



## СОДЕРЖАНИЕ

От редакционной коллегии . . . . .	3
А. Г. Васильев, В. Н. Большаков. Взгляд на эволюционную экологию вчера и сегодня . . . . .	4
А. В. Матвеев, Л. Ф. Семериков. Структура эколого-генетической измен- чивости <i>Larix sibirica</i> Ldb. на северном пределе ареала . . . . .	15
П. Л. Горчаковский, А. В. Степанова. Уральские эндемичные виды рода <i>Minuartia</i> L.: онтогенез, структура и динамика популяций . . . . .	22
Е. Л. Воробейчик, Е. В. Хантемирова. Реакция лесных фитоценозов на тех- ногенное загрязнение: зависимость доза — эффект . . . . .	31
И. В. Молчанова, Е. Н. Караваева, В. Н. Позолотина, П. И. Юшков, Л. Н. Михайловская. Закономерности поведения радионуклидов в пойменных ландшафтах реки Течи на Урале . . . . .	43
О. А. Жигальский. Зональные и биотопические особенности влияния эндо- и экзогенных факторов на население рыжей полевки ( <i>Clethrionomys glareolus</i> Schreber, 1780) . . . . .	50
Н. В. Николаева. Экология кровососущих комаров: популяционные и биоэкологические аспекты . . . . .	60
Л. Е. Лукьянова, О. А. Лукьянов, О. А. Пястолова. Трансформация со- обществ мелких млекопитающих под воздействием техногенных факторов (на примере таежной зоны Среднего Урала) . . . . .	69
Н. Л. Добринский, Ф. В. Кряжимский, Ю. М. Малафеев. Эксперименталь- ная оценка роли кормового фактора в динамике населения красной полевки на северной границе ареала . . . . .	76
Е. А. Трубецкая. Экспериментальное исследование эмбриональной и ли- чиночной выживаемости двух видов бурых лягушек в среде, загрязненной детергентами . . . . .	87
Э. А. Гилева, Н. Л. Косарева. Уменьшение флуктуирующей асимметрии у домовых мышей на территориях, загрязненных химическими и радиоак- тивными мутагенами . . . . .	94

## Юбилей и даты

В. Н. Большаков, Ю. Л. Вигоров, П. Л. Горчаковский. Институт эколо- гии растений и животных Уральского отделения РАН: страницы полувековой истории . . . . .	98
Вниманию авторов . . . . .	103

УДК 591.5+599.323

## ЗОНАЛЬНЫЕ И БИОТОПИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВЛИЯНИЙ ЭНДО- И ЭКЗОГЕННЫХ ФАКТОРОВ НА НАСЕЛЕНИЕ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS SCHREBER, 1780*)

О. А. Жигальский

На основании многолетних стационарных наблюдений в четырех качественно различных участках ареала рыжей полевки количественно оценено распределение влияний внутрипопуляционных и внешних факторов на динамику ее демографических показателей. Показано, что в осенне-зимний период популяционные процессы определяются внешними факторами, а в течение репродуктивного периода — внутрипопуляционными. Такое распределение эффектов воздействующих на популяцию факторов практически не зависит от качества местообитания и его географического расположения.

Явления, протекающие в популяциях животных, с одной стороны, тесно связаны с условиями среды обитания (климат, почва, растительность и т. д.), а с другой — с биологическими особенностями самой популяции (тип питания, половозрастной состав, интенсивность размножения, динамика численности и др.). Взаимодействия внешних и внутренних факторов определяют тип динамики численности. Вероятно, различные типы взаимодействия животных со средой сложились исторически в процессе эволюции и в конечном итоге отражают пути наиболее оптимального использования всего комплекса внешних условий при столь же полной реализации возможностей популяции.

За последние десятилетия накоплен обширный материал по пространственному распределению, экологии и динамике населения многих видов грызунов. В то же время не решен вопрос о том, какие изменения в популяции связаны с проявлениями внутрипопуляционных механизмов, а какие обусловлены непосредственным действием внешних факторов. При этом принято, что в оптимальных участках ареала внутрипопуляционные факторы играют одну из главных ролей в регулировании численности, изменения которой почти не зависят от колебаний погодных и кормовых условий (Кошкина, 1974; Chitty, 1952; Poulet, 1985), тогда как в пессимальной зоне возрастает роль внешних факторов, например увеличение толщины снежного покрова, кормовые условия, действие хищников, межвидовая конкуренция (Henttonen, 1985; Kalela, 1971; Alibhai, 1985; Hansson, 1979). Естественно, что нельзя исключить и совместное влияние биотических и абиотических факторов (Hansson, Henttonen, 1985). Основная цель нашего исследования — многофакторный анализ процессов, определяющих численность и структуру популяций рыжей полевки, обитающих в различных частях ареала, а также оценка распределений эффектов воздействий внешних и внутрипопуляционных факторов на эти процессы.

В основу работы положены материалы многолетних исследований на четырех стационарных участках, любезно переданные в наше распоряжение А. Д. Бернштейн (Тульский и Удмуртский стационары), В. А. Корнеевым (Марийский стационар), Т. В. Ивантер и Э. В. Ивантер (Карельский стационар). Выбор местоположения каждого стационара осуществлен в соответствии с поставленными задачами — изучение географических и биотопических особенностей демографии рыжей полевки. Тульский стационар расположен в зоне широколиственных лесов в оптимальной для рыжей полевки области, Удмуртский, Марийский и Карельский — в таежной зоне, но в разных подзонах. На Удмуртском стационаре преобладают липово-пихтово-еловые подтаежные леса, он также может быть отнесен к оптимуму ареала. На Марийском стационаре популяционную динамику рыжей полевки исследовали на пяти различающихся по составу растительности участках: коренные сырые елово-липовые подтаежные леса, вторичные березняки с участием широколиственных пород на месте подтаежных лесов и вырубки трех степеней давности. Местообитания на этом стационаре различаются по своему качеству и экологической емкости. Карельский

стационар расположен в подзоне среднетаежных лесов и представляет собой периферию ареала рыжей полевки. Объем используемых в работе материалов приведен в табл. 1.

Для оценки состояния популяций применяли метод относительного учета мышевидных грызунов на стандартных ловушко-линиях (Кучерук, 1952). Отловы полевков проводили регулярно четыре раза в год (апрель, июнь, август и октябрь), а в некоторые годы — ежемесячно на протяжении всего репродуктивного периода.

Морфологический анализ добытых зверьков проводили по общепринятой схеме. Возраст полевков устанавливали с точностью до двух месяцев, но в работе анализируются только три возрастных класса: 7—16, 3—6 и 1—2 месяца (Тупикова и др., 1970). У каждого добытого зверька, помимо возраста, определяли состояние генеративных органов.

Таблица 1

## Объем используемого материала

Стационар	Годы (число лет наблюдений)	Количество	
		лов./сут	отловл. зверьков
Карельский . . . . .	1966—1987 (22)	71500	1100
Удмуртский . . . . .	1973—1985 (13)	20000	2500
Марийский . . . . .	1972—1987 (16)	25000	3000
Тульский . . . . .	1966—1980 (15)	91000	13500

Состояние популяции описывали двумя группами показателей: по относительной численности — общей и различных половозрастных групп (число особей на 100 ловушко/суток) и по показателям структуры популяции (доли в популяции каждой группировки). Каждое отловленное животное относили к одной из групп согласно их полу, возрасту и отношению к размножению.

Перечень факторов, определяющих уровень функционирования популяций лесных полевков, включает эндогенные (численность и структура населения в предыдущие и настоящий моменты времени) и экзогенные (среднемесячные температуры воздуха, суммарное за месяц количество осадков, а для зимнего периода — толщина снежного покрова и урожай семян основных лесообразующих пород).

Для предварительной обработки было взято более 50 популяционных характеристик и около 30 действующих на них факторов, природа связей которых ранее не исследовалась. Рассчитывали следующие показатели связи: коэффициент парной корреляции Пирсона; коэффициент ранговой корреляции Спирмена; корреляционное отношение; показатель криволинейности и достоверности перечисленных коэффициентов. По коэффициентам корреляции и корреляционному отношению оценивали степень связи популяционных явлений и действующих факторов, а по показателю криволинейности — статистическую значимость линейности этих связей.

Проведенный предварительный анализ линейности связей позволил ограничиться рассмотрением линейного соотношения между зависимой и множеством объясняющих переменных. Процедура построения множественной регрессии сложна, но достаточно хорошо математически обоснована (Ферст, Ренц, 1983; Поллард, 1982) и поэтому не нуждается в подобном описании. Полная дисперсия в регрессионном анализе включает в себя две составляющие: дисперсию, обусловленную включенными объясняющими переменными, и остаточную дисперсию, слагающуюся из дисперсии, связанной с действием непривлеченных в анализ факторов, и дисперсии, вызванной случайными ошибками наблюдений. Частное от деления этих двух составляющих общей дисперсии есть коэффициент множественной детерминации, который, с одной стороны, отражает долю дисперсии зависимой переменной, обусловленной регрессией, а с другой — служит мерой качества регрессии. Следует отметить еще одно свойство коэффициента множественной детерминации: он равен сумме произведений нормированных коэффициентов регрессии и коэффициентов корреляции (Ферстер, Ренц, 1983). Каждое слагаемое этой суммы служит оценкой вклада соответствующего фактора в определение зависимой переменной.

Для проверки полученных результатов и повышения их надежности параллельно использовали принципиально иной метод — метод многокритериальной оценки влияния факторов (Брусилковский, 1987). Во всех случаях отсутствовали качественные различия в ранжировании и оценке влияния воздействующих факторов, выполненные двумя методами, а отмечались лишь некоторые количественные различия.

На территориях обследованных стационаров обитают рыжие и красные полевки, лесные и полевые мыши, серые полевки, землеройки и другие малочисленные виды, но, судя по уровню численности и ее изменчивости, в летние месяцы рыжая полевка во всех обследованных местообитаниях доминирует. Доля этого вида в составе населения

в разные месяцы бесснежного периода и на разных стационарах, по многолетним наблюдениям, колеблется от 55 до 85%. Сезонная динамика популяций рыжей полевки на разных стационарах имеет типичный для лесных полевков умеренной зоны вид (табл. 2).

Таблица 2  
Численность рыжих полевок (средняя многолетняя — над чертой)  
и ее изменчивость (под чертой)

Местообитание	Демографическая характеристика, %				Выживаемость за зиму, %
	Апрель	Июнь	Август	Октябрь	
Тулеский стационар: дубово-липовые леса	11,1/90,9	15,0/66,5	24,3/50,9	20,3/51,0	46,9
Марийский стационар: елово-липовые леса	11,2/87,8	16,9/110,3	34,9/55,1	20,9/63,7	48,3
березняки	3,4/120,7	9,8/116,0	21,6/66,5	11,0/115,7	30,9
зарастающая вырубка 1957 г.	5,2/89,4	12,8/95,7	23,0/68,4	18,2/74,7	28,6
зарастающая вырубка 1968 г.	2,3/153,6	5,3/159,5	15,7/86,8	13,2/90,3	17,4
Удмуртский стационар: липово-пихтово-еловые леса	6,3/70,8	12,8/93,6	21,0/54,7	13,7/75,9	47,5
Карельский стационар: ельники-зеленомошники	Июнь 2,0/98,9	Июль 2,8/102,7	Август 3,8/72,8	Сентябрь 9,2/107,1	31,3
лиственные и смешанные леса	1,3/135,5	1,8/113,9	4,1/136,5	7,7/126,5	22,7

Таблица 3  
Интенсивность размножения прибылых полевок  
(над чертой — самки, под чертой — самцы)

Местообитание	Демографическая характеристика, %			
	Апрель	Июнь	Август	Октябрь
Тулеский стационар: дубово-липовые леса	33,9/90,0	52,7/46,0	30,6/22,4	24,2/2,0
Марийский стационар: елово-липовые леса	—	67,5/36,5	20,4/5,9	12,6/3,2
березняки	—	51,1/40,7	26,3/1,6	7,7/5,3
зарастающая вырубка 1957 г.	—	61,8/27,9	18,8/6,3	19,8/0,0
зарастающая вырубка 1968 г.	—	50,0/57,1	26,1/5,0	12,3/0,0
Удмуртский стационар: липово-пихтово-еловые леса	55,0/59,3	38,8/27,1	17,4/8,4	6,5/0,2
Карельский стационар: ельники-зеленомошники	Июнь 36,9/87,0	Июль 44,4/72,7	Август 56,8/38,9	Сентябрь 21,9/3,8
лиственные и смешанные леса	12,9/98,9	54,4/99,4	33,3/70,0	51,4/1,1

Продолжительность сезона размножения и его интенсивность в различных географических зонах колеблются в довольно широких пределах (табл. 3). В большинстве случаев репродуктивно активные самки встречаются в течение 4—6 месяцев, но сроки, начала и окончания размножения сильно варьируют — коэффициент вариации этих показателей достигает 80%. Различия в сроках начала размножения и его интенсивности в разных местообитаниях приводят к существенным перестройкам возрастного состава населения (табл. 4). Животные, родившиеся в течение репродуктивного цикла, реализуют различные по-

пуляционные стратегии, поэтому соотношение их численностей в тот или иной момент времени во многом определяет динамику популяций.

Таблица 4

Оценки возрастного состава (над чертой — доля в популяции 3—6 мес. полевок, под чертой — доля 1—2 мес. зверьков)

Местообитание	Возрастной состав, %			
	Апрель	Июнь	Август	Октябрь
Тульский стационар: дубово-липовые леса . . . . .	5,4/11,7	8,0/62,0	28,4/65,0	54,7/42,9
Марийский стационар: елово-липовые леса . . . . .	—/11,3	20,1/55,6	32,7/62,5	65,5/32,5
березняки . . . . .	—/18,1	10,2/65,3	33,8/60,2	80,9/19,1
зростающая вырубка 1957 г. . . . .	—/29,5	14,1/62,5	37,4/54,8	70,9/29,1
зростающая вырубка 1968 г. . . . .	—/29,4	18,9/64,2	34,4/60,9	82,7/15,9
Удмуртский стационар: липово-пихтово-еловые леса	3,2/11,2	7,0/72,7	9,5/85,7	33,8/64,2
Карельский стационар: ельники-зеленомошники . . . . .	Июнь —/44,4	Июль —/72,5	Август 12,2/85,7	Сентябрь 29,4/74,2
лиственные и смешанные леса . . . . .	—/50,8	/67,8	14,0/83,3	31,4/66,7

Интенсивность размножения, скорость полового созревания, выживаемость и общий уровень численности популяций рыжей полевки определяются структурой и численностью населения в предыдущий и настоящий моменты времени, состоянием популяций симпатрических видов, метеорологическими условиями, кормовыми запасами и биологической спецификой сезонных генераций. В разные фазы репродуктивного цикла действие каждой группы факторов специфично. В начале сезона размножения определяющими численность перезимовавших и их зимнюю выживаемость являются погодные условия. Их вклад в общую объясняемую дисперсию возрастает в направлении с юга на север. В оптимуме ареала рыжей полевки в зоне широколиственных лесов (Тульский стационар) и таежной зоне (подтайга, южная тайга) погодные условия в осенне-зимний период могут объяснить от 37 до 52% изменений демографических показателей в апреле (табл. 5). В пессимуме ареала в подзоне среднетаежных лесов (Карельский стационар) роль климатических факторов значительно выше: они на 83% обуславливают состояние весенней популяции. Как в оптимуме, так и в пессимуме ареала действие погодных условий наиболее эффективно в «узкие» для популяции периоды (как правило, это периоды схода и формирования снежного покрова). Сам факт существования зависимости уровня численности и выживания перезимовавших полевок в осенне-зимний период от изменений погодных условий известен. Более того, неоднократно обсуждалось и то, что именно «узкие» для популяции периоды определяют выживаемость животных (Ивантер, 1975; Саулич и др., 1976; Чернявский, Ткачев, 1982; Окулова, 1986), но в перечисленных работах отсутствует процедура количественной относительной оценки эффективности воздействующих на популяцию факторов, а лишь констатируется наличие таких связей.

На Карельском стационаре весенняя численность рыжей полевки также главным образом определяется погодными условиями, среди которых доля объясняемой дисперсии, связанная с колебаниями количества осадков и температуры воздуха в сентябре, составляет 36%, а на долю изменений погодных условий в апреле и мае приходится 29% общей дисперсии, в то время как эффективность воздействия метеоро-

логических факторов в период сформированного снежного покрова (декабрь—февраль) на обилие перезимовавших не превышает 19%.

В оптимальной зоне изменчивость популяционных характеристик в начале сезона размножения не менее чем на 50% обусловлена колебаниями погодных условий, особенно в ноябре и марте (35 из 50%), когда формируется и исчезает снежный покров, и лишь 15% дисперсии характеристик популяции можно объяснить изменениями погодных условий в период сформированного снежного покрова.

Таблица 5

Оценка влияния факторов, воздействующих на размножение рыжей полевки (%)

Месяц	Факторы				Доля объясняемой дисперсии
	эндогенные в момент времени		экзогенные		
	предшествующий	настоящий	климатические	кормовые	
Тульский стационар					
Апрель	39,1	0,0	33,7	21,4	94,2*
Июнь	4,6	73,2	11,3	0,0	89,1*
Август	66,0	6,0	13,8	0,0	85,8
Октябрь	35,9	4,4	56,0	0,0	96,3*
Марийский стационар, елово-липовый лес					
Апрель	23,4	53,4	14,6	14,6	97,6*
Июнь	1,5	72,7	21,5	0,0	95,7*
Август	16,6	58,7	16,0	0,0	91,3*
Октябрь	48,7	0,8	37,0	0,0	86,5
Марийский стационар, вырубка					
Апрель	39,4	0,0	48,7	3,0	91,1*
Июнь	0,9	70,8	14,7	0,0	86,5
Август	8,3	22,7	8,9	0,0	39,9
Октябрь	15,0	20,4	12,4	0,0	47,9
Удмуртский стационар					
Апрель	38,8	8,3	43,7	3,3	94,0*
Июнь	0,0	72,0	0,1	0,0	72,1
Август	31,2	56,3	1,4	0,0	88,9*
Октябрь	32,9	56,5	7,1	0,0	96,5*
Карельский стационар					
Июнь	12,3	0,0	83,3	0,0	96,5*
Июль	15,6	66,9	5,4	0,0	87,9*
Август	25,7	19,9	28,8	0,0	73,8

\* Объясняемые дисперсии статистически достоверны ( $q=0,05$ ).

По аналогии с обнаруженными различиями в эффективности действия погодных условий в центре и на периферии ареала рыжей полевки можно было ожидать сходных реакций популяций, обитающих в пределах одной широтной зоны на оптимальных и пессимальных участках. На примере Марийского стационара мы видим, что вклады погодных условий в формирование весенней численности и зимней выживаемости рыжей полевки для коренных елово-липовых лесов (оптимальное местообитание) и вырубок (пессимальный биотоп) довольно близки (53,4 и 48,7%). На этом основании можно утверждать, что уровень влияния погодных условий на состояние популяций рыжей полевки весной связан не со степенью укрытости биотопа, его кормностью и другими экологическими условиями (качеством местообитания), а с глобальными климатическими явлениями, характерными для каж-

дой географической широты. Так, Карелии свойственна высокая степень циклоничности, сопровождающаяся высоким уровнем изменчивости погодных условий. Зимой оттепели часто сменяются морозами и снегопадами, что, с одной стороны, определяет высокую смертность зверьков, а с другой — обуславливает более жесткую зависимость популяционных процессов от колебаний зимних температур воздуха, количества осадков и толщины снежного покрова. В центральных районах СССР климат близок к континентальному, изменчивость погодных условий значительно ниже, кроме того, катастрофические явления (резкие оттепели и заморозки) нечасты, что, вероятно, и определяет меньшую степень зависимости популяционных процессов от погодных факторов.

Кормовые условия, особенно в зимний период (количество семян основных лесообразующих пород), в оптимальной зоне ограничивают численность популяции; уровень их воздействия для разных стационаров лежит в пределах 3,0—21,4%. На население Карельского стационара кормовые условия практически не оказывают влияния. Вероятно, в пессимуме ареала, где обилие полевков низко, пищевые потребности популяции хорошо согласуются с ресурсами среды.

Помимо погодных и кормовых условий, демографические характеристики популяции весной определяются также численностью населения, возрастным составом и интенсивностью размножения полевков осенью предыдущего года, т.е. тем качественным составом населения, которым завершился предыдущий цикл размножения. В оптимуме ареала состояние популяции предшествующей осенью определяет от 23 до 40% общей изменчивости весенней численности и уровня выживания зверьков, а в пессимуме их вклад не превышает 11%.

Последняя группа воздействий на популяцию — численность и состав населения в исследуемый момент времени (плотностно-зависимые факторы). Весной численность населения низка, и поэтому для всех обследованных участков вклад этих факторов в регулирование поговья полевков не превышает 8%. Одной из причин низких весенних численностей, как мы видели, является высокая смертность полевков в осенне-зимний период (Ивантер, 1975; Сафронов, 1980; Окулова, 1986; Жигальский, Бернштейн, 1986, 1989; Vujalska, 1985). В карельской популяции зиму переживают только 30% зверьков, а в благоприятных местообитаниях (Тульский, Удмуртский и Марийский стационары) — около половины зверьков, уходящих в зиму.

Различия в уровне зимней смертности в оптимальных и пессимальных участках ареала приводят к существенным различиям в весенней численности, что в совокупности со структурными перестройками населения полевков осенью предыдущего года определяет сезонную динамику популяций (Жигальский, 1988; Vujalska, 1985; Bernshtein et al., 1989). Кроме того, следует отметить, что низкой репродуктивной активности полевков весной, вне зависимости от географической широты их обитания, предшествует высокая осенняя численность, значительное количество полевков раннелетних пометов и большая доля неразмножающихся животных в конце предыдущего цикла размножения (Bernshtein et al., 1989). Такое сочетание популяционных характеристик свойственно периодам высокой численности (Окулова, 1986; Жигальский, 1988; Vujalska, 1985). Пресс численности и низкие температуры воздуха приводят к тому, что в популяции отбирается группа животных, имеющих низкий репродуктивный потенциал и высокий уровень смертности. Строго проследить причинно-следственные связи этих явлений на нашем материале не представляется возможным. Однако мы вправе считать, что структура популяции осенью предыдущего года определяет уровень функционирования популяции весной.

В фазу быстрого роста (первая половина лета, до сезонного пика численности) и в период относительно низких численностей снижается доля объясняемой дисперсии и возрастает влияние случайных воздействий во всех пяти анализируемых популяциях рыжей полевки. Даже на Карельском стационаре (в пессимуме ареала) 50% общей изменчивости популяционных характеристик приходится на плотно-зависимые факторы, действующие в настоящий момент времени, хотя ранее считалось, что в неблагоприятных условиях (на северных границах ареала) наибольшее влияние должны оказывать экзогенные факторы (Ивантер, 1975; Tast, Kalela, 1971; Henttonen, Hansson, 1984). Размножение перезимовавших полевок в это время не ограничено, а степень участия в размножении 3—6-месячных прибылых самок определяется главным образом эндогенными факторами, и ведущее место среди них занимают общая численность перезимовавших, численность и доля беременных самок, т. е. зверьков, обладающих собственной территорией. Роль прибылых полевок в регуляции репродуктивной активности популяции значительно ниже. Но если доля участвующих в размножении самок в основном определяется численностью и составом населения в настоящий момент времени, то половое созревание молодых полевок — состоянием популяции как в настоящий, так и в предыдущие моменты времени.

Механизм воздействия высоких плотностей, сложившихся в данный момент времени, на скорость полового созревания молодых зверьков достаточно хорошо исследован в популяционной биологии (Кошкина, 1965; Ивантер, 1975; Чернявский, Ткачев, 1982; Вујальска, 1985; Christian, 1970) и во многом понятен, тогда как механизм изменения скорости полового созревания в зависимости от флуктуаций численности и структуры населения в предшествующие моменты времени следует обсуждать лишь предположительно. Различным предшествующим демографическим ситуациям в популяции сопутствует дифференциация роста и развития молодых самок (Медведев и др., 1983; Thompson, 1957; Mc Carty, Southwick, 1979; Ingeborg, Yonathan, 1985), в результате чего селективное преимущество получают определенные генотипы, что, по видимому, приводит к изменению соотношения быстро и медленно созревающих самок (Chitty, 1967; Krebs et al., 1973; Krebs, 1978).

Погодные условия в фазу быстрого роста (май, июнь и июль) оказывают очень слабое воздействие на популяционные процессы: их вклад в дисперсию репродуктивной активности для разных местообитаний находится в пределах 0,1—21,5% (см. табл. 5), причем ни пессимальные местообитания, расположенные в одной географической зоне, ни периферические зоны ареала рыжей полевки не составляют исключения.

Во время сезонного пика (в средних широтах — август, а в Карелии — июль) и закономерного сезонного снижения активности размножения наряду с высокой регуляционной эффективностью изменений структуры и обилия населения в момент исследования возрастает роль популяционных ситуаций в предыдущие месяцы. На молодых 1—2-месячных полевок значительно больше влияют изменения численности и структуры населения в июне и июле, чем колебания этих параметров в августе. Кроме того, предшествующие состояния популяции оказывают значительно меньшее влияние на полевок раннелетних пометов, чем на зверьков позднего рождения. Основную регулирующую функцию в это время выполняют общее обилие и численность размножающихся полевок (в основном 3—6-месячного возраста), а также возрастной состав и активность размножения самок в июне и июле. Количество осадков и температура воздуха также влияют на состояние популяции, но их вклад, как и в июне и июле, незначителен и для различных характеристик популяций, обитающих в разных географиче-



ских зонах, не превышает 16%; даже в пессимуме ареала их вклад в общую изменчивость равен 5% (фенологически июль в Карелии подобен августу в средней полосе). Существенных количественных различий в распределении вкладов предшествующих демографических ситуаций, состояния популяции в настоящий момент времени и погодных условий во время сезонного пика численности в формирование структуры и обилие полевков, обитающих в разных географических зонах, не обнаружено.

Во второй половине лета (после сезонного пика) стратегия популяции — снижение репродуктивной активности и формирование группы животных, уходящих в зиму и служащих основой нового цикла размножения. Поэтому на процессы размножения в это время, помимо уже описанных воздействий, накладывается еще и замедление полового созревания полевков, связанное с биологической спецификой зверьков позднелетнего рождения (Шварц и др., 1964; Bujalska, 1983; Gliwicz, 1983).

Совершенно очевидно, что сезонное снижение активности размножения главным образом определяет репродуктивный потенциал, а высокие уровни поголовья и неблагоприятные условия осени лишь ускоряют этот процесс. В популяции к концу сезона размножения накапливаются неполовозрелые зверьки позднелетних пометов, и поэтому основной потенциальный прирост населения дают перезимовавшие и животные раннелетних генераций (3—6 мес.). Вероятно, вследствие этого еще больше снижается роль численности и состава популяции в настоящий момент времени и значительно возрастает влияние предыдущих состояний популяции. Но такая иерархия факторных нагрузок внутри группы эндогенных воздействий характерна для рыжей полевки, обитающей в коренных местообитаниях оптимума ареала (см. табл. 5).

В пессимальной зоне и во вторичных (обедненных) местообитаниях численность полевков в конце репродуктивного периода не достигает высокого уровня, размножение в популяции продолжается дольше, и, вероятно, поэтому роль плотностно-зависимых механизмов (в настоящий момент времени) в регуляции интенсивности демографических процессов еще достаточно высока. Кроме того, осенью возрастает изменчивость погодных условий, кормовой базы, численности симпатрических видов и других характеристик среды, что в свою очередь отражается на снижении доли объясняемой дисперсии и увеличении влияния на репродуктивную активность случайных воздействий. Во второй половине лета и, особенно, осенью изменения температур воздуха и осадков вновь начинают играть заметную роль в процессах размножения, определяя как его интенсивность, так и половое созревание молодых полевков. Причем возрастание эффективности воздействия погодных условий практически не зависит от типа местообитания и его географического расположения.

Реакция прибылых самцов на изменения предшествующих и настоящих состояний популяции, погодных и кормовых условий несколько иная, чем у самок. Наиболее существенные смещения в распределении эффектов воздействующих факторов связаны с возрастанием вкладов численности и состава населения в предыдущие моменты времени и снижением роли плотностно-зависимых механизмов в настоящий момент времени. Жизнедеятельность самцов в большей степени, чем самок, зависит от колебаний температур воздуха и количества осадков. Но важнейшими факторами, регулирующими жизнедеятельность самцов во всех исследованных популяциях рыжей полевки, как и для самок, остаются эндогенные.

Таким образом, численность рыжей полевки находится под контролем большого числа факторов, среди которых наиболее существен-

ны демографический состав популяции в предыдущий и настоящий моменты времени, состояние популяций совместно обитающих видов, а также погодные и кормовые условия зимнего периода. Иерархия их вкладов в изменения численности и структуры популяции определяется качеством местообитаний, положением популяции в ареале вида и сезоном года. Используя многофакторную идеологию динамики популяции, регулирование ее численности можно представить в следующем виде.

Пространственная структура популяции, и в частности величина индивидуального участка, служит той базой, на которой строится все здание популяционной регуляции (Наумов, 1951, 1963; Никитина, Меркова, 1963). При низких уровнях обилия полевых площадей индивидуальных участков максимальны, а плотность их «упаковки» низка, меньше и частота контактов между животными, поэтому размножение в популяции практически ничем не ограничено, выживаемость полевок высока, поголовье популяции растет с наибольшей для данных условий скоростью. Подобная ситуация характерна для начала сезона размножения и для популяций с низким уровнем численности. В процессе размножения численность полевок увеличивается, возрастает и плотность «упаковки» индивидуальных участков, растет частота контактов между отдельными животными, обостряются антагонистические отношения, нарастает уровень стресса, что в свою очередь ведет к снижению жизнеспособности полевок и уменьшению воспроизводства (удлинение срока полового созревания, изменение цикла течки, неэффективное оплодотворение, резорбция эмбрионов) и как результат этих процессов — снижение скорости роста населения (Кошкина, 1965, 1967; Ивантер, 1975; Жигальский, Бернштейн, 1989; Christian, 1950, 1970).

Для обследованных популяций рыжей полевки роль плотностно-зависимых механизмов достаточно велика: на их долю приходится до 70% объясняющей популяционные процессы дисперсии, за исключением зимнего периода и начала сезона размножения, когда вклады эндо- и экзогенных факторов в регулирование численности примерно равны. Даже в пессимуме ареала, где поголовье полевок не очень велико, интенсивность популяционных процессов в основном определяется внутривидовыми факторами. В связи с этим роль миграции в динамике мелких млекопитающих следует пересмотреть, так как, помимо генетического (информационного) аспекта, оно имеет вторичное значение. Потоки эмиграции и иммиграции примерно равны и не превышают уровня, на котором они способны в значительной степени воздействовать на численность и структуру популяции (Иванкина, 1987; Nestbeck, 1982; Vujalska, 1985). Поэтому можно считать, что на первом этапе регулирования численности реакция популяции на нарушение баланса между возможностями местообитания и обилием населения устраняется в основном посредством плотностно-зависимых механизмов.

На втором этапе под действием внутривидовых механизмов (избирательная элиминация и снижение репродуктивной активности) происходит перестройка структуры популяции, которая настраивает популяционные процессы на новый уровень функционирования и, более того, может служить 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 (Шварц и др., 1957; Chitty, 1967; Krebs, 1974; Boonstra, 1987).

Итак, максимальные влияния воздействующих на мелких млекопитающих факторов разделены во времени, вне зависимости от местоположения популяции в ареале вида и качества биотопа. В осенне-зимний период и в начале сезона размножения большую роль играют эк-

зогенные факторы, а в течение репродуктивного цикла — эндогенные.

Институт экологии растений  
и животных УрО РАН

Поступила в редакцию  
6 февраля 1992 г.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Брусилковский П. М. Коллективы предикторов в экологическом прогнозировании. — Саратов: Саратовский ун-т, 1987. — 104 с.
- Жигальский О. А. Закономерности чередования лет различных динамик в популяции рыжей полевки. — В кн.: Анализ и прогноз многолетних временных рядов. Новосибирск, 1988, с. 157—161.
- Жигальский О. А., Бернштейн А. Д. Популяционные факторы регуляции размножения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*). — ДАН СССР, 1986, 291, № 1, с. 250—252.
- Жигальский О. А., Бернштейн А. Д. Анализ факторов, определяющих численность и структуру населения рыжей полевки. — ДАН СССР, 1989, 305, № 6, с. 1509—1511.
- Ивантер Э. В. Популяционная эволюция мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. — Л.: Наука, 1975. — 234 с.
- Иванкина Е. В. Динамика численности и структура населения рыжей полевки в Подмосковье: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1987. — 22 с.
- Кошкина Т. В. Плотность популяции и ее значение в регуляции численности красной полевки. — Бюл. МОИП, Отд. биол., 1965, 70, вып. 1, с. 5—19.
- Кошкина Т. В. Экологическая дифференциация вида на примере красной полевки тайги Салаирского кряжа. — Acta theriol., 1967, 12, № 1, с. 152—157.
- Кошкина Т. В. Популяционная регуляция численности у грызунов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — Свердловск, 1974. — 59 с.
- Кучерук В. В. Количественный учет важнейших видов вредных грызунов и землероек. — В кн.: Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М., 1952, с. 9—46.
- Медведев В. С., Савченков Ю. И., Солдатов О. Г., Венгер Т. Ф. Влияние экстремизации факторов среды на репродуктивную функцию и приспособленность потомства у млекопитающих. — В кн.: Териологические исследования в Якутии. Якутск, 1983, с. 84—91.
- Наумов Н. П. Новый метод изучения экологии мелких лесных грызунов. — М.: МОИП, 1951, вып. 4, с. 3—21.
- Наумов Н. П. Экология животных. — М.: Изд. МГУ, 1963. — 618 с.
- Никитина Н. А., Меркова М. А. Использование территории мышами и полевыми мечами по данным мечения. — Бюл. МОИП, Отд. биол., 1963, 68, вып. 5, с. 18—36.
- Окулова Н. М. Биологические взаимосвязи в лесных экосистемах (на примере природных очагов клещевого энцефалита). — М.: Наука, 1986. — 248 с.
- Поллард Д. Х. Справочник по вычислительным методам статистики. — М.: Финансы и статистика, 1982. — 344 с.
- Саулич М. И., Сергеев Г. Е., Васильев С. В., Гладкина Т. С. Корреляционный прогноз численности общественной полевки (*Microtus socialis* Pall.) в Азербайджанской ССР и обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pall.) в Калининградской области РСФСР. — Труды ВИЗР, 1976, вып. 50, с. 116—138.
- Сафронов В. М. Динамика зимней смертности лесных полевок в центрально-якутской тайге. — В кн.: Механизмы регуляции численности леммингов и полевок на Крайнем Севере. Владивосток, 1980, с. 104—109.
- Тупикова Н. В., Сидорова Г. А., Коновалова Э. А. Определитель возраста лесных полевок. — В кн.: Фауна и экология грызунов. М., 1970, вып. 9, с. 160—167.
- Ферстер Э., Ренц Б. Методы корреляционного и регрессионного анализа. — М.: Финансы и статистика, 1983. — 302 с.
- Чернявский Ф. Б., Ткачев А. В. Популяционные циклы леммингов в Арктике. Экологические и эндокринные аспекты. — М.: Наука, 1982. — 162 с.
- Шварц С. С., Ищенко В. Г., Овчинникова Н. А. и др. Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов. — Журнал общ. биол., 1964, 25, № 6, с. 417—433.
- Шварц С. С., Павлинин В. Н., Сюзюмова Л. М. Теоретические основы построения прогнозов численности мышевидных грызунов в лесостепном Зауралье. — Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1957, вып. 58, с. 3—59.
- Alibhai S. K. Effects of diet on reproductive performance of the Bank vole (*Clethrionomys glareolus*). — J. Zool., 1985, 205, N 3, p. 445—452.
- Bernshtein A. D., Zhigalsky O. A., Panina T. V. Multi-annual fluctuations in the size of a population of the bank vole in european part of the Soviet Union. — Acta theriol., 1989, 34, N 30, p. 409—438.
- Boonstra R., Voag P. T. A test of the Chitty hypothesis: inheritance of life-history traits in meadow voles *Microtus pennsylvanicus*. — Evolution (USA), 1987, 41, N 5, p. 929—947.

- Bujalska G. Ecological structure of the population. Sex ratio. — *Acta theriol.*, 1983, 28, N 1, p. 103—111.
- Bujalska G. Fluctuations in an island bank vole population in the light of the study on its organization. — *Acta theriol.*, 1985, 30, N 1, p. 3—49.
- Chitty D. Mortality among voles (*Microtus agrestis*) at Lake Vyrnwy, Montgomeryshire, in 1936—9. — *Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B* 236, 1952, p. 505—552.
- Chitty D. The natural selection of self-regulatory behaviour in animal populations. — *Proc. Ecol. Soc. Aust.*, 1967, 2, p. 51—78.
- Christian J. J. The adrenal-pituitary system and population cycles in mammals. — *J. Mammal.*, 1950, 31, N 3, p. 241—259.
- Christian J. J. Social subordination, population density, and mammalian evolution. — *Science*, 1970, 168, N 3927, p. 84—90.
- Gliwicz J. Age structure. — *Acta theriol.*, 1983, 28, N 1, Suppl., p. 111—117.
- Hansson L. On the importance of landscape heterogeneity in northern regions for the breeding population densities of homeotherms: A general hypothesis. — *Oikos*, 1979, 33, p. 182—189.
- Hansson L., Henttonen H. Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover. — *Oecologia*, Berlin, 1985, 67, N 3, p. 394—402.
- Henttonen H. Predation causing extended low densities in microtine cycles: Further evidence from shrew dynamics. — *Oikos*, 1985, 45, N 1, p. 156—157.
- Henttonen H., Hansson L. Interspecific relations between small rodents in European boreal and subarctic environments. — *Acta Zool. Fennica*, 1984, 172, p. 61—65.
- Hestbeck Jay B. Population regulation of cyclic mammals: the social fence hypothesis. — *Oikos*, 1982, 39, N 2, p. 157—163.
- Ingeborg W. Z., Yonathan R. Prenatal stress and prepuberal social rearing conditions interact to determine sexual behavior in male rats. — *Behav. Neurosci.*, 1985, 99, N 2, p. 301—309.
- Kalela O. Seasonal trends in the sex ratio of the greysided vole, *Clethrionomys rufocanus* (Sund.). — *Ann. Acad. Zool. Fenn.*, 1971, 8, N 4, p. 452—455.
- Krebs C. J., Gaines S., Keller L., Tomarin H. Population cycles in small rodents. — *Science*, 1973, 180, N 4020, 179 p.
- Krebs C. J. A review of the Chitty Hypothesis of population regulation. — *Can. J. Zool.*, 1978, 56, N 12, p. 2463—2480.
- Krebs C. J., Myers J. H. Population cycles in small mammals. — *Adv. Ecol. Res.*, 1974, 8, p. 267—399.
- McCarty R., Southwick C. H. Parental environment: effects on survival, growth and aggressive behaviors of 2 rodent species. — *Develop. Psychobiol.*, 1979, 12, N 3, p. 269—279.
- Poulet A. R. The ecological basis of forecasting rodent outbreaks in a Sahelian agrosystem. — *Acta Zool. Fennica*, 1985, N 173, p. 107—111.
- Tast J., Kalela O. Comparison between rodent cycles and plant production in Finnish Lapland. — *Ann. Acad. Sci. Fenn., Ser. AIV, Biol.*, 1971, 186, 14 p.
- Thompson W. G. Influence of prenatal maternal anxiety on emotionality in young rats. — *Science*, 1957, 125, p. 698—707.

УДК 574.34 : 574.36 : 595.771

## ЭКОЛОГИЯ КРОВСОСУЩИХ КОМАРОВ: ПОПУЛЯЦИОННЫЕ И БИОЦЕНОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ<sup>1</sup>

Н. В. Николаева

Приводится критический обзор публикаций по вопросам экологии популяций и сообществ кровососущих комаров (Diptera, Culicidae). Подчеркивается принципиальное значение выбора адекватной методологии для изучения популяционных и биоценологических процессов в естественных и антропогенных ландшафтах. Обсуждаются факторы, влияющие на формирование демографических характеристик, и концепции динамики популяций комаров.

Более 30 лет минуло со времени выхода в свет работ В. Н. Беклемишева (1959, 1960), в которых были сформулированы представления о популяционной структуре видов кровососущих двукрылых, а также намечены подходы к оценке биоценологической роли этих насекомых.

<sup>1</sup> Посвящается памяти В. Н. Беклемишева.