.038,$ $w = 0.002,$ $A = 31.7,$ $R^2 = 0.725.$	
IV	Лимитирование рождаемости старшей возрастной группы		$r_1 = 0.0044,$ $r_2 = 36,$ $\beta_2 = 0.098,$ $\gamma_2 = 0.491,$ $\delta = 0.46,$ $w = 0.0005,$ $A = 41.8,$ $R^2 = 0.72.$	
		 □□□ фактическая численность ××× модельная численность	A – средняя ошибка аппроксимации; R^2 – коэффициент детерминации;	

Примечание: * Численности соответствует число особей на 100 ловушко-суток

классов с различной степенью интенсивности. В этой ситуации полученные значения параметров модели не противоречат биологии вида. Коэффициент, характеризующий репродуктивный потенциал младшей группы, участвующей в своем первом сезоне размножения, выше старшей. Действительно, в начале сезона размножения население состоит лишь из особей прошлого года, затем добавляются молодые первого и второго пометов (в помете 5–6 детенышей, максимум 10–13). К периоду появления третьего и четвертого приплодов наступает половая зрелость у представителей первых двух, и в популяцию вливаются генерации внучатого поколения. При этом особи, участвующие во втором сезоне размножения, после первого или второго помета погибают, что сказывается на репродуктивном потенциале возрастной группы.

В случае II, когда лимитирование рождаемости обоих возрастных классов происходит с одинаковой интенсивностью, значение параметра, характеризующего репродуктивный потенциал первого класса, выше, чем значение аналогичного параметра второго класса, что также отражает факт постепенного усложнения возрастной структуры популяции в течение летнего сезона. Результаты численного эксперимента варианта II достаточно хорошо улавливают флуктуации численности популяции рыжей полевки, однако хуже, чем в случае I (средняя ошибка аппроксимации выше, коэффициент детерминации ниже) (табл. 2). В случае II более сильное расхождение модельных и фактических данных связано с использованием гипотезы о том, что плотностно-зависимые факторы воздействуют с одинаковой интенсивностью на рождаемость разных половозрелых возрастных групп. В варианте III, наоборот, учтена различная степень влияния плотности популяции на рождаемость особей разного возраста, что положительно сказалось на значении коэффициента детерминации, по сравнению с II он вырос. Однако в целом случаи II и III имеют схожие оценки демографических параметров и практически идентичные фазовые портреты.

Численные эксперименты на основе последнего частного случая (IV) модели (6), по большей части, отражают особенности самой модели. В частности, данная система способна демонстрировать колебательные режимы только тогда, когда $r_1 < 1$. В целом найденным оценкам на фазовом портрете соответствует цикл длины три. Следует отметить, что многие исследователи для популяций мелких млекопитающих отмечают наличие колебаний численности с периодичностью три года [4, 25].

Проведенные эксперименты позволяют заключить, что наиболее интенсивно механизмы плотностной авторегуляции сказываются на репродуктивном потенциале младшего класса. Коэффициенты, характеризующие интенсивность конкурентного взаимодействия между возрастными классами, отражают снижение рождаемости в связи с ростом числа особей, участвующих во втором сезоне размножения. Это не противоречит действительности, поскольку в популяции полевки переуплотнение приводит к стресс-синдрому, конкуренции за территорию и изменению возраста наступления половой зрелости, что в итоге

снижает численность новорожденных. Следовательно, при моделировании динамики численности мелких мышеобразных грызунов необходимо учитывать плотностно-зависимую регуляцию рождаемости.

В целом, предложенная простая модель улавливает основные тенденции изменения численности популяции рыжей полевки. Однако для более адекватных оценок целесообразно учитывать сложную возрастную структуру популяции, связанную с наличием нескольких приплодов в течение одного сезона размножения. В дальнейшем развитие работы планируется именно в этом направлении.

Авторы выражают глубокую признательность А.Д. Бернштейн, А.В. Хворенкову за предоставленные материалы и обсуждение полученных результатов.

Исследование выполнено при финансовой поддержке конкурсных проектов ДВО РАН (12-I-ОБН-05, 12-I-ПЗ0-14, 12-II-СУ-06-007) и РФФИ (региональный проект 11-01-98512-р_восток а).

ЛИТЕРАТУРА:

1. Гилл Ф., Мюррей У., Райт М. Практическая оптимизация. М.: Мир, 1985. 509 с.
2. Дажо Р. Основы экологии. М.: Прогресс, 1975. 416 с.
3. Европейская рыжая полевка / отв. ред. Н.В. Башенина. М.: Наука, 1981. 351 с.
4. Жигальский О.А. Анализ популяционной динамики мелких млекопитающих // Зоологический журнал. 2002. Т. 81, № 9. С. 1078–1106.
5. Жигальский О.А. Зональные и биотопические особенности влияния эндо – и экзогенных факторов на население рыжей полевки (*Clethrionomus glareolus* Schreber, 1780) // Экология. 1994. № 3. С. 50–60.
6. Жигальский О.А. Исследование влияния внешних и внутренних факторов на динамику популяции. Имитационное моделирование // Журнал общей биологии. 1984. Т. 45, № 4. С. 450–455.
7. Жигальский О.А. Исследование плотностно-зависимых механизмов регуляции численности красной полевки. Имитационное моделирование // Журнал общей биологии. 1982. Т. 43, № 1. С. 121–128.
8. Жигальский О.А. Популяционные циклы рыжей полевки *Myodes (Clethrionomys) glareolus*: связь с репродуктивным процессом // Изв. Самар. НЦ РАН. 2011. Т. 13, № 5. С. 185–191.
9. Жигальский О.А. Сезонная динамика популяции рыжей полевки в Удмуртии // Вестник Удмуртского университета. 2012. Вып. 4. С. 64–70.
10. Жигальский О.А. Структура популяционных циклов рыжей полевки (*Myodes glareolus*) в центре и на периферии ареала // Изв. РАН. Сер. биол. 2011. № 6. С. 733–746.
11. Жигальский О.А., Кшнясев И.А. Популяционные циклы европейской рыжей полевки в оптимуме ареала // Экология. 2000. № 5. С. 383–390.
12. 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.
13. Жигальский О.А. Динамика численности и структуры населения рыжей полевки (*Myodes (Clethrionomys)*

- Glareolus) при зимнем и весеннем начале размножения // Зоологический журнал. 2012. С. 619–628.
14. Жигальский О.А. Динамика численности и структуры населения рыжей полевки (*Myodes (Clethrionomys) glareolus*) при зимнем и весеннем начале размножения // Зоологический журнал. 2012. С. 619–628.
 15. Иванкина И.В. Роль стресс реакции в формировании и поддержании структуры популяций мелких грызунов: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1987. 22 с.
 16. Ивантер Э.В., Якимова А.Е. Численность и экологическая структура населения мелких млекопитающих / Мониторинг и сохранение биоразнообразия таежных экосистем Европейского Севера России / под общ. ред. П.И. Данилова. Петрозаводск, 2010. С. 170–195.
 17. Ивантер Э.В., Жигальский О.А. Опыт популяционно-анализа механизмов динамики численности рыжей полевки на северном пределе ареала // Зоологический журнал. 2000. Т. 79, № 8. С. 976–989.
 18. Калиткин Н.Н. Численные методы. М.: Наука, 1978. 501 с.
 19. Кошкина Т.В. Плотность популяции и ее значение в регуляции численности красной полевки // Бюл. Моск. О-ва испыт. Природы Отд. Биол. 1965. Т. 70. С. 5–19.
 20. Кошкина Т.В., Окулова Н.М., Аристова В.А. Территориальные отношения у грызунов и их роль в регуляции численности // Основные проблемы териологии. М.: Наука, 1972. С. 215–237.
 21. Неверова Г.П. Применение двухкомпонентной модели к описанию демографической динамики // Информатика и системы управления. 2010. № 4 (26). С. 22–35.
 22. Панин Л.Е. Биохимические механизмы стресса. Новосибирск: Наука, 1983. 232 с.
 23. Роговин К.А., Мошкин М.П. Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс (штрихи к давно написанной картине) // Журнал общей биологии. 2007. Т. 68, № 4. С. 244–267.
 24. Фрисман Е.Я., Ласт Е.В., Лазуткин А.Н. Механизмы и особенности сезонной и долговременной динамики популяций полевков *Clethrionomys rufocanus* и *C. rutilus*: количественный анализ и математическое моделирование // Вестник Сев.-Вост. науч. центра ДВО РАН. 2010. № 2. С. 43–47.
 25. Фрисман Е.Я., Неверова Г.П., Ревуцкая О.Л., Кулаков М.П. Режимы динамики модели двухвозрастной популяции // Изв. вузов «ПНД». 2010. Т. 18, № 2. С. 111–130.
 26. Чернявский Ф.Б., Лазуткин А.Н. Циклы леммингов и полевков на Севере. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2004. 150 с.
 27. Чернявский Ф.Б., Ткачев А.В. Популяционные циклы леммингов в Арктике. Экологические и эндокринные аспекты. М.: Наука, 1982. 162 с.
 28. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. АН СССР. Урал. науч. центр. М.: Наука, 1980. 278 с.
 29. Шварц С.С. Возрастная структура популяций животных и проблемы микроэволюции // Зоологический журнал. 1965. Т. 44, Вып. 10. С. 1443–1453.
 30. Шварц С.С. Эволюционная экология животных. Свердловск, 1969. 200 с.
 31. Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: МГУ, 1977. 262 с.
 32. Шилов И.А. Стресс как экологическое явление // Зоологический журнал. 1984. Т. 63, № 6. С. 805–812.
 33. Шилов И.А. Экология. М.: Высш. шк., 1997. 512 с.
 34. Bujalska G. Fluctuations in an island bank vole population in the light of the study on its organization // Acta Theriol. 1985. V. 30, N 1. P. 3–49.
 35. Christian J.J. The adrenal – pituitary system and population cycles in mammals // J. Mammal. 1950. V. 31, N 3. P. 241–259.
 36. Frisman E. Ya., Neverova G. P., Revutskaya O. L. Complex Dynamics of the Population with a Simple Age Structure // Ecological Modelling. 2011. V. 222. P. 1943–1950.
 37. Hanski I., Turchin P., Korpimäki E., and Henttonen H. Population oscillations of boreal rodents: regulation by mustelid predators leads to chaos // Nature. 1993. V. 364. P. 232–235.
 38. Hanski, I. & Korpimäki, E. Microtone rodent dynamics in northern Europe: Parameterized models for the predator-prey interaction // Ecology. 1995. V. 76. P. 840–850.
 39. Hansson L. and Stenseth N.C. Eds. Modeling small rodent population dynamics // Oikos 52. 1988. P. 138–229.
 40. Hansson L. Composition in cyclic and non-cyclic vole populations on the causes of variation in individual quality among *Clethrionomys glareolus* in Sweden // Oecologia. 1984. V. 63, N 2. P. 199–206.
 41. Plesher J.S. Juvenile dispersal in relation to adult densities in wood mice *Apodemus sylvaticus* // Acta theriol. 1996. V. 41, N 2. P. 177–186.
 42. Ricker W.E. Stock and recruitment // J. Fish. Res. Board Can. 1954. V. 5, N 5. P. 559–623.
 43. Saitoh T., Stenseth N.C., Bjornstad O.N. Density dependence in fluctuating grey-sided vole populations // J. Anim. Ecol. 1997. V. 66, N 1. P. 14–24.
 44. Turchin P. Chaos and stability in rodent population dynamics: evidence from nonlinear time-series analysis // Oikos. 1993. V. 68. P. 167–171.
 45. Turchin, P. & Hanski, I. An empirically based model for latitudinal gradient in vole population dynamics // American Naturalist. 1997. V. 149. P. 842–874.
 46. Wolff J.O. Why are female small mammals territorial? // Ibid. 1993. V. 68, N 3. P. 364–370.
 47. Wolff J.O. Population regulation in mammals: an evolutionary perspective // Journal of Animal Ecology. 1997. V. 66. P. 1–13.

*The paper deals with the results of mathematical model simulation for the bank vole (*Myodes glareolus*) population dynamics. The model takes into account the population age structure and density regulation, resulted in the reproduction intensity differential decrease, at the increase of different age groups number.*

Key words: simulation, density-dependent factors, dynamics of population size, birth regulation.