

Анализ зависимости подвижности-оседлости и численности мелких млекопитающих на примере флуктуирующей популяции рыжей полевки

О. А. ЛУКЬЯНОВ

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620219 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

АННОТАЦИЯ

На примере флуктуирующей популяции рыжей полевки, населяющей пихтово-еловые леса Среднего Урала (Висимский заповедник), с использованием методов многосуточного безвозвратного изъятия в период 1986–1995 гг. исследовалась зависимость численности оседлых и мигрирующих особей и их доли в населении от уровня общего обилия животных. Взаимодействие особей с депопулированной средой оказывало позитивное влияние на численность репаративных мигрантов и их долю в населении и не оказывало никакого влияния на резидентов. Парные контакты между особями, стимулирующие образование семейных группировок, положительно воздействовали на численность резидентного населения и отрицательно — на мигрантов и их долю в населении. Контакты третьего порядка, возникающие вследствие перенаселения среды, стимулировали регуляторную миграцию, предотвращающую локальное перенаселение, способствуя тем самым стабилизации численности оседлой части населения. Для мигрантов по мере повышения общего обилия населения был характерен пелимитированный рост численности, тогда как для резидентов — лимитированный, ограниченный на верхнем пределе емкостью среды обитания.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение зависимости миграционной подвижности и оседлости населения мелких млекопитающих от уровня их обилия является одним из основных вопросов в исследованиях феномена миграционных явлений. Актуальность изучения данной проблемы определяется тем, что миграции (в западном понимании — дисперсии) отводится ключевая роль в процессах популяционной регуляции [1–6], а также в процессах восстановления численности, пространственной структуры населения и территориальной экспансии [7–12], определяющих устойчивость и адаптивные возможности видов. К сожалению, эти положения во многом носят декларативный характер и в

результате методических затруднений при исследовании миграций в условиях естественного окружения недостаточно обоснованы конкретными эмпирическими данными [13].

Основываясь на теоретических представлениях о том, что миграции в популяциях мелких млекопитающих выполняют взаимодополняющие функции восстановления и регуляции численности, попытаемся на примере флуктуирующей популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Schreber, 1780) проанализировать характер зависимости оседлости и миграционной активности мелких млекопитающих от уровня их обилия.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ АНАЛИЗА

Для анализа зависимости оседлости и миграционной подвижности населения мелких млекопитающих от уровня их численности использованы многолетние материалы по рыжей полевке

Висимского заповедника (Средний Урал), собранные в бесснежные сезоны 1986–1995 гг. Исследуемая популяция рыжей полевки населяет обширные мелкомозаичные местообитания в пихтово-

Статистика учетных работ и ключевые параметры популяции рыжей полевки Висимского заповедника в отношении резидентности — мигрантности особей. Средний Урал, 1985—1995 гг.

Дата	Статистики и параметры						Процедура оценивания
	k	n	I	N	M	v	
VIII-IX.1986	90	101	11,2	34,2	14,5	0,298	*
VIII-IX.1986	90	75	8,3	36,4	8,9	0,197	*
VIII.1986	45	38	8,4*	28,8	8,6	0,231	*
VIII.1986	135	129	9,6	45,2	8,7	0,161	*
VI-VII.1987	325	105	3,2	4,6	6,3	0,579	*
VIII.1987	310	211	6,8*	9,3	9,7	0,512	*
VII.1988	160	307	19,2	62,1	18,1	0,225	***
VIII-IX.1988	160	403	25,2*	156,9	20,9	0,118	**
VII.1989	160	575	35,9	119,3	82,5	0,409	*
VIII.1989	160	593	37,1*	187,9	68,6	0,268	*
VII.1990	160	5	0,3*	0,0	0,3	1,000	*
VI.1991	160	55	3,4*	5,5	4,1	0,425	*
VII.1992	160	222	13,9*	76,3	15,0	0,165	**
VII.1993	160	5	0,3*	0,0	0,3	1,000	*
VIII-IX.1995	200	508	25,4*	146,0	27,5	0,159	***

Примечание. k — число ловушек в линиях, n — число отловленных особей за 10 сут, I — общее обилие особей (экз./100 лов.-сут), N — обилие оседлых особей (экз./100 лов.), M — обилие мигрантов (экз./100 лов.), $v = M / (N + M)$ — доля мигрантов в населении

* — процедура оценивания, предложенная О.А.Лукьяновым [15]; ** — модифицированная процедура Н. А. Щипанова [16]; *** — процедура оценивания, учитывающая мопоотное изменение вероятности поимки животных в ходе отлова; + — данные, использованные для расчета индекса цикличности S.

еловом лесу. Динамика численности этой популяции (рис. 1), судя по индексу цикличности $S = 0,79$ [14], характеризуется 3–4-летней периодичностью. Относительный диапазон хронографической изменчивости уровня обилия рыжей полевки составил более двух порядков (120 раз), что позволяет надеяться на выявление зависимости между уровнем обилия животных и их подвижностью — оседлостью в случае, если таковая связь реально существует.

В таблице приведена статистика учетных работ, процедуры анализа и оценки ключевых параметров численности рыжей полевки в течение 1986–1995 гг. Для сбора информации использован метод многосуточного безвозвратного изъятия, основанный на предположении, что последовательные суточные уловы территориальных оседлых особей убывают по экспоненциальному закону, а проходящих нетерриториальных — остаются на постоянном уровне, что в итоге позволяет количественно оценить обилие этих категорий особей, а также их долю в населении [8, 9, 15–17]. Отлов животных проводили линиями ловушек последовательно в течение 10 сут. Число

ловушек в линиях варьировало от 45 до 325 шт. с преобладанием класса линий по 160 давилков. Интервал между ловушками в линиях составлял 5–10 м. Ловушки инспектировались ежедневно в утренние часы. В качестве приманки использован кедровый орех, являющийся одним из наиболее предпочитаемых кормовых объектов лесных полевков, состояние которого практически не зависит от погодных условий. Суммарное количество ловушек, экспонированных в линиях, за весь период исследования составило 2475 шт., соответственно за это время было отработано 24 750 ловушко-суток и отловлено 3332 экз. рыжих полевков. Индекс обилия животных I (экз./100 лов.-сут) оценивали на основе суммарного числа животных, отловленных за 10 сут общепринятым способом.

Анализ обилия оседлых N и мигрирующих M особей (экз./100 лов.), а также доли мигрантов во всем населении $v = M / (N + M)$, в преобладающем большинстве случаев, без явно выраженной стабилизации последовательных уловов в течение 10-суточного периода изъятия животных (рис. 2, 1), проводили по предложенной ранее

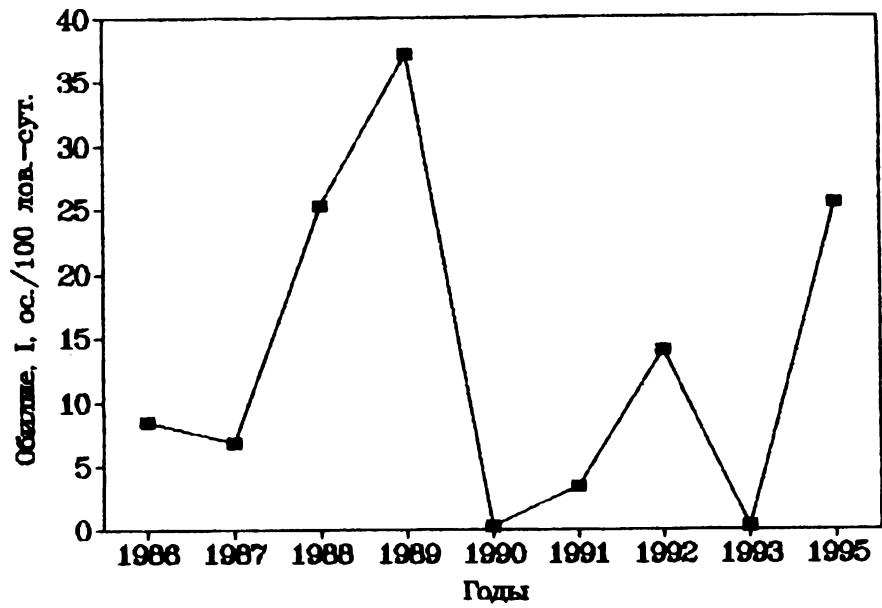


Рис. 1. Многолетняя динамика численности флуктуирующей популяции рыжей полевки Висимского заповедника. Средний Урал, 1986–1995 гг.

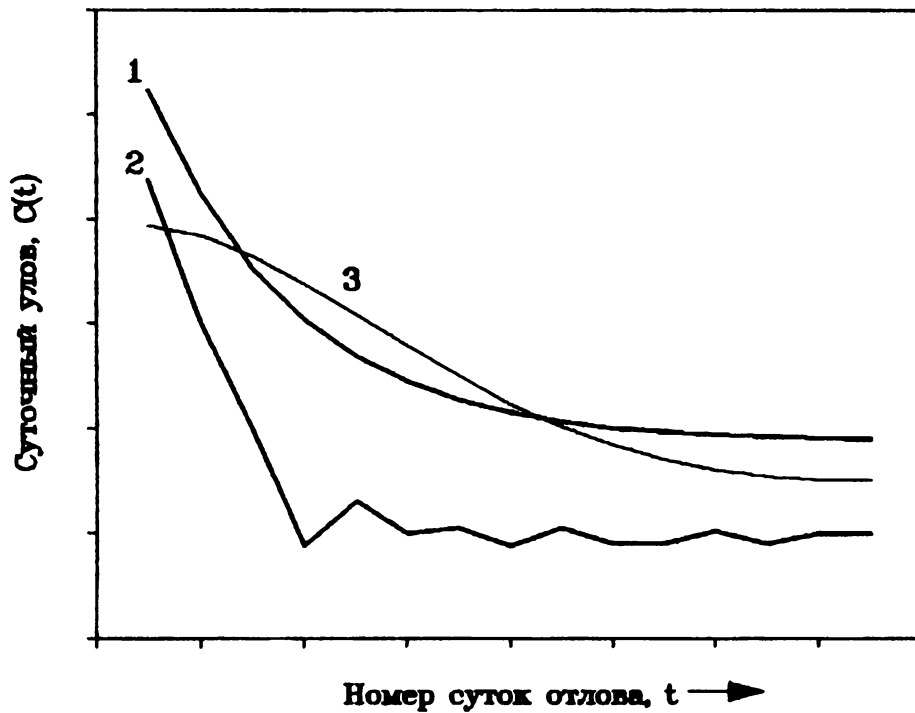


Рис. 2. Типы кривых вылова мелких млекопитающих, лежащие в основе анализа обилия оседлых и мигрирующих особей

1 — кривые вылова без четко выраженной стабилизации последовательных уловов; 2 — кривые вылова с выраженной стабилизацией последовательных уловов; 3 — σ -образные кривые вылова, обусловленные эффектом конкуренции животных за орудия лова

методике [15]. В случаях с четко выраженным эффектом стабилизации последовательных уловов (рис. 2, 2) для оценивания использовался модифицированный нами метод Н. А. Щипанова [16]. В двух случаях при монотонном возрастании вероятности поимки животных, обусловленном эффектом конкуренции животных за орудия лова и приводящем к σ -образным кривым вылова (рис. 2, 3), использовалась специально разработанная для этой ситуации процедура.

Ниже дается краткое описание аналитических процедур.

В случаях без явно выраженных признаков стабилизации последовательных уловов в течение периода отлова животных оценивание исходной численности оседлых особей N , обитающих в зоне действия ловушек до начала изъятия, потока мигрантов M , проходящих через эту территорию в течение суток, и суточной улавливаемости (вероятности поимки) животных проводили с помощью метода линейной множественной регрессии, связывающей последовательные суточные уловы C_t с накопленными K_{t-1} ($= C_1 + \dots + C_{t-1}$) и порядковыми номерами суток отлова (t) [15]:

$$C_t = A - p \cdot K_{t-1} + b \cdot (t-1),$$

где A , p и b — коэффициенты регрессии, получаемые на основе известных последовательных значений переменных (C_t , K_{t-1} и t) методом наименьших квадратов. Оценки исходной численности оседлых N и потока мигрирующих M особей, проходящих ежесуточно через территорию облова, определяются через A , b и p по следующим формулам:

$$N = (A \cdot p - b) / p^2 \text{ и } M = b / p^2.$$

В соответствии с процедурой анализа обилия оседлых и мигрирующих особей на основе эффекта стабилизации последовательных уловов, предложенной Н. А. Щипановым [16], предусматривается построение графика изменения суточных уловов животных в зависимости от дня отлова. При этом снижение величины последовательных суточных уловов рассматривается как показатель наличия оседлых особей в зоне облова, тогда как отсутствие такового снижения свидетельствует о наличии на этой территории только нетерриториальных животных (см. рис. 2, 2). В отловах продолжительностью 10 и более суток момент стабилизации последовательных уловов, отражающий завершение периода изъятия t^* оседлых особей, как правило, достаточно хорошо

заметен на графиках кривых вылова. При этом, согласно Н. А. Щипанову [16], оценка среднего суточного улова мигрирующих особей может быть рассчитана по формуле:

$$S = B / (t - t^*),$$

где $B = C_{t^*+1} + \dots + C_t$ — накопленный улов оседлых особей, C_i — улов животных в сутки с порядковым номером i , t — продолжительность эксперимента, t^* — продолжительность отлова оседлых особей. Тогда как исходная численность оседлых особей в зоне облова оценивается по формуле [16]:

$$N = A - S \cdot t,$$

где $A = C_1 + \dots + C_t$ — накопленный улов животных в течение всего периода отлова t , C_i — улов животных в сутки с порядковым номером i , S — средний суточный улов мигрантов.

К сожалению, среднесуточный улов мигрирующих особей S ниже действительного суточного потока M мигрирующих особей, поскольку не все, а лишь некоторая часть проходящих животных в силу случайного характера процесса отлова попадают в ловушки. В соответствии с этим для получения несмещенной оценки суточного потока мигрантов необходима информация не только об их среднесуточном улове, но и о вероятности поимки животных в единицу времени. Усредненная вероятность поимки особей p за сутки, в предположении, что она у оседлых и мигрирующих особей одинакова, может быть вычислена с помощью следующего выражения:

$$p = (1/N) \sum_{i=1}^{t^*} (C_i - S) \cdot p_i,$$

где C_i — улов животных в сутки с порядковым номером i , S — средний суточный улов мигрантов, N — исходная численность оседлых особей, t^* — продолжительность отлова оседлых особей, $p_i = (C_i - S) / [N - K_{i-1} + (i - 1) \cdot S]$ — вероятность отлова особей в i -е сутки, $K_{i-1} = C_1 + C_2 + \dots + C_{i-1}$ — накопленный улов за $i-1$ суток ($i = 1, \dots, t^*$).

В итоге отношение усредненного улова мигрирующих особей S к их среднесуточной улавливаемости p представляет собой несмещенную оценку потока мигрирующих особей M , ежесуточно проходящего через территорию облова:

$$M = S / p.$$

К этому сводится суть нашей модификации процедуры Н. А. Щипанова [16].

Для решения проблемы конкуренции животных за орудия лова [18, 19], приводящей к снижению улавливаемости животных и искажению оценок их численности, особенно при высоких уровнях обилия, предлагается регрессионная процедура анализа численности оседлых и мигрирующих особей, основанная на предположении, что улавливаемость животных в ходе многосуточного отлова увеличивается в замедляющемся темпе, стремясь в итоге к постоянному значению.

Наиболее простой вид зависимости монотонного и постепенно замедляющегося возрастания вероятности поимки животных от времени в диапазоне значений от 0 до 1 отражает следующее выражение:

$$p_t = 1 - q_t = 1 - q^{1+a \cdot (t-1)}$$

где p_t — вероятность поимки животных в сутки с номером t , q_t — вероятность избегания животными поимки в эти же сутки, q — вероятность избегания животными поимки в первые сутки отлова, a — показатель возрастания вероятности поимки животных в ходе отлова ($a > 0$; при $a = 0$ вероятность поимки в течение отлова не изменяется и равна $p = 1 - q$).

Исходя из концепции отлова оседлых и мигрирующих особей [8, 15,] можно предложить следующее выражение зависимости улова за t -е сутки C_t от порядкового номера суток отлова t , исходной численности оседлых особей N , суточного потока мигрантов M , суточной вероятности поимки p_t и избегания животными отлова q_t :

$$C_t = p_t \cdot (N \cdot q_1 \cdot \dots \cdot q_{t-1} + M).$$

Подставляя в это уравнение предыдущее и

Численность как мигрирующих M (экз./100 лов.), так и оседлых N (экз./100 лов.) особей рыжей полевки в зависимости от ее общего обилия I (экз./100 лов.-сут), судя по высоким значениям коэффициентов детерминации R^2 , достаточно хорошо аппроксимировалась (рис. 3, 1 и 4, 1) модельным уравнением регрессии ($M = 1,99 \cdot I - 0,12 \cdot I^2 + 0,0034 \cdot I^3$; $R^2 = 0,963$; $p < 0,001$; $N = 0,433 \cdot I^2 - 0,0086 \cdot I^3$; $R^2 = 0,907$; $p < 0,001$). При этом взаимодействие особей с депопулированной средой оказывало позитивное влияние на численность мигрирующих особей ($a =$

учитывая, что $q_1 \cdot \dots \cdot q_{t-1} = q^{(t-1) \cdot [1+a \cdot (t-2)/2]}$, *
получаем итоговое уравнение:

$$C_t = \{1 - q^{1+a \cdot (t-1)}\} \cdot \{M + N[1+a \cdot (t-2)/2] \cdot (t-1)\}.$$

При построении уравнения зависимости численности мигрирующих и оседлых особей, а также доли мигрантов в населении от уровня общего обилия животных учитывались следующие предпосылки: во-первых, это уравнение должно отражать взаимодействие особей с депопулированной средой, которую особи заселяют на фазе восстановления численности популяции, во-вторых, в нем необходимо учесть факт парных взаимодействий особей, в результате которых образуются семейные группировки, в-третьих, в уравнении должен быть отражен регуляционный ответ особей на переуплотнение популяции. Наиболее приемлемо для этих целей уравнение:

$$Y = a \cdot I + b \cdot I^2 + c \cdot I^3,$$

где Y — зависимая переменная численности мигрирующих M или оседлых N особей; I — независимая переменная общего обилия населения; a — коэффициент взаимодействия особей с депопулированной средой; b — коэффициент парных взаимодействий между особями; c — коэффициент перенаселения.

Поскольку доля мигрантов v в популяции связана с численностью мигрирующих особей M и общим обилием животных I зависимостью типа $v \approx M/I$, исходя из предложенного уравнения для регрессии v на I следует ожидать следующий тип зависимости:

$$v = a + b \cdot I + c \cdot I^2.$$

РЕЗУЛЬТАТЫ

1,99 ± 0,52) и не оказывало ($a = 0,58 \pm 2,16$) какого-либо статистически достоверного воздействия на численность резидентов, в результате данный член из последнего уравнения был исключен. В противоположность этому парные контакты между особями, стимулирующие образование семейных группировок, оказывали положительное воздействие на численность резидентного населения ($b = 0,433 \pm 0,055$) и отрицательное ($b = -0,124 \pm 0,046$) — на численность подвижной части населения. Контакты между особями третьего порядка, характеризующие перенаселение

* — [ошибки в данных формулах, имеющиеся в оригинале статьи, исправлены при создании эл. версии в 2014 г.]

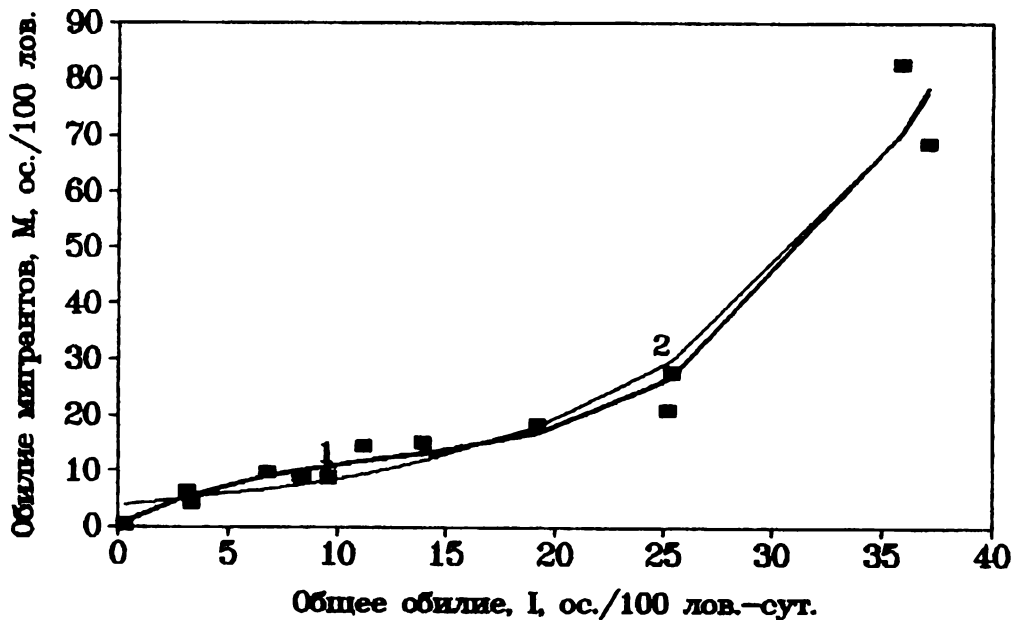


Рис. 3. Зависимость численности мигрантов М (ос./100 лов.) рыжей полевки от ее общего обилия I (ос./100 лов.-сут.). Средний Урал, Висимский заповедник, 1986–1995 гг.

1: $M = 1,99 \cdot I - 0,12 \cdot I^2 + 0,003 \cdot I^3$; $R^2 = 0,963$. 2: $M = 3,73 \cdot e^{0,082 \cdot I}$; $R^2 = 0,952$

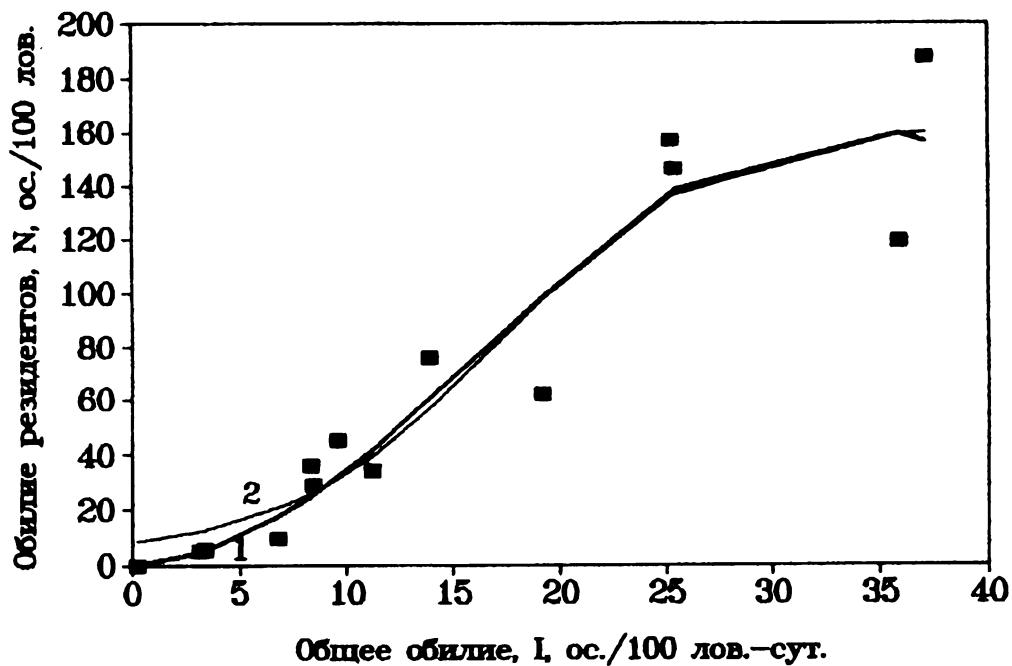


Рис. 4. Зависимость численности оседлых особей N (ос./100 лов.) рыжей полевки от ее общего обилия I (ос./100 лов.-сут.). Средний Урал, Висимский заповедник, 1986–1995 гг.

1: $N = 0,43 \cdot I^2 - 0,009 \cdot I^3$; $R^2 = 0,907$. 2: $N = 3,5 + (163 - 3,5)/(1 + e^{3,5-0,2 \cdot I})$; $R^2 = 0,904$

среды, с одной стороны, стимулировали миграцию особей ($c = 0,0034 \pm 0,0009$), а с другой — существенно сокращали численность оседлого населения ($c = -0,0086 \pm 0,0016$).

Особый интерес представляет то, что полученные зависимости численности мигрирующих и оседлых особей от общего обилия популяции также могут быть достаточно удовлетворительно описаны в анализируемом диапазоне значений численности основными уравнениями популяционной динамики. Численность мигрантов в зависимости от общего обилия хорошо описывается уравнением нелимитированного экспоненциального роста (рис. 3, 2), а численность резидентов — уравнением лимитированного логистического роста (рис. 4, 2).

Численность мигрантов M в зависимости от повышения общего обилия I населения неограниченно возрастает по регрессии типа $M = A \cdot e^{r \cdot I}$, где $A = 3,73 \pm 0,90$ — минимальный уровень относительной численности мигрантов (экз./100 лов.) в популяции, $r = 0,082 \pm 0,007$ — скорость прироста численности мигрантов при изменении общего обилия животных на единицу. Коэффициент детерминации эмпирических данных этим уравнением достаточно высок по значению ($R^2 = 0,952$; $p < 0,001$). Таким образом, численность мигрантов по мере возрастания общего обилия населения увеличивается по закону нелимитированного роста, т. е. по мере нарастания общего обилия животных в популяции численность мигрантов все более и более увеличивается. Аналогичный тип регрессии также обнаружен и для зависимости обилия мигрантов M от обилия резидентов N ($M = 2,88 \cdot e^{0,019 \cdot N}$; $R^2 = 0,545$; $p < 0,01$).

Численность оседлых особей N в зависимости от повышения общего обилия I населения увеличивалась по логистической регрессии типа $N = A + (K - A)/(1 + e^{A - r \cdot I})$, где $A = 3,49 \pm 0,83$ —

минимальный уровень численности резидентов (экз./100 лов.) в популяции, $K = 163 \pm 17$ экз./100 лов. — максимальный предельный уровень численности резидентов; $r = 0,201 \pm 0,059$ — скорость прироста численности оседлых особей при изменении общего обилия животных на единицу. Коэффициент детерминации эмпирических данных этим уравнением характеризуется значением $R^2 = 0,904$ при $p \leq 0,001$. Таким образом, численность резидентов по мере возрастания общего обилия населения в области его низких значений увеличивается достаточно интенсивно, в области средних значений скорость нарастания численности оседлых особей снижается, и при высоких значениях общего обилия населения численность резидентов стабилизируется на уровне 160 особей на 100 лов. По мере роста общего обилия животных в популяции численность резидентов стремится к постоянному уровню, а их доля в общем населении все более и более снижается. Аналогичный тип регрессии также отмечен и для зависимости обилия оседлых N и мигрирующих M особей ($N = 4,8 + (157 - 4,8)/(1 + e^{4,8 - 0,29 \cdot M})$; $R^2 = 0,875$; $p < 0,001$).

Доля мигрантов v в населении рыжей полевки в зависимости от ее общего обилия I также хорошо аппроксимировалась модельным уравнением ($v = 0,851 - 0,072 \cdot I + 0,0016 \cdot I^2$; $R^2 = 0,792$; $p < 0,001$; рис. 5). При этом взаимодействие особей с депопулированной средой оказывало позитивное влияние на долю мигрирующих особей в населении ($a = 0,851 \pm 0,078$), тогда как парные контакты между особями — негативное ($b = -0,072 \pm 0,011$). Контакты третьего порядка, характеризующие перенаселения локальных микроучастков, оказывали стимулирующее воздействие на долю мигрантов в населении ($c = 0,0016 \pm 0,0003$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Одно из центральных мест в исследованиях механизмов, типов и эволюции дисперсии мелких млекопитающих занимает связь между миграционной подвижностью и оседлостью мелких млекопитающих в зависимости от уровня их численности [4, 13, 20]. Анализ литературных данных по исследованию миграционной активности и численности мелких млекопитающих свидетельствует о существовании как минимум трех типов информации по интересующему аспекту.

Первый, относительно малочисленный, свидетельствует о наличии положительной связи меж-

ду долей мигрантов в популяциях мелких млекопитающих и уровнем их обилия [21–23], что может служить доказательством регуляционной роли внутривидовых миграций в процессах стабилизации численности населения относительно верхнего уровня численности, определяемого экологической емкостью местообитаний. Данный тип миграций следует прежде всего ожидать в стабильных популяциях в оптимуме ареала вида.

Наиболее многочисленные данные указывают на наличие обратной зависимости между долей

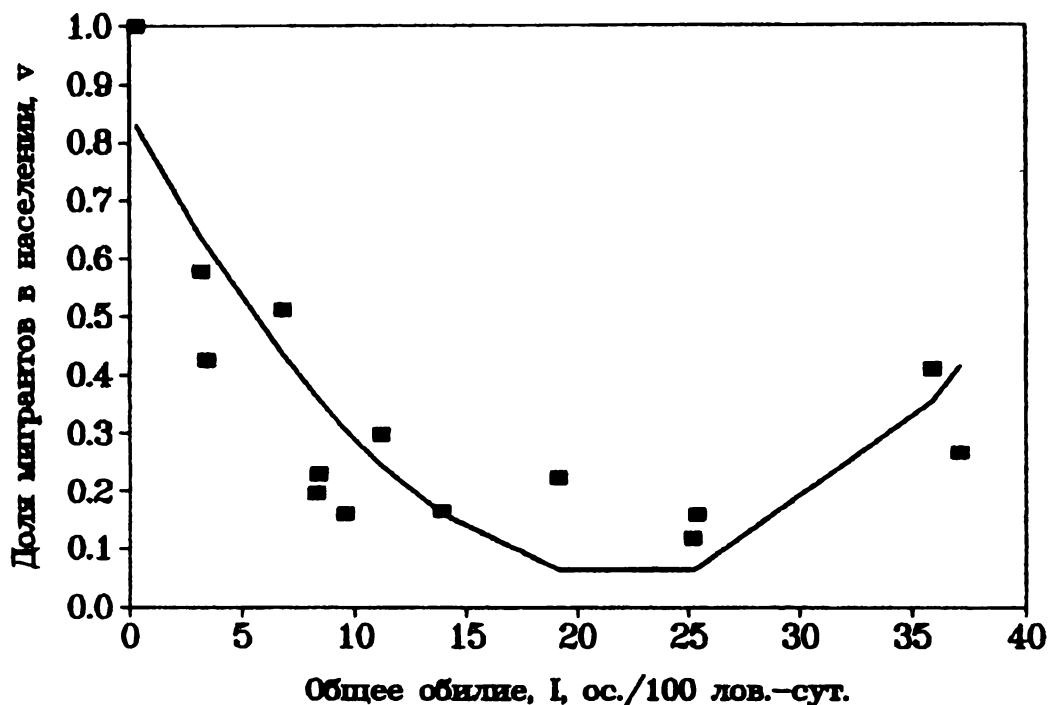


Рис. 5. Зависимость доли мигрантов v в населении рыжей полевки от ее общего обилия I (ос./100 лов.-сут.). Средний Урал, Висимский заповедник, 1986–1995 гг.

$$v = 0,85 - 0,07 \cdot I + 0,002 \cdot I^2; R^2 = 0,792$$

мигрантов в популяции и ее обилием, что свидетельствует в пользу репарационной, восстанавливающей роли миграций в популяциях мелких млекопитающих [7–10, 17, 24–29, 35]. Данный тип миграции, по всей видимости, наиболее выражен в нестабильных флуктуирующих популяциях мелких млекопитающих, для которых локальная депопуляция в результате нарушающих воздействий различного генезиса является, скорее всего, не исключением, а правилом, и ожидать его следует прежде всего в периферийных, экологически субдоминантных популяциях, а также в популяциях, подвергающихся негативному воздействию экзогенных и антропогенных факторов.

Информация, указывающая на отсутствие какой-либо достоверной связи между миграционной активностью мелких млекопитающих и уровнем их обилия [30–32], может свидетельствовать как о наличии нелинейных связей между этими переменными, так и о неполноте данных, не позволяющих во всем диапазоне переменных анализировать процессы миграции.

Исследование связей численности оседлых и мигрирующих особей, а также их доли в населении в зависимости от уровня общей численности

мелких млекопитающих, проведенное на примере флуктуирующей популяции рыжей полевки Среднего Урала, свидетельствует об их нелинейности. Эта нелинейность достаточно удовлетворительно описывается полиномиальными уравнениями, имеющими биологическую интерпретацию, описываемую в терминах взаимодействия между особями и средой. Мигрирующие и оседлые особи исследуемой циклической популяции рыжей полевки диаметрально различались по отклику их численности на взаимодействие между особями и средой. Во-первых, взаимодействие особей с депопулированной средой оказывало позитивное влияние на численность репаративных мигрантов и их долю в населении и не влияло на резидентов, что в совокупности и представляет из себя одно из необходимых условий и предпосылок наиболее быстрого восстановления популяционного ареала и общей численности населения. Во-вторых, парные контакты между особями, стимулирующие образование оседлых семейных группировок, положительно воздействовали на численность резидентов и отрицательно — на численность мигрирующих особей и их долю в населении. При этом наибольшее увеличение данного типа контактов, а

соответственно и доли оседлых особей в популяции приходится на средний уровень обилия населения. Именно в этот период достигается максимизация репродуктивного потенциала популяции и скорости прироста популяции. В-третьих, контакты третьего порядка, возникающие вследствие перенаселения локальных участков среды, с одной стороны, стимулировали регуляционную миграцию особей, предотвращающую локальное перенаселение, а с другой — сокращали излишки численности оседлого населения, способствуя тем самым стабилизации численности оседлой части населения.

Таким образом, в исследуемой флуктуирующей популяции рыжей полевки внутривидовая миграция в зависимости от уровня плотности населения выполняет две диаметрально противоположные функции репарации и регуляции численности населения. При низком уровне численности преобладает первый тип миграции, при высокой — второй, что подтверждает в целом верность концепции У. Лидикера [3, 4] относительно существования в популяциях мелких млекопитающих двух типов миграционных перемещений: дисперсии преднасыщения (*pre-saturation dispersal*), проявляющейся наиболее отчетливо в условиях ненасыщенных местообитаний, и дисперсии насыщения (*saturation dispersal*), возникающей в результате перенаселения среды.

Существенность различий откликов численности сравниваемых категорий особей от общего обилия населения также подчеркивается тем, что для мигрантов по мере повышения общего обилия животных характерен нелимитированный рост численности, тогда как для резидентов — лимитированный рост, ограниченный на верхнем пределе емкостью среды обитания. Нам не известны какие-либо детальные эмпирические исследования зависимости численности мигрирующих и оседлых особей мелких млекопитающих от общей численности населения. Из косвенных данных в рассматриваемом контексте значительный интерес представляют результаты анализа зависимости численности особей разных демографических групп от общей численности населения, полученные Г. Буяльской [33, 34] на примере хорошо изученной островной популяции рыжей полевки (северо-восток Польши).

Г. Буяльская [33] показала, что изменение численности размножающихся особей от общей численности популяции соответствует кривым лимитированного роста, тогда как не участвующих в размножении — линейному росту. Зави-

симость числа размножающихся животных от общей численности популяции в диапазоне ее малых и средних значений объясняется наличием на острове свободного пространства для создания индивидуальных участков, которое по мере нарастания численности населения постепенно занимает вступающими в размножение животными. После заполнения доступного пространства численность размножающихся животных либо стабилизируется (самцы), либо незначительно снижается за счет исключения из дальнейшего размножения некоторой части особей (самки).

Аналогии в характере зависимости численности резидентных и мигрирующих особей от общего обилия животных, полученные в открытой популяции рыжей полевки на Среднем Урале, и в характере зависимости размножающихся и неполовозрелых особей от общей численности островной популяции этого же вида на северо-востоке Польши становятся понятными в связи с тем, что размножающиеся животные в силу особенностей их биологии ведут, как правило, более оседлый, а неразмножающиеся — более подвижный образ жизни [9, 15].

Проведенный анализ плотно-зависимых связей показал, что основная функция мигрантов заключается в восстановлении внутривидовых связей и пространственной структуры населения в условиях низкой плотности и пассивной регуляции плотности популяции при высокой численности — путем выселения этой категории особей из насыщенных местообитаний. В соответствии с этим доля мигрантов в популяции в зависимости от ее плотности изменяется по U-образному закону: при низком уровне обилия доля мигрантов в населении возрастает за счет репаративной миграции, тогда как при высокой — за счет регуляционной миграции; при среднем уровне численности доля мигрантов в популяции существенно снижена, а оседлых — повышена. Основная функция резидентов заключается в репродукции населения и стабилизации численности популяции относительно верхнего, соответствующего экологической емкости среды, уровня численности. По всей видимости, данное бинарное структурирование популяций мелких млекопитающих на подвижную и оседлые части, выполняющие взаимодополняющие функции репарации, репродукции и регуляции населения, лежит в основе стабильного функционирования популяций данной группы организмов, устойчивость которых на индивидуальном уровне весьма ограничена.

ЛИТЕРАТУРА

1. J. H. Myers, C. J. Krebs, *Ecol. Monogr.*, 1971, 41, 53-78.
2. W. Z. Jr. Lidicker, *Ibid*, 1973, 43, 271-302.
3. W. Z. Jr. Lidicker, *Small Mammals: their Production and Population Dynamics*, London, 103-128.
4. W. Z. Jr. Lidicker, *Marine Science*, 1985, 27, Suppl.1, 369-385.
5. R. H. Tamarin, *Ecology*, 1977, 58, 1044-1054.
6. Z. Abramsky, C. R. Tracy, *Ecology*, 1979, 60, 349-361.
7. Н. П. Наумов, Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии, Т. IX, М., 1955, 179-202.
8. О. А. Лукьянов, *Экология*, 1991, 6, 36-47.
9. О. А. Лукьянов, Там же, 1993, 1, 47-62.
10. О. А. Лукьянов, Л. Е. Лукьянова, Там же, 1996, 3, 1-4.
11. R. Andrzejewski, A. Kajak, E. Pieczynska, *Ekol. Pol. Ser. B*, 1963, 9: 2, 163-172.
12. K. Petruszewicz, *Acta Theriol.*, 1983, 28, Suppl.1, 128-133.
13. M.S. Gaines, L. R. McClenaghan, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1980, 11, 163-196.
14. H. Henttonen, A. D. McGuire, L. Hansson, *Ann. Zool. Fenn.*, 1985, 22, 221-227.
15. О. А. Лукьянов, *Экология*, 1988, 1, 47-55.
16. Н.А. Щипанов, *Зоол. журн.*, 1990, 69: 5, 113-123.
17. О. Лукьянов, *Pol. Ecol. Stud.*, 1994, 20, 237-242.
18. Г. Коли, Анализ популяций позвоночных, М., Мир, 1979.
19. О. А. Лукьянов, *Экология*, 1989, 2, 32-41.
20. N. C. Stenseth, *The Ecology of Animal Movement*, Oxford, 1983, 63-101.
21. M. Kozakiewicz, *Acta Theriol.*, 1976, 21, 321-338.
22. T. P. Sullivan, *Ecology*, 1977, 258, 964-978.
23. C. J. Krebs, J. A. Redfield, M. J. Taitt, *Can. J. Zool.*, 1978, 256, 2253-2262.
24. К. И. Бердюгин, Исследование актуальных проблем териологии, Свердловск, 1983, 13-17.
25. О. Ф. Жигальский, О. Р. Белан, *Экология*, 1995, 1, 76-80.
26. M. Mazurkiewicz, E. Rajska, *Acta Theriol.*, 1975, 220, 71-81.
27. W. T. Jones, P. M. Waser, L. F. Elliott, N. E. Link, B. V. Bush, *Ecology*, 1988, 69, 1466-1473.
28. J. O. Wolff, K. I. Lundy, R. Vaccus, *Anim. Behav.*, 1988, 236, 456-465.
29. M. Sandell, J. Agrell, S. Erlinge, J. Nelson, *Oecologia*, 1990, 83, 145-149.
30. C. T. Jr. Garten, M. H. Smith, *Acta Theriol.*, 1974, 219, 513-514.
31. J. Joule, G. N. Cameron, *J. Mammal.*, 1975, 256, 378-396.
32. M. S. Gaines, C. L. Baker, A. M. Vivas, *Oecologia*, 1979, 240, 91-101.
33. G. Bujalska, *Evolution of Life Histories of Mammals*, New Haven, 1988, 75-89.
34. G. Bujalska, L. Grüm, *Oecologia*, 1989, 280, 70-81.
35. G. Bujalska, L. Grum, *Pol. Ecol. Stud.*, 1994, 220, 123-129.