

---

## КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

---

УДК 591.526:323.4

# ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ПОДДЕРЖАНИЯ ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ И ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

© 2014 г. О. А. Жигальский

Институт экологии растений и животных УрО РАН  
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202  
e-mail: zig@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 22.02.2013 г.

**Ключевые слова:** экологическая емкость, *Clethrionomys glareolus*, динамика численности, структура популяции, мелкие млекопитающие, пространственная структура, корма, плотностно-зависимая регуляция, демография, циклы.

**DOI:** 10.7868/S0367059714020115

Динамика численности является интегральным показателем состояния популяции и представляет собой итог ее взаимодействия со средой. Приуроченность репродуктивных циклов животных к весенне-летнему сезону может рассматриваться как один из основных факторов, вызывающих запаздывание реакции популяции на изменения внешних условий. Наличие подобного рода запаздывания, высокий репродуктивный потенциал мелких млекопитающих, плотностно-зависимая регуляция размножения и смертности животных, количество и качество кормовых ресурсов и целый ряд других факторов могут стать причинами изменения демографической и пространственной структуры популяции (Шилов, 1967; Шварц, 1980; Большаков, Кубанцев, 1984; Большаков и др., 1986; Krebs, 1996; Жигальский, 2002, 2012; Лукьянова, 2013).

Вопрос о причинной обусловленности изменчивости популяционных явлений далек от окончательного разрешения. По мере накопления материалов, основанных на многочисленных долговременных наблюдениях за млекопитающими, обитающими в разных географических зонах, становится понятным, что степень изменчивости популяционных процессов имеет не только географическую составляющую, но зависит также от качества и емкости среды, гетерогенности среды и продуктивности растительных сообществ, состояний популяции в настоящий и предыдущий моменты времени, иерархического статуса вида в сообществе и других факторов (Шилов, 1967; Шварц, 1980; Zhigalsky, 1992; Krebs, 1996; Ивантер, Жигальский, 2000; Жигальский, 2002, 2012).

Научная значимость и актуальность представленных материалов состоят в оценке роли внутрипопуляционных и внешних факторов в формировании механизмов поддержания демографической и пространственной структуры популяций

мелких млекопитающих в центре и на периферии ареала.

Исследования проведены на двух стационарных участках. Выбор местоположения стационаров осуществлен в соответствии с задачами изучения географических особенностей динамики рыжей полевки. Удмуртский стационар расположен в бореальной зоне липово-пищево-еловых подтаежных лесов и относится к оптимальной для рыжей полевки области в центре ареала. Карельский стационар расположен в бореальной зоне, подзоне среднетаежных лесов – периферия ареала рыжей полевки. На территориях обследованных стационаров рыжая полевка доминирует – 70.4% от общего числа отловленных животных.

Материал собирали стандартным методом ловушки-линий (Карасева и др., 2008). Отловы проводили регулярно четыре раза в год (апрель, июнь, август и октябрь). За весь период работы отловлено 26 893 мелких млекопитающих и отработано более 103 000 ловушко-суток. Для обработки данных использовали методы одномерной и многомерной статистики: спектральный и дисперсионный анализы. Различия считались достоверными на уровне значимости  $p < 0.05$ .

До настоящего времени нет окончательного мнения о соотношении случайной и закономерной составляющей в многолетней динамике численности полевок. Для получения количественных оценок и возможности сделать адекватный вывод о том, случайны колебания численности или они подчиняются некоторым закономерностям, был проведен спектральный анализ многолетних рядов численности рыжей полевки с двух стационарных географически удаленных участков.

В спектрах рядов численности обеих популяций выявлен явно выраженный пик спектральной плотности, соответствующий периоду от 2 до 5 лет. На спектрограмме обнаружен еще один мощный выброс, соответствующий сезонному

пику с периодом один год. Поэтому можно считать, что наблюдаемые изменения численности популяций рыжей полевки представляют собой сложный закономерный процесс, состоящий из суммы двух колебаний (сезонной и многолетней составляющих). В исследованных популяциях выделены четыре фазы популяционного цикла. Кроме того, обнаружены повторяющиеся переходы из одной фазы в другие, но для каждой популяции характерна присущая только ей структура переходов. На удмуртском стационаре (центр ареала) популяционный цикл имеет продолжительность 2–4 года, а на карельском (периферия ареала) – от 2 до 5 лет.

В удмуртской и карельской популяциях, несмотря на постоянно меняющиеся условия каждого конкретного года, во всех случаях происходит переход из фазы “пик” в фазу “депрессия”. Динамика численности и структуры населения наблюдаемых популяций более всего напоминает один из типичных сценариев перехода хаотического движения через некоторые промежуточные состояния к стационарному. При таком характере динамики всплески случайных колебаний чередуются с участками, на которых происходят почти периодические колебания.

В популяционном цикле выделены две качественно различающиеся части. Детерминированная часть цикла – переход из фазы “пик” в фазу “депрессия” – наблюдается в обеих популяциях в разные годы, несмотря на все многообразие условий каждого конкретного из них и местонахождения популяции. Это возможно только в том случае, если во время перехода демографические процессы определяются главным образом внутрипопуляционными плотностно-зависимыми механизмами и практически не зависят от внешних условий. Данный переход для обеих популяций осуществляется за один осенне-зимне-весенний период и не влияет на длительность цикла.

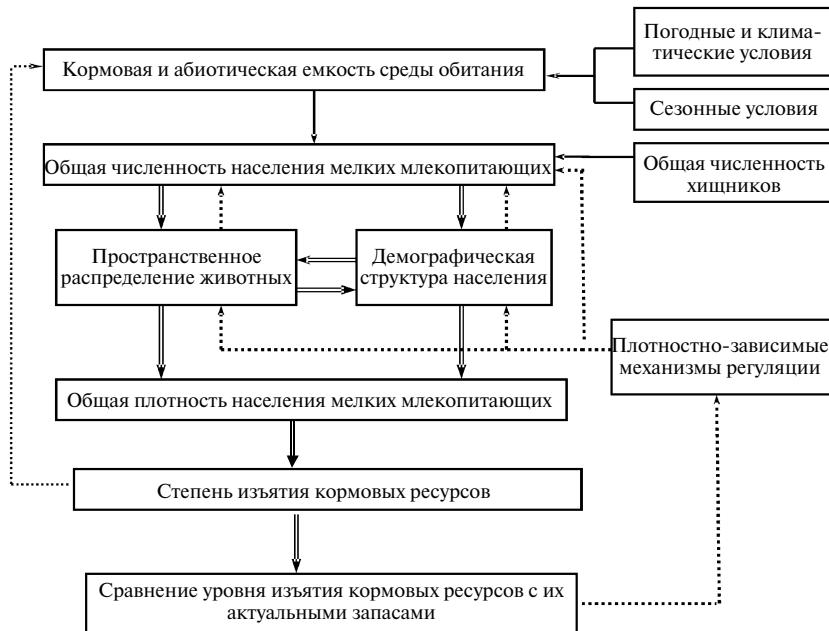
Длительность стохастической части цикла определяется различным соотношением внешних и внутрипопуляционных факторов и связана с возможностью популяции увеличивать свою численность. Скорость этого процесса определяют погодные и кормовые факторы, численность хищников, месторасположение популяции в ареале вида и др. Сходная картина наблюдается и для других частей ареала лесных полевок (Бобрецов, 2009; Bernshtain et al., 1989; Krebs, 1996; Stenseth et al., 1996). В центре ареала длительность стохастической части цикла составляет 1–3 года, на периферии ареала – 2–4 года.

Процесс регулирования численности мелких млекопитающих, учитывающий комплекс внешних условий, кормовые ресурсы, хищников, представлен на оригинальной схеме (см. рисунок). К внешним условиям относится весь комплекс сезонных, погодных и климатических факторов (температура, количество осадков, влажность, ан-

тропогенные факторы), а к внутрипопуляционным – гомеостатические плотностно-зависимые механизмы регуляции демографической и пространственной структуры (Шилов, 1967; Шварц, 1980; Ивантер, Жигальский, 2000; Жигальский, 2002, 2012).

Сезонные, погодные и климатические факторы формируют кормовую и абиотическую емкость среды, которые в свою очередь определяют численность популяции (см. рисунок). Численность популяций обуславливает ее плотность и пространственно-демографическую структуру населения, которые в зависимости от количества и качества кормовых ресурсов и численности хищников могут “включать” или “выключать” плотностно-зависимые механизмы, изменяющие уровень смертности и интенсивность размножения зверьков. Увеличение плотности зверьков на территории приводит к уменьшению густоты растительного покрова и снижению наземной и корневой биомассы растений, и если эти воздействия превышают величины актуального допустимого воздействия на растительные сообщества, уменьшается его продуктивность, что в дальнейшем может стать причиной падения численности. Известно, что переход биомассы с уровня первичных продуцентов на уровень первичных консументов связан с потерей вещества и энергии. Считается, что в среднем лишь 10% фитомассы и связанной с ней энергии переходит с предыдущего уровня на следующий трофический уровень, а остальная энергия и биомасса расходуются на поддержание жизнедеятельности и процессы роста и развития. В лесных биоценозах в летний период количество кормов настолько велико, что изъятие 10% общей биомассы не может стать причиной снижения численности полевок, в то время как высокая урожайность семян липы и ели осенью предыдущего года (зимние корма) могут инициировать зимнее размножение и высокую весеннюю численность следующего года (Жигальский, 2012).

Определяющее влияние хищников на динамику численности лесных полевок также весьма проблематично. Хищники не могут в значительной мере снизить численность кормовых животных, так как при низких численностях полевок энергетические затраты на их поимку не компенсируются энергией, получаемой с пищей. Многочисленные данные свидетельствуют о том, что хищники влияют на численность своих жертв, но воздействие это незначительно. В fazu rosta популяции хищники потребляют не более 5–7% от общей биомассы полевок, составляющих популяцию, а в fazu депрессии степень изъятия еще меньше (Жигальский, 2002). Поэтому хищники в лесных биоценозах не могут быть фактором, определяющим спад численности популяции (Чернявский, Дорогой, 1981; Жигальский, 2002; Durward, 1980; Norrdahl, Korpimaki, 2002; и др.).



Для обследованных популяций лесных полевок роль плотностно-зависимых механизмов достаточно высока – до 70% объясняющей популяционные процессы дисперсии приходится на их долю (Жигальский, 2002), за исключением зимнего периода и начала сезона размножения, когда вклады эндо- и экзогенных факторов в поддержании численности примерно равны.

Рост численности населения сопровождается увеличением потребления кормов, а значит, нарушением баланса между уровнем изъятия кормовых ресурсов и их актуальными запасами. Нарушение баланса компенсируется в основном посредством избирательной элиминации и снижением репродуктивной активности животных (см. рисунок). Далее под действием внутрипопуляционных механизмов происходит перестройка пространственной и демографической структуры популяции, которая настраивает популяционные процессы на новый уровень функционирования. Это может стать причиной перехода от строго территориального к групповому образу жизни с установлением новой системы иерархии, позволяющей популяции при одних и тех же ресурсах поддерживать свою численность на более высоком уровне (Шилов, 1967; Шварц, 1980; Zhigalsky, 1992; Krebs, 1996; Ивантер, Жигальский, 2000; Жигальский, 2002, 2012).

Таким образом, максимальные влияния действующих на лесных полевок факторов разделены во времени: в осенне-зимний период и начале сезона размножения большую роль играют

экзогенные факторы, а в течение репродуктивного цикла – эндогенные. Внешние факторы (метеоусловия, кормовая база, пресс хищников и др.) определяют верхний предел кормовой и абиотической емкости среды, оптимальный для данного уровня плотности. Функция внутрипопуляционных механизмов – приведение численности к уровню, адекватному этим условиям. На основании проведенного исследования можно сказать, что популяция представляет собой следящую систему, которая постоянно преобразует свою пространственную и демографическую структуру, приводя ее в соответствие с условиями среды обитания.

Автор выражает глубокую признательность Э.В. Ивантеру, А.Д. Бернштейну, А.В. Хоренкову за предоставленные материалы и обсуждение полученных результатов.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы научных исследований УрО РАН (проекты № 12-С-4-1012, 12-П-4-1048).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобрецов А.В. Динамика численности красной полевки (*Clethrionomys rutilus*, Rodentia) в Северном Предуралье за полувековой период // Зоол. журн. 2009. Т. 88. № 9. С. 1115–1126.

Большаков В.Н., Кубанцев Б.С. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. М.: Наука, 1984. 233 с.

Большаков В.Н., Балахонов В.С., Бененсон И.Е. и др. Мелкие млекопитающие Уральских гор (экология

- млекопитающих Урала). Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986. 100 с.
- Жигальский О.А.* Анализ популяционной динамики мелких млекопитающих // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 9. С. 1078–1106. [Zhigal'skii O.A. Analysis of population dynamics of small mammals // Entomological Review. 2002. V. 82. Suppl. № 2. P. 320–351].
- Жигальский О.А.* Сезонная динамика популяции рыжей полевки в Удмуртии // Вестн. Удмуртского ун-та. 2012. Вып. 4. С. 64–70.
- Ивантер Э.В., Жигальский О.А.* Опыт популяционного анализа механизмов динамики численности рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на северном пределе ареала // Зоол. журн. 2000. Т. 79. № 8. С. 979–989. [Ivantter E.V., Zhigalski O.A. Analysis of mechanisms controlling the population dynamics in the Bank Vole (*Clethrionomys glareolus*) at the Northern part of its range // Entomological Review. 2000. V. 80. Suppl. № 1. P. 191–205].
- Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Жигальский О.А.* Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Изд. ЛКИ, 2008. 416 с.
- Лукьянова Л.Е.* Сопряженность симпатрических видов мелких млекопитающих в контрастных условиях среды // Экология. 2013. № 1. С. 65–72. DOI: 10.7868/S0367059713010095.
- Чернявский Ф.Б., Дорогой И.В.* О роли хищников в динамике численности леммингов (на примере острова Врангеля) // Экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири. М.: Наука, 1981. С. 32–50.
- Шварц С.С.* Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.
- Шилов И.А.* О механизмах популяционного гомеостаза у животных // Усп. соврем. биол. 1967. Т. 64. Вып. 2(5). С. 333–351.
- Bernshtain A.D., Zhigalsky O.A., Panina T.V.* Multi – annual Fluctuations in the Size of Population of Bank Vole in European Part of the Soviet Union // Acta Theriol. 1989. V. 34. № 30. P. 409–438.
- Durward A.L.* The essential roles of predation // Nature Conserv. News. 1980. V. 30. № 2. P. 2–7.
- Norrdahl K., Korpijoki E.* Seasonal changes in the numerical responses of predators to cyclic vole populations // Ecography. 2002. V. 25. P. 428–438.
- Krebs C.J.* Population cycles revisited // J. Mammal. 1996. V. 77. P. 8–24.
- Stenseth N.C., Bjornstad O.N., Saitoh T.* A gradient from stable to cyclic populations of *Clethrionomys rufocaninus* in Hokkaido, Japan // Proc. Royal Soc. L. 1996. V. 263. P. 1117–1126.
- Zhigalsky O.A.* Factorial analysis of population dynamics in rodents // Polish ecological studies. 1992. V. 18. № 1–2. Quarterly P. 3–158.