

591.5+599.323

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ЦИКЛЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ В ОПТИМУМЕ АРЕАЛА

© 2000 г. О. А. Жигальский, И. А. Кшняев

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

Поступила в редакцию 12.07.99 г.

Исследованы закономерности сезонной и многолетней динамики численности и структуры населения европейской рыжей полевки в подзоне подтаежных лесов - оптимума ее видového ареала. Показано, что динамика исследованной популяции представляет собой сложное колебание, циклические составляющие которого имеют периоды один год и близкий к трем годам. Колебания численности и структуры популяции с периодом, равным одному году, определяются ее адаптациями к сезонным изменениям факторов среды. Многолетние колебания, имеющие трехлетний квазипериод, генерируются внутривидовыми плотностно-зависимыми механизмами.

Ключевые слова: лесные полевки, популяционные циклы, механизмы регуляции.

Динамика популяций мелких млекопитающих формируется под влиянием совокупного действия эндо- и экзогенных факторов и имеет характер сложных сезонных и многолетних колебаний. Периодические флуктуации численности мелких млекопитающих отмечались экологами, начиная с первой половины этого века, но лишь после того, как появилась статья Чарльза Элтона (Elton, 1924), ставшая классической, стало понятным, что периодические колебания типичны в северных экосистемах, для которых характерна приуроченность репродуктивных циклов животных к весенне-летнему сезону. Она и определяет дискретность популяционной динамики, а поэтому может рассматриваться как один из основных факторов, вызывающих запаздывание реакции популяции на изменения внешних и внутренних условий. Согласно теории динамики популяций (Maynard Smith, 1974; May, 1975), наличие подобного рода запаздывания, высокий репродуктивный потенциал вида, плотностно-зависимая внутривидовая конкуренция, влияние хищников и целый ряд других факторов могут стать причинами возникновения популяционных автоколебаний вплоть до хаотического режима.

Несмотря на большое количество работ, посвященных динамике популяций и анализу механизмов формирования ее цикличности, в современной экологии не существует единого мнения о причинах и основных факторах возникновения этого феномена. Такое положение можно объяснить реальной сложностью популяционных явлений и целым рядом методологических причин, на первое место среди которых следует поставить малочисленность многолетних стационарных наблюдений, где регистрировалась бы не только

численность, но и демографическая структура населения. Еще меньше исследований посвящено одновременному мониторингу демографических характеристик популяции и внешних условий (погодные, кормовые, обилие хищников и др.). Развитие общей концепции популяционной регуляции тормозится еще и тем, что большинство исследователей пытается объяснить все многообразие популяционных процессов действием какой-либо одной группы факторов. Приверженность к однофакторным гипотезам, объясняющим причины колебаний численности популяций, как справедливо отмечает Ханссон (Hansson, 1984), связана с тем, что гипотезы одного фактора легче поддаются проверке и хорошо биологически интерпретируемы. Феномен многолетних циклов в динамике популяций и механизмы их формирования - одна из актуальнейших проблем популяционной экологии (Krebs, 1996).

Цель настоящей работы - анализ популяционной динамики и механизмов формирования циклов европейской рыжей полевки в оптимуме ее видového ареала, основанный на материалах многолетних стационарных наблюдений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использованы материалы учетов численности и структуры населения европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb. 1780) за период 1973-1991 гг. на стационарном участке в Удмуртии (56° 20' с.ш., 52° 40' в.д.), расположенном в подзоне липово-пихтово-еловых подтаежных лесов, считающихся (Zhigalski, 1992) "оптимумом" ее ареала. Учеты производились с помощью стандартного метода ловушко-линий

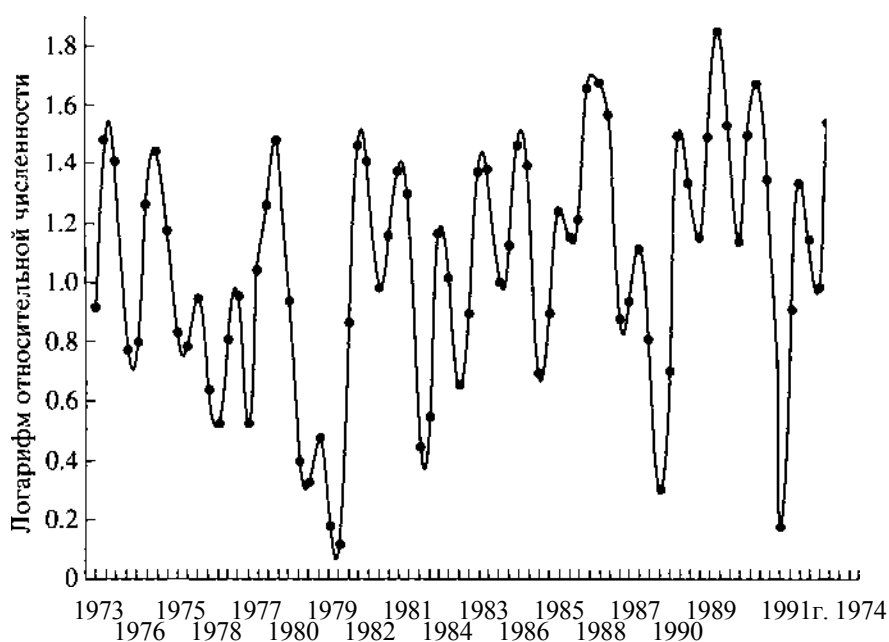


Рис. 1. Относительная численность рыжей полевки в апреле, июне, августе и октябре в 1973-1991 гг. (Удмуртия).

ежегодно в апреле, июне, августе и октябре. Объем использованного материала - 76 временных точек (19 лет по 4 наблюдения каждый год), всего отработано около 20 тыс. ловушко-суток, отловлено более 2.5 тыс. животных. Состояние популяции в каждый год наблюдений характеризовали набором из 19 демографических признаков (см. табл. 4). В некоторых вариантах анализа использованы логарифмированные значения относительной численности. Для обработки данных использовали методы одномерной и многомерной статистики: спектральный анализ (Кендал, Стюарт, 1976), дисперсионный и регрессионный анализ (Афифи, Эйзен, 1982; Sokal, Rohlf, 1995), анализ главных компонент (Иберла, 1980), дискриминантный анализ (Айвазян и др., 1989).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика численности и структуры популяции, механизмы формирования ее цикличности

При рассмотрении динамики численности популяции рыжей полевки (рис. 1) возникает закономерный вопрос, носят ли наблюдаемые колебания случайный характер или в них скрыты некоторые закономерности. Для решения этого вопроса использован спектральный анализ многолетнего ряда численности популяции рыжей полевки, который позволил выявить два пика спектральной плотности, соответствующие периодам 1 год и близкий к 3 годам (рис. 2). Наличие двух явно выраженных гармонических составляющих свидетельствует о том, что изменения численности популяции представляют собой двухкомпонентные

циклические колебания. Для оценки этих двух компонент использован дисперсионный анализ (модель со случайными факторами, градации первого фактора - 19 лет наблюдений, градации второго фактора - 4 месяца учетов). Максимальна по величине межгодовая (многолетняя) компонента дисперсии - 42.6% ($F(18;54) = 7.64; p < 0.0001$), внутригодовые (сезонные) колебания объясняют 31.7% ($F(3;54) = 7.64; p < 0.0001$) полной дисперсии, остаточная дисперсия (25.7%) состоит из эффектов неучтенных в модели факторов. Так как обе компоненты статистически значимы, то наблюдаемые изменения численности популяции представляют собой сложный процесс, состоящий из суммы двух колебаний (многолетних и сезонных) и случайной компоненты. Внутригодовые изменения численности являются следствием сезонности размножения, типичного для популяций, обитающих в умеренном поясе. Вопрос о механизмах генерации многолетних колебаний требует формулировки соответствующих гипотез с последующей их статистической проверкой, что и является одной из основных задач работы.

Если существуют статистически значимые межгодовая и внутригодовая компоненты изменчивости численности и два пика спектральной плотности в динамике численности рыжей полевки, то должны существовать годы со сходными сезонными динамиками, чередование которых и формирует многолетний популяционный цикл.

Для выявления сходных по сезонным динамикам лет наблюдений использованы методы распознавания образов: 1) "без учителя" - компонентный анализ; 2) "с учителем" - дискриминантный

Таблица 1. Три первых собственных вектора корреляционной матрицы и объясняемые доли дисперсии демографических признаков популяции

№	Демографический признак	Нагрузка признака на главную компоненту ($df=17$)			Объясняемая доля дисперсии (% $df(3;15)$)
		1	2	3	
1	Численность в апреле	0.816*	-0.209	0.203	75.0*
2	Численность в июне	0.821*	-0.346	0.256	85.9*
3	% размножающихся самок в июне	-0.528*	0.300	0.677*	82.8*
4	% нерамножающихся самцов в июне	0.878*	-0.244	-0.171	86.0*
5	% 1-2-месячных животных в июне	0.332	-0.847*	0.084	83.5*
6	% 3-6-месячных животных в июне	0.621*	-0.470*	0.130	62.3*
7	Численность в августе	0.789*	-0.008	0.538*	91.2*
8	% размножающихся самок в августе	-0.744*	0.099	0.384	71.1*
9	% нерамножающихся самцов в августе	0.518*	0.046	-0.404	43.3*
10	% 1-2-месячных животных в августе	0.753*	0.343	-0.240	74.2*
11	% 3-6-месячных животных в августе	-0.700*	-0.556*	-0.061	80.3*
12	Численность в октябре	0.627*	0.067	0.591*	74.7*
13	% размножающихся самок в октябре	-0.534*	-0.419	0.207	50.4*
14	% 1-2-месячных животных в октябре	-0.857*	-0.153	0.077	76.4*
15	% 3-6-месячных животных в октябре	0.856*	0.191	-0.058	77.2*
16	Выживание за зиму	-0.421	-0.587*	-0.207	56.5*
Дисперсия, V_i		7.709	2.275	1.725	
$V_i, \%$		48.2	14.2	10.8	73.2

* $p < 0.05$.

ный анализ. В табл. 1 приведены результаты компонентного анализа: цифры в столбцах "нагрузки" являются коэффициентами корреляции между анализируемыми демографическими признаками и тремя главными компонентами (ГК); в

последнем столбце приведены доли (%) дисперсии признаков, объясняемые трехкомпонентной моделью.

Три первые ГК воспроизводят 72.2% суммарной дисперсии признаков (табл. 1). Первая ГК

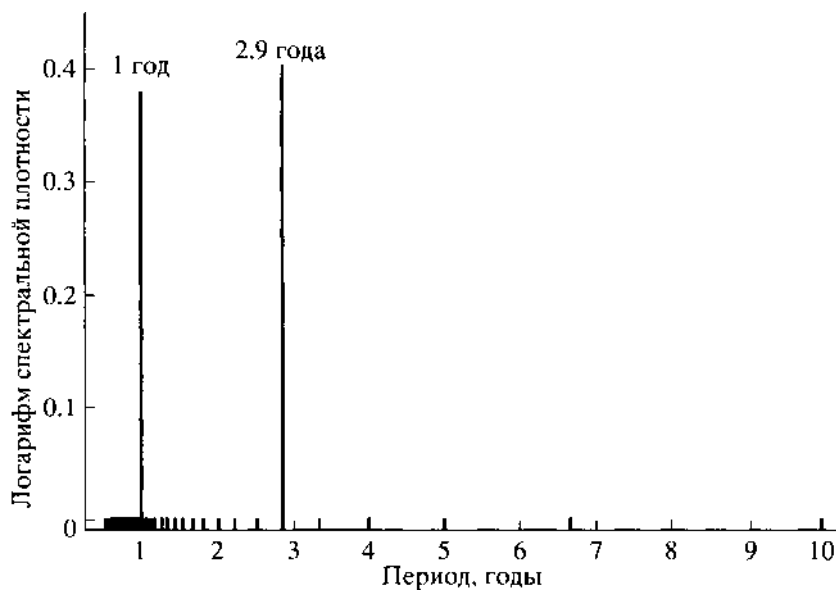


Рис. 2. Спектр временного ряда относительной численности рыжей полевки в 1973-1991 гг. (Удмуртия).

Таблица 2. Результаты пошагового дискриминантного анализа. Сравнение 3 фаз популяционного цикла рыжей полевки

КДФ	Собственное число	Коэффициент канонической корреляции. <i>R</i>	Λ-Уилкса	χ^2	<i>df</i>	<i>P</i>
1	17.96	0.973	0.006	61.43	18	0.000001
2	7.82	0.942	0.113	26.12	8	0.001
Фаза	Годы	Фаза популяционного цикла*				
		"депрессия"	"рост"	"пик"		
"Депрессия"	1975, 1978, 1981, 1984, 1986, 1990		<i>F</i> = 8.99 <i>p</i> = 0.0025	<i>F</i> = 15.78 <i>p</i> = 0.0003		
"Рост"	1973, 1976, 1979, 1982, 1987, 1988, 1991	59.33		<i>F</i> = 9.83 <i>p</i> = 0.0019		
"Пик"	1974, 1977, 1980, 1983, 1985, 1989	113.59	64.88			

* Поддиагональные элементы - квадрат расстояния Махаланобиса между центроидами групп, наддиагональные - *F*-критерий (*df*; 8) и *p* - уровень значимости.

"объясняет" 48.2% суммарной дисперсии. Она положительно коррелирует с численностью во все сроки учетов, долей размножающихся самцов в июне и августе, отрицательно с долей размножающихся самок в июне-октябре и зимней выживаемостью, что, вероятнее всего, обусловлено наличием обратной зависимости между плотностью популяции и ее репродуктивной активностью, зимней выживаемостью. Вторая ГК (14.2% дисперсии) связана с межгодовой изменчивостью возрастной структуры популяции в июне-августе и выживаемостью за зиму. Третья ГК (10.8% суммарной дисперсии) связана с долей размножающихся самок в июне и численностями популяции в августе и октябре. В ее динамике присутствует линейный тренд.

Согласно схеме, предложенной Кребсом и Майерс (Krebs, Myers, 1974), популяционный цикл представляет собой чередование четырех фаз: "рост" - "пик" - "снижение" - "депрессия". Основываясь на этом предположении, каждый год, входящий в многолетний ряд значений 1-й ГК, был отнесен к одной из четырех фаз. Эта предварительная классификация лет наблюдений была уточнена с помощью пошагового дискриминантного анализа (табл. 2). Статистически значимыми оказались первые две канонические дискриминантные функции (КДФ). Так как значения 1-й КДФ и 1-й ГК скоррелированы ($r = 0.82$, $p < 0.001$), то и интерпретация этих канонических осей аналогична. Каждая из названных канонических переменных интегрально характеризует состояние популяции, оценивает эффекты внутрипопуляционных плотностно-зависимых механизмов и тем самым идентифицирует фазы многолетнего популяционного цикла. Полученная классификация (табл. 2) включила в себя только три фазы цикла, характеризующихся специфическим набором значений демографических признаков.

К фазе "депрессии" отнесены 6 лет наблюдений, к фазе "роста" - 7, к фазе "пика" - 6. Все фазы цикла статистически значимо различаются по состоянию популяции.

В отличие от схемы, предложенной Кребсом и Майерс, в нашем случае (рис. 3) отсутствует фаза снижения численности. Достигнув "пика", популяция во всех случаях на следующий год переходит в фазу "депрессии". Из фазы "депрессии" она, как правило, переходит в фазу "роста". За весь период наблюдений популяция единственный раз из фазы "депрессии" (1984 г.) сразу перешла в фазу "пика" (1985 г.), но этот переход, очевидно, связан с зимним размножением, относительно редким в этом регионе. Из фазы "роста" популяция, как правило, переходит в фазу "пика". В динамике популяции рыжей полевки, обитающей на Удмуртском стационаре, выявлены циклы следующей продолжительности: 2 года (1 цикл), 3 года (3 цикла) и 4 года (1 цикл).

Периодические колебания типичны для популяций мелких млекопитающих с явно выраженной

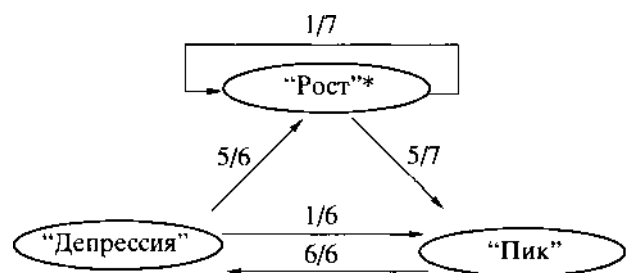


Рис. 3. Схема чередования сезонных фаз популяционного цикла. Стрелки показывают направление перехода, цифры над чертой - количество наблюдаемых переходов, под чертой - общее число лет данной фазы; * - последний год в ряду наблюдений.

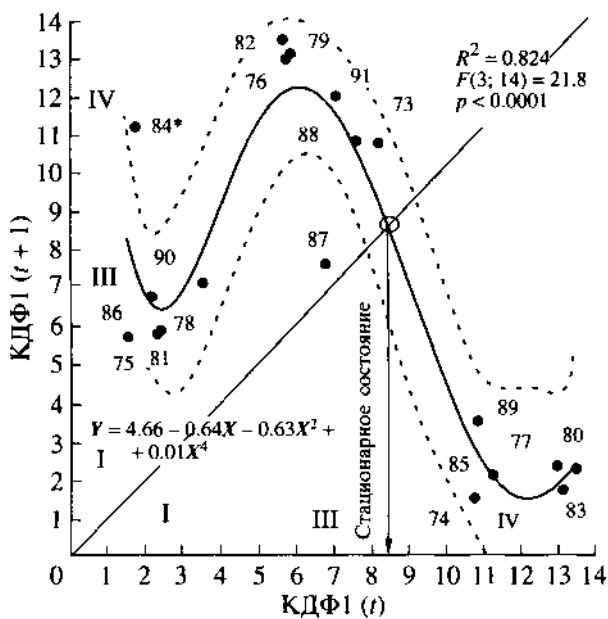


Рис. 4. Зависимость состояния популяции (КДФ1 ($t + 1$)) от ее состояния в предыдущем году (КДФ1 (t)).

ной приуроченностью репродуктивных циклов составляющих их животных к весенне-летнему сезону, что может быть одним из основных факторов, вызывающих запаздывание реакции популяции на изменения условий существования (Maynard Smith, 1974; May, 1975; Krebs, 1996).

Запаздывание регуляторных реакций удмуртской популяции рыжей полевки на изменение ее состояния равно одному году (первый коэффициент сериальной корреляции $r_1 = -0.54$, $p=0.011$), что может быть интерпретировано как следствие сезонности размножения мелких млекопитающих умеренного пояса. Как и для динамики численности популяции, в ряду значений первой канонической дискриминантной функции выявлены колебания с периодом 3 года. В 15 из 19 рядов значений исходных демографических признаков популяции обнаружен единственный максимум спектральной плотности, соответствующий названному периоду.

Для оценки вида зависимости состояния популяции (характеризуемого 1-й КДФ) в следующем году от ее состояния в предшествующем году использован регрессионный анализ. Зависимость состояния популяции в следующем году от ее состояния в году предыдущем, аппроксимированная полиномиальной функцией, объясняет 82.4% дисперсии, имеет немонотонный U-образный вид (рис. 4), что свидетельствует о существовании запаздывания и эффектов плотностно-зависимой регуляции (Уильямсон, 1975). Интерпретация подобного рода зависимости с использованием терминологии теории самоорганизованной критичности (Бак, Чен, 1991)

состоит в следующем: если состояние популяции субкритично (фаза "депрессии"), то на следующий год популяция увеличивает свою плотность и достигает критического состояния (фаза "роста"). Если состояние популяции критично, то на следующий год популяция достигает суперкритического состояния (фаза "пика"). Если состояние популяции суперкритично, то через "демографический крах", характеризующийся катастрофическим снижением численности за зиму, популяция заканчивает очередной цикл и возвращается к субкритическому состоянию - фазе "депрессии". Стационарное состояние популяции, находимое как точка пересечения биссектрисы и кривой (рис. 4), неустойчиво, так как тангенс угла наклона линии регрессии в этой точке меньше минус единицы, что характеризует динамику популяции как автоколебания (Свирижев, Логофет, 1978). Если в динамике популяции присутствуют циклы с периодом 3 года, то должны существовать и циклы других периодов (Li, Yorke, 1974, цит. по May, 1975). В рассмотренном временном ряду динамики популяции рыжей полевки, помимо трехлетнего периода, обнаружены периоды 2 и 4 года, что характеризует популяцию как систему с хаотической динамикой.

"Плато" в области "пик-депрессия" (см. рис. 4) интерпретируется как наличие механизмов, ограничивающих хаос, что показано на моделях (Stone, 1993) и для природных популяций рыжей полевки центральной и периферической частей ее ареала (Кшнясев, 1998а, б). "Загиб" кривой в области "депрессия-пик" является следствием феномена подснежного размножения зимой 1984/85г., часто наблюдаемого в других популяциях оптимума ареала после лет низкой численности (Bernstein et al., 1989; Zhigalski, 1992; Кшнясев, 1998а).

Для определения типа плотностно-зависимой регуляции и получения оценок "коэффициент прироста", а также численностей, соответствующих порогу внутривидовой конкуренции и стационарному состоянию удмуртской популяции, использована модель, учитывающая интенсивность внутривидовой конкуренции (Maynard Smith, Slat-kin, 1973, цит. по Бигон и др., 1989):

$$N(t+1) = N(t)\lambda \{ 1 + [aN(t)]^b \}^{-1},$$

где λ , - "коэффициент прироста"; коэффициент $a(a = [(\lambda - 1)^{1/b}] / K)$ определяет уровень, относительно которого совершаются колебания; b - параметр, определяет тип зависимости состояния популяции от плотности: если: $b = 0$ - отсутствие зависимости от плотности, $b < 1$ - неполная компенсация, $b = 1$ - точная компенсация, $b > 1$ - сверхкомпенсация.

На основе эмпирических данных по динамике удмуртской популяции рыжей полевки получена оценка b , которая значимо больше единицы, следовательно, тип зависимости внутривидовой конкуренции

Таблица 3. Оценка параметров модели динамики популяции, учитывающей интенсивность внутривидовой конкуренции: $N(t+1) = N(t)\lambda \{1 + [aN(t)]^b\}^{-1}$ ($R = 0.859$; $R^2 = 0.737$; $F(3; 15) = 14.0$; $p = 0.00013$)

Параметр	Оценка	Стандартная ошибка	$t(df=15)$	p
λ - "коэффициент прироста"	2.9377	0.4844	6.06	0.00002
a - параметр, характеризующий стационарное состояние ($a = [(\lambda-1)^{1/b}]/K$)	0.1397	0.0143	9.78	0.00000
b - тип конкуренции и зависимость от плотности	5.0044	1.1481	4.36	0.00056

от плотности популяции можно охарактеризовать как сверхкомпенсацию, т.е. наличие жесткой плотностно-зависимой регуляции популяционных процессов (табл. 3).

Точечные оценки относительной численности, соответствующие порогу внутривидовой конкуренции и стационарному состоянию популяции, вычисленные по уравнениям регрессии (численность на КДФ 1), приведены в табл. 4.

Демография популяции на разных фазах цикла

Популяция в фазах "депрессии" и "роста" начинает репродуктивный сезон с низкой весенней численности, а в фазе "пика" - с высокой, значительно превышающей пороговое значение "включения" внутривидовой конкуренции (табл. 4). Доля размножающихся самок в фазу "депрессии" несколько ниже, чем в другие фазы, но статистически не отличается от них. В начале репродуктивного периода возрастная структура популяции в фазу "депрессии" значительно отличается от двух других фаз цикла. Так, в апреле в фазу "депрессии" популяция состоит только из перезимовавших особей, тогда как в другие фазы в ней присутствуют зверьки всех возрастов. Такая ситуация, очевидно, связана с тем, что размножение в фазе "депрессии" начинается позже, чем в другие фазы. Объяснить же разницу в сроках начала размножения влиянием только экзогенных факторов невозможно, так как фазу "депрессии" составили годы, различающиеся по своим условиям.

Группа животных, уходящих в зиму после фазы "пика" и служащих основой населения следующей за ней фазы "депрессии", состоит главным образом из зверьков раннелетних генераций, рост и развитие которых проходили при высоких плотностях, и, вероятно, как следствие этого - высокая зимняя смертность и низкий репродуктивный потенциал популяции на следующий год. В результате численность популяции к июню в фазе "депрессии" возросла только в 1.17 ± 0.15 раза (статистически значимо отличаясь от кратности приростов в другие фазы), тогда как в фазу "роста" - в 2.93 ± 0.63 раза, а фазу "пика" - в 2.19 ± 0.08 раза. Относительно низкие приросты численности в фазах "депрессия" и "пик" по сравнению с фазой "роста"

в период апрель-июнь определяются разными причинами. В фазе "депрессии" структура популяции не позволяет ей резко повысить свою численность (позднее начало размножения, низкая весенняя численность, низкая доля размножающихся самок). В фазе "пика" ограничение роста популяции происходит вследствие включения механизмов плотностно-зависимой регуляции, так как численность популяции в это время значительно превышает пороговую. Об этом наглядно свидетельствует и тот факт, что в фазе "пика" доля размножающихся самок в июне ниже, а доля неполовозрелых самцов выше, чем в другие фазы. Как видно из табл. 4, в июне во всех фазах популяция состоит главным образом из перезимовавших и прибылых одно-двухмесячных зверьков.

В промежутке времени июнь-август кратность прироста численности в разные фазы составила: "депрессия" - 2.52 ± 0.37 , "рост" - 2.97 ± 0.87 , "пик" - 1.61 ± 0.11 . Наименьшая изменчивость кратности прироста численности характерна для фазы "пика", она статистически достоверно отличается от изменчивости кратности прироста в другие фазы ($F(5;5) = 15.74$, $p < 0.005$; $F(6;5) = 34.56$, $p < 0.0007$) и, вероятно, определяется эффектами жесткой внутривидовой регуляции.

В августе уровень численности в фазе "депрессии" по-прежнему значимо ниже, чем в другие фазы (см. табл. 4). К августу, помимо закономерного сезонного снижения репродуктивной активности самцов и самок, скорость полового созревания и доля участвующих в размножении зверьков уменьшаются еще и в случае сверхпороговой плотности, что особенно ярко проявляется в фазе "пика". Основную часть населения в этот период во все фазы составляют прибылые одно-двух и трех-шестимесячные зверьки.

К октябрю численность популяции во все фазы снизилась практически на одинаковую величину - примерно в 1.6 раза. При этом численности в фазах "роста" и "пика" оказались практически равными и почти в три раза выше, чем в фазе "депрессии". Несмотря на то, что октябрь для широты стационара - время прекращения размножения, в фазе "депрессии" в популяции присутствует более 16% размножающихся самок, а в фазе

Таблица 4. Демографическая характеристика фаз популяционного цикла рыжей полевки

Месяц	Демографический признак	Среднее для фазы цикла ± 1 стандартная ошибка			Значимо различаются (или значимые контрасты), $p < 0.05$
		I "Депрессия"	III "Рост"	IV "Пик"	
Апрель	1. Численность (4.7/6.9)*	3.3 \pm 1.00	5.1 \pm 1.75	10.1 \pm 1.40	IV от всех
	2. % размножающихся самок	65.4 \pm 15.89	81.5 \pm 13.77	72.7 \pm 11.11	Нет
	3. % 1-2-месячных животных	0.0-	10.1 \pm 5.50	7.4 \pm 6.01	I от (III + IV)**
	4. % 3-6-месячных животных	0.0-	10.7 \pm 7.28	4.6 \pm 2.29	I от (III + IV)**
Июнь	5. Численность (11.1/16.5)*	5.0 \pm 1.08	16.2 \pm 5.02	22.1 \pm 4.95	I от всех ***
	6. % размножающихся самок	75.4 \pm 7.26	54.8 \pm 10.93	30.8 \pm 5.51	I-IV
	7. % нерамножающихся самцов	9.1 \pm 3.90	42.3 \pm 8.59	68.7 \pm 3.81	Все
	8. % 1-2-месячных животных	63.2 \pm 3.42	73.1 \pm 4.91	69.1 \pm 3.95	Нет
	9. % 3-6-месячных животных	0.0-	5.3 \pm 1.56	4.0 \pm 2.17	I от (III + IV)**
Август	10. Численность (21.4/27.8)*	11.9 \pm 2.59	31.0 \pm 7.03	32.5 \pm 4.08	I от всех ***
	11. % размножающихся самок	27.7 \pm 7.19	20.8 \pm 8.79	4.8 \pm 2.75	I-IV, IV от (I + III)
	12. % нерамножающихся самцов	79.9 \pm 7.76	77.5 \pm 7.00	95.3 \pm 2.47	IV от (I + III)**
	13. % 1-2-месячных животных	78.0 \pm 2.16	79.6 \pm 4.28	87.9 \pm 2.39	IV от (I + III)
	14. % от 3-6-месячных животных	19.4 \pm 2.25	12.4 \pm 3.84	6.2 \pm 1.27	I-IV
Октябрь	15. Численность (13.4/16.9)*	7.4 \pm 2.10	19.1 \pm 4.25	19.9 \pm 3.77	I от всех
	16. % размножающихся самок	16.2 \pm 5.57	9.9 \pm 3.33	6.3 \pm 2.30	I-IV, $p < 0.1$
	17. % 1-2-месячных животных	87.2 \pm 2.65	60.1 \pm 13.19	23.0 \pm 6.55	I-IV, IV от (I + III)**
	18. % 3-6-месячных животных	12.2 \pm 2.55	37.7 \pm 13.07	74.1 \pm 6.53	I-IV, IV от (I + III)**
	19. Выживание за зиму, %	45.2 \pm 8.75	54.1 \pm 9.82	14.7 \pm 2.37	I-IV, IV от (I + III)**
	Главная компонента 1	-0.99 \pm 0.104	0.02 \pm 0.365	0.96 \pm 0.145	I-IV
	Каноническая дискриминантная функция 1	-4.73 \pm 0.281	-0.27 \pm 0.402	5.04 \pm 0.510	Все
Число лет	6	7	6		

* Оценки порога внутривидовой конкуренции (над чертой) и стационарного состояния популяции (под чертой), особей/100 ловушко-суток.

** Использован непараметрический критерий Крускала-Уоллиса.

*** Сравнивали логарифмированные значения.

"пика" - около 6% (табл. 4). В фазе "депрессии" в октябре основную часть населения (87.2%) составляют одно-двухмесячные зверьки, в фазу "пика" их доля составляет только 23%. Фаза "роста" по возрастной структуре занимает некоторое промежуточное положение. Столь существенные различия в возрастном составе могли проявиться только в том случае, если размножение в популяции в фазе "пика" резко снижается уже в июле-августе. Вероятно, в результате различий в возрастной структуре и плотности населения, уходящего в зиму в разные фазы, различна и зимняя выживаемость (см. табл. 4). После фазы "пика" зиму переживает менее шестой части зверьков (популяционный "крах"), а после фаз "депрессии" и "роста" - около половины.

Высокая смертность зимой после лет "пика" и приводит к тому, что за ними следуют годы "депрессии". Ограниченность биотического потенциала популяции не позволяет ей в течение одного репродуктивного сезона фазы "депрессии" значительно повысить свою численность. Поэтому следующая за ней фаза "роста" занимает некоторое промежуточное положение, в течение которой популяция способна сформировать такие плотность и демографическую структуру, которые, как правило, позволяют ей на следующий год достичь фазы "пика". Таким образом формируется трехлетний цикл. Зарегистрирован и двухлетний цикл (рис. 3), в котором популяция из фазы "депрессии" перешла сразу в фазу "пика", но переход этот сопровождался зимним размножением, которое и позволило повысить биотический потенциал популяции. В динамике популяции обнаружен и четырехлетний цикл, в котором фаза "роста" имела двухлетнюю продолжительность.

Рассмотренные закономерности популяционной динамики рыжей полевки, вероятно, характерны только для оптимума ее видового ареала, где наибольшее значение в формировании численности и структуры популяции играют эндогенные плотностно-зависимые механизмы регуляции (Жигальский, 1994; Zhigalski, 1992).

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект 99-04-49022). Авторы выражают свою искреннюю признательность А.Д. Бернштейн за предоставленные первичные материалы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Айвазян С.А., Бухштабер В.М., Енюков //С., Мешалкин Л.Д. Прикладная статистика: Классификация и снижение размерности. М.: Финансы и статистика, 1989. 607 с.

Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ: Подход с использованием ЭВМ. Пер. с англ. М.: Мир, 1982. 488с.

Бак /7., Чен К. Самоорганизованная критичность // В мире науки. 1991. № 3. С. 16-24.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2-х т. Т. 1. М.: Мир, 1989. 667с.

Жигальский О.А. Зональные и биотопические особенности влияния эндо- и экзогенных факторов на население рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) // Экология. 1994. № 3. С. 50-60.

Иберла К. Факторный анализ. М.: Статистика, 1980. 398с.

Кендал М., Стюарт А. Многомерный статистический анализ и временные ряды. М.: Наука, 1976. 736 с.

Кишняев И.А. Популяционные циклы европейской рыжей полевки в центре ареала // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч. 2. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998а. С. 102-116.

Кишняев И.А. Популяционные циклы европейской рыжей полевки на периферии ареала // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии. Екатеринбург: Екатеринбург, 1998б. С. 98-107.

Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.

Уильямсон М. Анализ биологических популяций. М.: Мир, 1975. 272 с.

Bernstein A.D., Zhigalsky O. A., Panina T.V. Multy-annual fluctuations in the size of population of bank vole in europe-an part of the Soviet Union // Acta theriol. 1989. V. 34. № 30. P. 409-438.

Elton C.S. Periodic fluctuations in the nubers of animals: their causes and effects // British J. Experim. biol.. 1924. V. 2. P. 119-163.

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. №2. P. 199-206.

Krebs C.J., Myers J.H. Population cycles in small mammals // Adv. Ecol. Res. 1974. V. 8. P. 267-399.

Krebs C.J. Population cycles revisited // J. mammal.. 1996. V. 77. № 1. P. 8-24.

May R. M. Biological populations obeying difference equations: stable points, stable cycles, and chaos // J. theor. biol. 1975.V. 51. P. 511-524.

Maynard Smith J. Models in Ecology. Cambridge: Cambridge University Press, 1974. 250 p.

Sokal R.R., Rohlf F.G. Biometry: the principles and practice of statistics in biological reserch. 3 ed. New York: Freeman and Company. 1995. 850 p.

Stone L. Period-doubling reversals and chaos in simple ecological models // Nature. 1993. V. 365. P. 617-620.

Zhigalski O. A. Factorial analysis of population dynamics in rodent // Pol. Ecol. Stud.1992. V. 18. № 1-2. P. 3-158.