

УДК 577.4.62—50

СТРУКТУРА АРЕАЛА, ПОДВИЖНОСТЬ ОСОБЕЙ И ЖИВУЧЕСТЬ ПОПУЛЯЦИИ

Ю. А. ДОМБРОВСКИЙ, Ю. В. ТЮТЮНОВ

Статья обсуждает результаты теоретического модельного исследования влияния факторов пространственной неоднородности и миграционной активности особей на устойчивость популяции к случайным внешним воздействиям. Рассматривается ряд проблем теории островной экологии.

Размеры ареала, его структура и неоднородность играют важнейшую роль в обеспечении устойчивости популяции. Техническая инфраструктура (совокупность транспортных, ирригационных сооружений) радикально преобразует естественные местообитания. Непрерывные ареалы расчленяются и превращаются в архипелаги или в систему небольших местообитаний. Этот процесс, получивший название инсуляризации (Уилкоккс, 1983), происходит вследствие сооружения дорог, трубопроводов, плотин, отчуждения территорий и акваторий (рис. 1). Отрицательно влияет на устойчивость популяции и гомогенизация среды. Естественно, что эти эффекты являются объектом исследования биологии охраны природы и математической экологии.

Предложена методика (Домбровский, 1985; Домбровский, Тютюнов, 1985), позволяющая с помощью математического моделирования и статистических испытаний исследовать живучесть (persistence) и упругость (resilience) популяционной системы заданной структуры. В качестве показателя живучести принято среднее время жизни популяции в условиях случайных флуктуаций внешней среды (Свирежев, Логофет, 1978; Roff, 1974). Построенная модель описывает динамику субпопуляций в локальных местообитаниях-камерах с учетом экологической емкости камеры (K) и нижней критической численности субпопуляции (l). Моделируется также миграционный обмен между камерами, задаваемый структурной матрицей $D = \|D_{ij}\|$ ($D_{ij} \neq 0$, если существует миграционный обмен между i -й и j -й взаимосвязанными субпопуляциями) и коэффициентом подвижности (интенсивности миграций) V . Суть используемого для исследования живучести метода статистических испытаний состоит в том, что на ЭВМ многократно «разыгрываются» различные случайные сценарии внешних условий и при этом в соответствии с выбранной моделью имитируется динамика численности популяции. Для всех полученных траекторий фиксируются моменты вымирания популяции, идентифицируемые по попаданию траектории в некоторую зону вымирания. В модели с нижней критической численностью вымирание субпопуляции следует за снижением ее численности ниже критического уровня l . Вымирание всех локальных субпопуляций влечет вымирание популяции в целом. Проведя статистическую обработку достаточно большого числа экспериментов, получаем оценку математического ожидания времени жизни T . При прочих равных условиях решающее влияние на время жизни популяции оказывает площадь ее ареала. Понятно, что размеры фактического ареала популяции должны быть охарактеризованы при этом в относительных единицах, соотношенных с потребностями и подвижностью особей. Характерен показатель площади территории, необходимой для существования элементарной субпопуляции, являющейся структурной единицей большинства популяций. Площадь ареала будем характеризовать потенциальным числом субпопуляций на данной территории, т. е. количеством локальных местообитаний (камер, локусов), вмещающихся в данном ареале. В каждом местообитании (камере) функционирует своя популяционная модель, характеризующаяся макси-

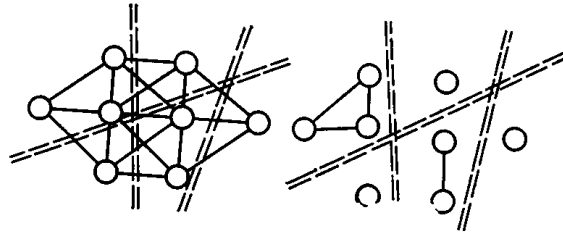


Рис. 1. Иллюстрация процесса инсуляризации (Уилкоккс, 1983), т. е. отчуждение территории от связанного ареала обитания в результате техногенного преобразования среды. Кружки — местообитания; сплошные линии — связи

мальной (K) и критической численностью (l). Субпопуляции связаны миграционным обменом интенсивности V . Результаты статистического эксперимента приведены в табл. 1.

Как видим, жизнеспособность популяции возрастает приблизительно на порядок и стабилизируется при $K=10^4$ особей. Интересно сравнить среднее число живущих поколений однокамерной модели с емкостью среды $K=10^4$ и системы, состоящей из 10 камер емкостью $K=10^3$. Время существования популяций равно в этих случаях соответственно 9 и 54 поколениям. Во втором случае живучесть популяции в 6 раз выше. При более высокой интенсивности диффузионных миграций живучесть популяций еще сильнее возрастает с увеличением размеров ареала.

Приведенные в таблице зависимости почти точно аппроксимируются логарифмическими:

$$T = a \ln n + b. \quad (1)$$

Для $K=10^3$ $a=20,52$; $b=6,31$, при этом коэффициент корреляции между табличными и расчетными данными равен 0,99.

Любопытна связь полученного результата с положениями теории островной экологии. Ранее было показано (Домбровский, 1985), что среднее время жизни видов некоторого изолированного сообщества тесно связано с числом видов этого сообщества. Таким образом, в соответствии с теорией островной экологии (MacArthur, Wilson, 1967; Уилкоккс, 1983) зависимость числа видов изолированного местообитания от площади последнего можно также аппроксимировать функцией вида (1).

В связи с вопросом о влиянии площади острова на видовое многообразие его экосистемы Ф. Дарлингтон (1966) отмечает, что если история двух различных по площади островов одинакова, т. е. если оба они были отделены от одного и того же материка недавно, то на большом острове материковая фауна будет представлена почти в полном составе, с сохранением чуть ли не всего состава наземных млекопитающих, но на острове с небольшой площадью фауна будет очень ограниченной, а наземные млекопитающие могут быть совсем не представлены или представлены одним-двумя видами мышей. Таким образом, ограниченность территории мелких островов почти полностью исключает всю фауну млекопитающих. В табл. 2 представлено соотношение площади к числу видов амфибий и рептилий на некоторых островах Вест-Индии (данные взяты из работы Ф. Дарлингтона, 1966, табл. 15, 16). Очевидно, можно аппроксимировать зависимость числа видов, обитающих на острове (L), от площади территории (S) функцией вида (1):

$$L = a' \ln S + b', \quad (2)$$

при этом метод наименьших квадратов дает оценки $a'=8,5$ и $b'=-17$. Коэффициент корреляции между расчетным и натурным L $r' \approx 0,8$.

Коррелированность условий в камерах. Разбивая при исследовании жизнеспособности популяции ареал ее обитания на отдельные камеры, мы исходим из предположения о неоднородности условий обитания по ареалу. Но внешние воздействия на субпопуляции всегда имеют более или менее четко выраженные корреляционные связи. Степень коррелированности зависит от пространственного масштаба местообитаний, их

Таблица 1

Зависимость среднего времени жизни популяции (T поколений) от числа камер системы (n) для емкостей камер (K), равных 1000 и 10 000, $V=0,05$

K	Число камер системы (n)									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
10 ³	8	21	26	35	37	43	45	49	55	54
10 ⁴	9	27	38	57	65	87	84	96	109	112

Таблица 2

Соотношение площади к числу видов амфибий и рептилий на некоторых островах Вест-Индии по Ф. Дарлингтону (1966)

Показатели	Саба	Монтсеррат	Тринидад	Пуэрто-Ри-ко	Ямайка	Ганти	Куба
Площадь (S)	5	40	2000	3400	4500	30 000	40 000
Число видов (L)	5	9	55	40	40	84	76

характерных размеров в сравнении с характерным масштабом неоднородностей среды. Если экологическим фактором является естественная увлажненность, то масштаб миграций копытных животных саванны дает им, как правило, возможность ухода от засухи в благополучные местообитания (ограниченные, впрочем, своей емкостью K). Но такой возможности не будет у популяции насекомых, живущих на острове или в другом изолированном ареале, масштаб которого таков, что засуха поражает его целиком. Рассмотрение даже простейшего способа моделирования наличия в многокамерной системе таких корреляционных зависимостей дает интересные и довольно неожиданные результаты.

В рассматриваемой нами модели предполагалось, что отдельные субпопуляции в один и тот же момент времени подвергаются различным внешним случайным воздействиям, которые обусловлены конкретными условиями среды обитания данной субпопуляции. В действительности помимо воздействий на субпопуляцию, присущих данному пространственному локусу, т. е. части ареала обитания всей популяции, необходимо учитывать и существование случайных воздействий, присущих ареалу в целом, характер которых определяет общую для всей популяции тенденцию развития. Для анализа влияния взаимосвязи условий локальных местообитаний на динамику популяции мы выделяем в случайных флуктуациях среды две составляющие — общую для всего ареала и локальную данного местообитания.

Пусть случайное воздействие на j -ю субпопуляцию в момент времени t формализуется случайным числом $\xi_j^t = R\xi_0^t + (1-R)\tilde{\xi}_j^t$, где ξ_0^t — флуктуация внешних воздействий, общая для всех камер системы в момент времени t , а $\tilde{\xi}_j^t$ — флуктуация местообитания j -й субпопуляции в момент времени t , R — мера близости между камерами модели.

Ясно, что при $R=0$ мы получим модель, исследованную ранее, в которой случайные воздействия на субпопуляцию между собой некоррелированы, а при $R=1$ получается фактически однокамерная модель. Фактическая коррелированность зависит как от пространственной изменчивости среды, так и от характерного масштаба местообитаний, определяемого подвижностью особей. Например, климатические условия могут существенно отличаться в местообитаниях крупных копытных, мигрирующих в пределах целого континента, и быть почти идентичными для субпопуляций малоподвижных насекомых.

При различных значениях величины R был произведен расчет зависимости среднего времени жизни (T) от интенсивности миграций между камерами (V). Результаты представлены на рис. 2. Обнаружена интересная зависимость времени жизни популяции от величины R . При $R=1$ популяция характеризуется наименьшей устойчивостью по отноше-

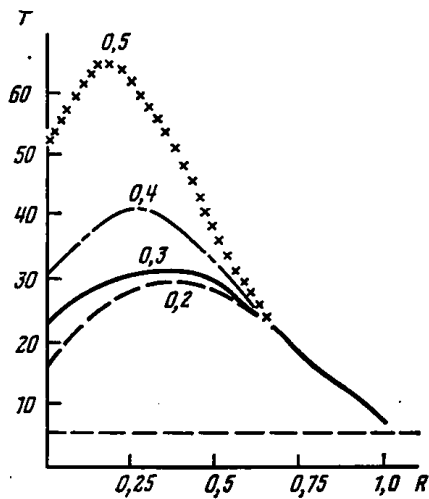


Рис. 2

Рис. 2. Зависимость среднего времени жизни популяции (T) от коррелированности условий в локусах (R) при интенсивности миграций $V=0,2; 0,3; 0,4; 0,5$ для трехкамерной линейной структуры субпопуляций емкостью $K=100$

Рис. 3. Возможные структуры миграционных взаимосвязей субпопуляций: I — кольцевой ареал, II — линейный, III — «треугольный», IV — модель реки с плотиной. Сплошные линии — двусторонние связи, стрелка — односторонняя связь

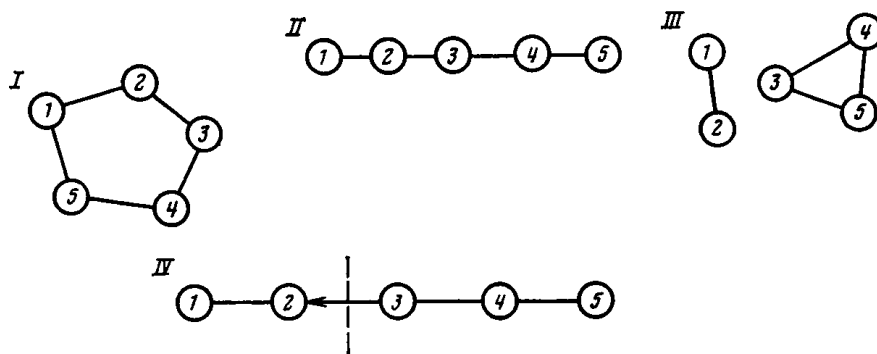


Рис. 3

нию к случайным флуктуациям среды. Это фактически однокамерная модель, поэтому и изменения интенсивности диффузионных миграций не оказывают влияния на среднее время жизни. При R меньших единицы миграции оказывают стабилизирующее воздействие на систему. Кажется бы, отсутствие корреляции между условиями в различных местобитаниях должно быть оптимальным для жизнеспособности популяции, так как при этом вероятность одновременного вымирания субпопуляций минимальна. Однако оказалось, что значение $R=0$ не доставляет максимума функции времени жизни популяции. Существует некоторое другое значение коэффициента корреляции между случайными воздействиями в различных камерах, при котором наблюдается значительный рост среднего времени жизни популяции.

Чем меньше R (взаимосвязь экологических условий в местобитаниях субпопуляций), тем больший эффект для роста жизнеспособности дает высокая подвижность особей. Этот факт интуитивно ясен: если условия везде приблизительно одинаковые, то интенсивные миграции бессмысленны. Но то, что максимальная жизнеспособность системы достигается при $R=0,25$, а не при независимых условиях, едва ли можно было предугадать без имитационных расчетов. Эти результаты позволяют качественно оценивать стратегию адаптации организмов к пространственной неоднородности среды.

Анализ результатов, полученных при экспериментировании с имитационной моделью, позволяет сделать вывод о том, что миграционные механизмы адаптации биологических систем к стохастическим внешним воздействиям перестают быть эффективными при наличии четкой корреляционной связи между флуктуациями условий обитания субпопуляций. Так, уже при R больше 0,5 тактика диффузного рассеивания животных не позволяет популяции успешно сопротивляться негативным влияниям колебаний внешних воздействий. Таким образом, результаты подтверждают получившее распространение в экологии положение о том, что по-

Таблица 3

Зависимость жизнеспособности популяции от интенсивности миграций (V) для ареалов структуры: I — кольцевой, II — линейной, III — треугольной, IV — линейной, лишенной одной связи (река с плотиной) (см. рис. 3)

V	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	V	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5
I	15	23	38	109	471	III	14	19	28	42	104
II	14	19	29	46	116	IV	13	16	21	30	43

пуляции, обитающие на больших пространственно-неоднородных ареалах, имеют более выраженный гомеостаз по сравнению с популяциями, обитающими на небольших, не характеризующихся разнообразием условий территориях (Roff, 1974; Дарлингтон, 1966).

Структура ареала. Исследовано влияние вида пространственных структур взаимосвязи отдельных локусов на жизнеспособность популяции в случайно флуктуирующей среде. В естественных условиях возможны самые разнообразные пространственные схемы организации субпопуляционной системы: линейные, кольцевые, треугольные, точечные и т. д.

Выше отмечалось, что при моделировании любая структурная схема ареала формализуется выбором матрицы D . В табл. 3 представлены некоторые результаты работы имитационной модели для ареалов различного вида при неизменности всех прочих условий функционирования модели. На рис. 3 изображены соответствующие эксперименту схемы пространственной взаимосвязи субпопуляций.

Приведенные результаты отражают негативные последствия нарушения связности ареалов обитания (инсуляризации). Превращение кольцевого ареала в линейный сокращает время жизни популяции при высокой подвижности ее особей в 4 раза, а удаление всего одной связи из линейной структуры (река с плотиной) ведет к почти трехкратному снижению жизнеспособности! Эксперимент наглядно демонстрирует возможность негативных, а то и катастрофических последствий преобразования пространственной структуры ареалов.

Заключение. Факт существования непосредственного и значительного влияния пространственной организации биоценозов на их сопротивляемость и живучесть приобретает особое значение в связи с необходимостью поддержания стабильности природных популяций и сохранения биологических видов. Воздействия антропогенного характера могут привести к сокращению местообитаний, изоляции их, к разрывам естественных внутривидовых связей и как следствие — к снижению устойчивости популяций к случайным флуктуациям внешних воздействий и их гибели.

Основной вывод проведенного исследования состоит в том, что оптимальную жизнеспособность обеспечивает структурированный на отдельные локусы ареал с интенсивным миграционным обменом, эволюционно согласованным со степенью коррелированности условий обитания субпопуляций. Результаты могут иметь значение при планировании мероприятий по сохранению биологических видов. Важным элементом таких мероприятий является выбор пространственной структуры заповедной зоны.

Модельные исследования позволяют сделать следующие рекомендации: а) система небольших резерватов значительно эффективней одного большого той же емкости; б) масштаб системы резерватов и взаимное расстояние между ними должны обеспечивать некоторую оптимальную коррелированность условий среды в разных местообитаниях, отличную как от полного совпадения, так и от полной независимости условий; в) важным фактором жизнеспособности является высокий уровень взаимных миграций между резерватами; если его уровень низок, то следует

увеличить возможность миграционного обмена. При этом необходимость интенсивных миграций тем выше, чем ниже экологическая емкость резерватов.

ЛИТЕРАТУРА

- Дарлингтон Ф. Зоогеография. М.: Прогресс, 1966. 519 с.
Домбровский Ю. А. Пространственная структурированность и жизнеспособность популяции//Журн. общ. биологии. 1985. Т. 46. № 2. С. 278—283.
Домбровский Ю. А., Тютюнов Ю. В. Применение метода статистических испытаний к оценке живучести биологических популяций//Изв. СКНЦ ВШ. Естеств. науки. 1985. № 2. С. 78—81.
Свирижев Ю. М., Логофет Д. О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
Уилкоккс Б. А. Островная экология и охрана природы//Биология охраны природы/Ред. Сулей М., Уилкоккс Б. М.: Мир, 1983. С. 117—142.
MacArthur R. M., Wilson E. O. The theory of Island Biogeography. Princeton, N. Y.: Princeton Univ. Press, 1967. 203 p.
Roff D. A. Spatial Heterogeneity and the Persistence of Populations//Oecologia (Berl.). 1974. V. 15. P. 245—258.

Ростовский государственный университет,
НИИ механики и прикладной математики,
Ростов-на-Дону

Поступила в редакцию
23.IX.1985

HABITAT STRUCTURE, MOBILITY OF INDIVIDUALS AND PERSISTENCE OF POPULATIONS

Zh. A. DOMBROVSKII, Yu. V. TYUTYUNOV

*Research Institute of Mechanics and Applied Mathematics,
State University of Rostov*

Summary

The results of study of theoretical ecology problems, such as connection between population resistance to random influence of environment with dimensions, structure, and the level of spatial heterogeneity of habitats, migration activity of animals; approximation of ratio of limited habitat space to number of its inhabitants by logarithmic function have been discussed. The optimal viability is obtained in habitat divided in separate loci with intensive migration exchange of inhabitant populations.