

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Институт экологии растений и животных

На правах рукописи
УДК 574:591.526:599.323.4

ЖИГАЛЬСКИЙ
Олег Антонович

МЕХАНИЗМЫ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ МЕЛКОИХ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ

03.00.16 - экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Свердловск - 1989

Работа выполнена в Институте экологии растений и животных Уральского отделения АН СССР.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,

профессор ИВАНТЕР Э.В.

доктор биологических наук,

ГИЛЕВА Э.А.

доктор биологических наук,

профессор ШЛЯХТИН Г.В.

Ведущая организация: Институт эволюционной морфологии и экологии им. А.Н. Северцова АН СССР.

Задита состоится "3" апреля 1990 г.

в 13 часов на заседании специализированного совета

Д.002.06.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени

~~кандидатом наук по биологии растений и животных~~

620008, г. Свердловск,

в библиотеке Института
и.р.

апрель 1990 г.

М.Г. Нифонтова



ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Исследование процессов, развивающихся на популяционном уровне и имеющих в своей основе механизмы, обеспечивающие приспособительное регулирование численности популяции в меняющихся условиях, является одной из главных задач современной экологии. Ее актуальность, с одной стороны, диктуется запросами практической эпидемиологии, лесоведения, биоценологии и является ключевым моментом в разработке принципов рационального природопользования, а с другой – определяется потребностями теории эволюции.

За последние десятилетия накоплен обширный материал по этологии, пространственному распределению, популяционной экологии и динамике населения многих видов грызунов в условиях эксперимента и в природе. В то же время не решен вопрос о том, какие изменения в популяции связаны с проявлением внутрипопуляционных регуляторных механизмов, а какие обусловлены непосредственным действием внешних факторов. Такое положение объясняется реальной сложностью популяционных явлений и целым рядом методологических причин, на первое место среди которых следует поставить недостаточную адекватность используемых методов учета и слабо разработанную математическую систему оценивания численности и структуры населения. Одна из основных причин отсутствия строгой научной теории регулирования численности популяций – малочисленность долговременных стационарных наблюдений, во время которых регистрировали бы не только численность, но и демографическую структуру населения. Еще меньше исследований, в которых бы одновременно изучали демографические характеристики популяции и условия обитания (погодные, кормовые, обилие хищников и др.). Развитие общей концепции популяционной регуляции тормозится еще и тем, что боль-

шинство исследователей пытается объяснить все многообразие популяционных процессов действием какой-либо одной группы факторов. Приверженность к однофакторным гипотезам, объясняющим причины колебаний численности популяций, как справедливо отмечают Хенттон и Хансон (1984), связана с тем, что гипотезы одного фактора легче поддаются проверке и хорошо биологически интерпретируемы.

В последние годы многие экологи отказываются от поиска единого фактора, определяющего динамику численности, и склоняются к признанию существования многофакторной системы ее регулирования. Сейчас не вызывает сомнения, что популяционные процессы определяются действием эндо- и экзогенных факторов (Шварц, 1969, 1980; Lidicker, 1973, 1978, 1987; Ивантер, 1975; Шилов, 1977; Соколов и др., 1986). Многофакторная теория обладает целым рядом преимуществ по сравнению с однофакторными концепциями, но и она не всегда может дать полное описание популяционной динамики.

Многофакторный подход требует для своей реализации большого объема информации не только по общей численности населения, но и его структуре, а также параллельного учета изменений, происходящих в среде обитания популяции. Для того, чтобы результаты подобного исследования не были описанием частного явления, характерного для популяции животных одного вида, обитающей в конкретных географических и биотических условиях, необходимы наблюдения в нескольких функционально различных участках ареала (центр и его периферия), а также в качественно различных (оптимальные и пессимальные) местообитаниях в пределах одной широтной зоны. Поэтому следующий шаг в познании популяционных явлений возможен лишь при наличии комплексных долговременных стационарных наблюдений и использовании для их анализа современных статистических процедур и математического моделирования. Только в этом случае можно перейти от качественного описания популяционных явлений к их количественной оценке.

Цель и задачи исследования. Основная цель исследования - многофакторный анализ механизмов, определяющих численность и структуру популяций мелких млекопитающих, обитающих в различных частях ареала, и оценка распределений эффектов эндо- и экзогенных факторов, действующих на население полевок. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- получить количественное комплексное описание многолетней динамики у модельных видов полевок в различных частях их ареала;
- по комплексу популяционных характеристик исследовать взаимосвязи сезонной и многолетней динамики популяций и оценить их значение в организации популяционного цикла;
- оценить влияние эндо- и экзогенных факторов в изменении популяционной динамики представителей рода *Clethrionomys*;
- изучить закономерности распределения эффектов эндо- и экзогенных воздействий в разные фазы репродуктивного цикла;
- исследовать внутриональные особенности и географическую специфику влияния эндо- и экзогенных факторов на интенсивность популяционных процессов.

Основные результаты и их научная новизна. Для решения поставленных задач нами использованы материалы многолетних стационарных наблюдений за комплексом внешних условий и состоянием популяций трех видов лесных полевок в шести функционально различных местообитаниях.

В работе впервые в практике экологического исследования установлено, что основное влияние на демографические процессы полевок вне зависимости от местоположения популяции в ареале вида на протяжении всего сезона размножения оказывают плотностно-зависимые механизмы регуляции. Экзогенные (кормовые и погодные) факторы выступают в качестве воздействий, ограничивающих рост населения, и наиболее эффективны в "узкие" для популяции периоды. Усиление

их роли на периферии ареала происходит именно в это время. По комплексу демографических характеристик выделены типичные сезонные динамики и описаны закономерности переходов одного типа в другие, оценено их значение в организации популяционных циклов.

Кроме того, выявлено, что в зоне оптимума одного вида другой вид, помимо прочих воздействий, испытывает на себе еще и влияние доминирующего вида. Показано, что нециклические популяции ряжей полевки обитают в центральной части ареала, а циклические - на его периферии, вне зависимости от того, оптимальные или пессимальные биотопы они занимают. Нарушение цикличности в среднеширотной зоне обусловлено повышением частоты лет, относящихся к "среднему" и "высокому" типам сезонной динамики. На основе многолетних наблюдений и их анализа показано, что существующие концепции регуляции численности не противоречат друг другу, а взаимодополняются и в своей совокупности позволяют более точно и полно описать закономерности популяционной динамики.

Практическая значимость результатов и их реализация. Результаты исследований используются в качестве методологической основы в популяционных исследованиях в Институте медицинской паразитологии и тропической медицины им. Е.И. Марциновского МЗ СССР, в Институте зоологии им. И.П. Шмальгаузена АН УССР, в Среднеазиатском научно-исследовательском противочумном институте. Кроме того, результаты работы включены в спецкурсы "Териология", "Экологическое прогнозирование" и "Методики зоологических исследований" биологических факультетов Кабардино-Балкарского, Томского и Саратовского государственных университетов в следующие разделы: учение о популяции; механизмы регуляции численности мелких млекопитающих; моделирование экосистем; методика учета наземных позвоночных; изучение структуры популяций мелких млекопитающих.

Выявленные закономерности чередования лет, относящихся к

различным типам сезонных динамик, предложены для использования в качестве методологической основы прогноза численности мелких млекопитающих в республиканских санитарно-эпидемиологических станциях Марийской и Удмуртской АССР. Способ оценки эффектов факторов, действующих на популяции млекопитающих, предложен для практического применения при разработке рекомендаций по охране, стабилизации и увеличению численности хозяйствственно-значимых видов животных.

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались и обсуждались на научных конференциях Института экологии растений и животных УрО АН СССР (1976, 1977, 1980, 1981, 1982, 1983, 1986–1989 гг.), на У Всеобщей конференции по экологической физиологии, биохимии и морфологии (Фрунзе, 1977), на Всеобщей конференции "Экология, методы изучения и организация охраны млекопитающих горных областей" (Нальчик, 1977), на III Всеобщей конференции по количественным методам и экологии животных (Ленинград, 1980), У–УП Всеобщих совещаниях по грызунам (Саратов, 1980; Ленинград, 1984; Нальчик, 1988), на конференции научно-практических работников санитарно-эпидемиологической службы (Свердловск, 1981), IУ Всеобщей школе–семинаре "Применение математических методов для описания и изучения физико-химических равновесий (Иркутск, 1982), III и IV съездах Всеобщего териологического общества (Москва, 1982, 1986), на Всеобщей конференции "Анализ и прогноз многолетних временных рядов" (Новосибирск, 1988), а также в Институте экологии ПАН (Варшава, 1988).

Публикации. Основное содержание диссертации опубликовано в 41 работе.

Объем и структура диссертации. Рукопись диссертации состоит из введения, семи глав, заключения, выводов, списка литературы и

приложения. Общий объем работы 402 страниц, в том числе 264 страниц машинописного текста, 60 таблиц, 19 рисунков и 47 страниц приложений. В списке цитируемой литературы 407 названий, в том числе 209 – на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИИ

Во введении характеризуются цели и задачи исследования, обоснованы его актуальность и практическое значение.

Глава I. Проблемы динамики численности мелких млекопитающих, ее научные и прикладные аспекты (анализ литературы)

За последние 60 лет исследований, посвященных анализу взаимодействия динамики популяции и факторов, определяющих ее ход, накоплены обширные и разнообразные данные о характере изменений численности ряда видов мелких млекопитающих с разными социодемографическими системами, обитающих в различных географических, климатических и биоценотических условиях. Достаточно подробный анализ имеющихся материалов о действии различных факторов на популяционную динамику проведен в целом ряде монографических работ и поэтому не входит в задачу нашего исследования. Мы остановимся лишь на общих концепциях.

Существующие гипотезы о механизмах регулирования численности в популяциях мелких млекопитающих можно разделить на две группы. Первая – гипотезы, согласно которым процессы рождаемости и смертности, формирующие динамику численности, определяются внешними по отношению к популяции факторами, и в первую очередь метеорологическими условиями и кормовой базой. Популяция в таком случае представляет собой пассивный объект, подвергающийся тем или иным воздействиям извне (Elton, 1924; Кошков, 1933; Свириденко, 1934, 1968; Формозов, 1947; Наумов, 1948, 1965).

В основе второй группы гипотез лежат представления о террито-

риальных взаимоотношениях и различиях животных, составляющих популяцию. Динамика ее демографических показателей определяется плотностью населения и степенью ее соответствия ресурса: места обитания. Показано нарастание уровня стресса при увеличении плотности, что в свою очередь ведет к увеличению смертности животных и снижению репродуктивного потенциала популяции. Изменения демографической структуры и численности популяции в ответ на увеличение плотности реализуются через преобразование физиологического статуса животных, приспособительное значение которого заключается в приведении численности в соответствие с условиями среды. (Шварц, 1965, 1980; Кошкина, 1965, 1967; Большаков, 1962, 1972; Ивантер, 1975; Шилов, 1977; Башенина, 1977; Чернявский, Ткачев, 1982; Окулова, 1986; Christian, 1950, 1971; Christian, Davis, 1964; Chitty et al., 1968; Krebs, 1970). Некоторые исследователи склонны преувеличивать роль авторегуляции, другие же считают, что в природе численность популяции, как правило, не достигает критического уровня, при котором "включаются" плотностно-зависимые механизмы. По их мнению, подъем численности грызунов купируется внешними факторами среды.

Не вызывает сомнения, что популяционные процессы тесно связаны с условиями среды обитания (климат, почвы, растительность и т.д.). Очевидно и то, что огромную роль играют также биологические особенности популяций, их потребности и возможности (тип питания, половозрастной состав, интенсивность размножения, динамика численности и др.) При взаимодействии этих групп явлений формируется определенный тип динамики популяции. Вероятно, подобные взаимоотношения сложились исторически, и в конечном итоге они отражают путь наиболее оптимального использования всего комплекса внешних условий при полной реализации возможностей популяции. Следовательно, демографические процессы в популяциях мелких млекопитаю-

щих определяются совокупным действием эндо- и экзогенных факторов. Поэтому вполне естественно, что многие экологи склоняются к признанию существования многофакторной системы регуляции поголовья и структуры населения животных.

Число исследований, в основе которых лежит многофакторная идеология, растет, однако до последнего времени она не нашла широкого применения, так как суть концепции требует длительных разносторонних наблюдений и использования аппарата открытых систем, что делает этот подход не всегда доступным. Это и достоинство и недостаток полифакторного описания, но совершенно очевидно, что такой подход обладает большими разрешающими возможностями по сравнению с монофакторным описанием.

Глава 2. Материал и методы исследования

Анализ демографических процессов в популяциях рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Sch., 1780) проведен на основе многолетних наблюдений в пяти географически разобщенных точках, а красной (*Clethrionomys rutilus* Pall., 1778) и красно-серой (*Clethrionomys ruf canus* Sund., 1846) полевок – на территории одного стационара.

Согласно современным теоретическим представлениям, динамика лесных полевок должна существенно различаться в зависимости от того, в какой части ареала обитает популяция (центр или его периферия) и какой по качеству биотоп она занимает (оптимальный или пессимальный). Выбор местоположения каждого стационара осуществлен в соответствии с задачами исследования географических и биотических особенностей демографии лесных полевок.

Тульский стационар расположен в зоне широколиственных лесов в оптимальной для рыжей полевки области. Удмуртский, Марийский и Карельский стационары расположены в таежной зоне, но в разных подзонах. На Удмуртском стационаре преобладают липово-пихтово-еловые

подтаежные леса, и он также может быть отнесен к оптимуму ареала. На Марийском стационаре популяционную динамику рыжей полевки исследовали на пяти различающихся по составу растителю участках: коренные спелые 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. Западно-Саянский стационар находится в подзоне горно-таежных темнохвойных лесов. На его территории доминируют красная и красно-серая полевки.

В основу работы положены наблюдения и сборы, выполненные автором диссертации (1976–1982 гг., Южный Урал), а также материалы многолетних исследований, любезно переданных в наше распоряжение А.Д.Бернштейн (Тульский и Удмуртский стационары), В.А.Корнеевым (Марийский стационар), Т.В.Ивантер (Карельский стационар) и Р.Л.Намовым (Западно-Саянский стационар). Объем используемых в диссертации материалов приведен в табл. I.

Таблица I
Объем используемого материала

Стационары	Годы (число лет наблюдений)	Количество	
		ловушко/суток	отловл. зверьков
Карельский	1966–1987 (22)	71500	1100
Иремельский	1978–1982 (4)	16000	1000
Удмуртский	1973–1985 (13)	20000	2500
Марийский	1972–1987 (16)	25000	3000
Тульский	1966–1980 (15)	91000	13500
Западно-Саянский	1965–1983 (19)	200000	8300
Всего		423000	29400

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

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

Состояние популяции описывали двумя группами показателей: по относительной численности – общей и различных половозрелых групп (число особей на 100 ловушек/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. Общее число популяционных показателей – 50.

Перечень факторов, определяющих уровень функционирования популяций лесных полевок, 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). Общее количество анализируемых факторов более 30.

Для анализа демографической структуры вычисляли средние значения характеристик популяции и степень их изменчивости. Достоверность различий в уровнях средних проверяли при помощи десперсионного анализа и метода множественных сравнений Шаффе. Выводы относительно значимости долей в совокупности и сравнение долей, принадлежащих к разным генеральным совокупностям, проводили по методу

выборочных долей (Гласс, Стенли, 1976; Поллард, 1982).

Для проверки полученных результатов и повышения их надежности параллельно использовали два принципиально разных метода: метод многокритериальной оценки влияния факторов (Брусиловский, 1986, 1987) и разработанный нами скрининговый анализ главных факторов динамики популяции и оценки их вкладов в популяционные процессы, основанный на модифицированном методе множественного регрессивного анализа с разложением общей дисперсии зависимой переменной на части, пропорциональные влиянию действующих факторов (Фэрстэр, Ренц, 1983). Во всех случаях отсутствовали качественные различия в ранжировании и оценке влияния действующих факторов, выполненные двумя методами, а отмечались лишь некоторые количественные отличия.

Глава 3. Общие характеристики исследованных популяций

Описаны биотопические и зональные особенности среды обитания и видового состава населения, проанализированы многолетняя динамика численности и структура популяций доминирующих видов, дана оценка взаимоотношений различных видов мелких млекопитающих, населяющих каждый стационар, оценены уровни изменчивости и рассчитаны индексы цикличности. Кроме того, у всех популяций проанализированы характеристики размножения и смертности, возрастной состав и соотношение полов.

На всех стационарах рыжая полевка – доминирующий вид, поэтому другие виды оказывают на ее динамику очень слабое воздействие. В сообществе красной и красно-серой полевок на территории Западно-Саянского стационара имеются участки с преобладанием одного из указанных видов, а также зоны, где численность обоих видов близка. В связи с этим материалы по Саянскому стационару могут служить удобной моделью для изучения взаимоотношений близких по биологии видов, обитающих на единой территории.

Взаимоотношения красной и красно-серой полевок оценивали по комплексу характеристик (уровень численности и темпы ее нарастания, распределение по территории, степень участия в размножении, величина смертности зверьков, спектра кормовых растений, синхронность изменения демографических характеристик). Полученные результаты позволяют заключить, что совместное обитание двух видов приводит не к обострению конкурентных отношений, а к разделению жизненного пространства между красной и красно-серой полевками сообща разно биологическим особенностям вида.

Глава 4. Сезонные изменения популяций и их связь с многолетней динамикой

Для анализа сезонных явлений и их связи с многолетней динамикой использованы следующие группы демографических характеристик (отдельно для апреля, июня, августа и октября): 1 - уровень численности; 2 - возрастная структура населения; 3 - степень участия в размножении; 4 - прирост численности между двумя последовательными отловами.

Выделение однородных групп из многолетней динамики производили с помощью факторного анализа (Иберла, 1980) и построения неориентированного дерева (графа) минимальных многомерных расстояний между наиболее сходными по демографии годами (Елькин, Ищенко, 1979). Каждый конкретный год относили к определенной группе на основе совпадения результатов анализа многомерных совокупностей лет методом факторного анализа и построения дерева "минимальной длины ребер". При помощи этих двух способов удалось выделить четыре группы лет со сходными "изменениями демографических характеристик. В одну вошли годы с низкой численностью в течение всего сезона размножения (тип "низкая"), в другую - годы с высоким обилием полевок (тип "пиковая"). В первой из двух промежуточных групп численность была высокой в начале сезона размножения, но не достигала высоких

значений к концу лета ("средний" тип), во второй обилие полевок весной и в начале лета было невелико, но к осени существенно возрастало ("высокий" тип).

Темпы роста поголовья в первую половину лета (до сезонного пика) при "низком", "среднем" и "пиковом" типах значительно ниже, чем в "высоком" (3,6; 3,2; 4,0 и 5,2 раза соответственно). В годы "пика" этот показатель колеблется наиболее сильно: при 7-8 % попадания полевок в апреле он возрастает в 3,5-4,7 раза, а при весенней численности более 15 % попадания - лишь в 1,4-1,7 раза. Особенno резкое падение обилия полевок от осени к весне происходит в годы, следующие за годами "пика" ("крах популяции"). При "средней" и "высокой" численности поголовье сокращается за этот период намного меньше, а при "низкой" численности даже несколько возрастает за счет подснежного размножения.

Сроки начала и окончания массового размножения сильно варьируют в годы с разными типами сезонной динамики. При "низкой" и "средней" численности самки с имплантированными эмбрионами появляются в третьей декаде апреля - начале мая, причем сроки их появления растянуты примерно на две недели. В годы "пика", напротив, размножение начинается дружно, в начале - середине апреля. Самые ранние сроки начала репродуктивного сезона отмечены при "высокой" численности. Лишь в 1973 г. первые беременные самки появились в начале апреля, а в остальные годы размножение протекало достаточно интенсивно уже в январе - марте или вообще не прекращалось с осени прошлого года.

Сроки окончания размножения ряжей полевки связаны с закономерным затуханием репродуктивных процессов к осени, а также с плотностью населения в летние месяцы, что вообще характерно для лесных полевок. В годы "пика" большинство самок кончает размножаться в июле, в то время как при более низких численностях размноже-

ние может продолжаться до осени, а в отдельные годы не прекращается в течение всей зимы. В результате самый короткий репродуктивный период (апрель-июль) отмечается в годы "пика", а самый длинный - в годы "низкого" и "высокого" типов динамики, но в первом случае это происходит за счет позднего окончания размножения, а во втором - его раннего начала.

Интенсивность размножения самок определяется экологической емкостью местообитания и плотностью популяции, поэтому вполне естественно, что наименьшая доля участвующих в размножении наблюдается в годы "пика" - 46 % (среднее за сезон размножения), тогда как в других типах она близка к 59 %.

Один из основных механизмов регуляции размножения лесных полевок - темпы полового созревания самок-сеголеток. Как уже отмечалось, они связаны с временем рождения зверьков и плотностью популяции. В целом за сезон размножения доля молодых самок, достигших половой зрелости, постепенно уменьшается от "низкого" типа к "пiku" и составляет соответственно 73,4; 58,3; 49,7 и 19,8 %. В итоге в осенней популяции при "низкой" численности накапливается относительно большее количество размножающихся самок, чем во все остальные годы, а в годы "пика" их доля оказывается минимальной. Присутствие половозрелых самок, возможно, в какой-то степени способствует подснежному размножению после лет с низкой численностью.

Потенциальный прирост населения рыжей полевки определяется численностью размножающихся самок и количеством выводков, которое максимально в годы "высокого" типа (3,0) и минимально при низких численностях (2,1) - среднее число выводков на одну самку в июне). Если учесть, что число участвующих в размножении самок выше в годы, относящиеся к "высокому" и "пиковому" типам, чем в годы "низкого" типа (соответственно 4,3; 5,1 и 1,1 %), то становятся понятными причины бурного роста численности, особенно в годы, относя-

щиеся к "высокому" типу. Он обусловлен в основном увеличением числа выводков и числа участвующих в размножении самок. Эффект увеличения доли репродуктивно активных самок в процессах роста численности при низком обилии полевок значительно ниже эффекта возрастания числа выводков и количества размножающихся самок при высоком уровне поголовья и поэтому не может скомпенсировать различия в численностях при "низком" и "высоком" типах сезонных динамик.

Общее (за все летние месяцы и для всех возрастов полевок) соотношение полов сдвинуто в пользу самцов. Однако годам, относящимся к "низкому" типу численности, сопутствует статистически достоверное преобладание самцов, что в совокупности с низкой численностью в эти годы почти на 10 % снижает и без того низкий потенциальный прирост населения только за счет уменьшения числа самок. В "высоком" типе соотношение полов близко к 1:1, а это означает, что при одной и той же численности скорость прироста поголовья полевок в "низком" и "среднем" типах низки, а в "высоком" – максимально. В различных типах сезонной динамики потомство развивается при разных плотностях, что может изменять как первичное, так и вторичное соотношение полов; хотя прямых исследований этого феномена нет. Кроме того, различные плотности могут быть причиной избирательной элиминации самцов или самок.

Возрастной состав населения полевок находится в прямой зависимости от сроков начала и окончания размножения, а также от интенсивности этого процесса в течение лета. В октябре особенно заметна разница в возрастном составе сеголеток в годы с разными типами динамики. Резко выделяются годы "пика", где молодые ранних генераций составляют основу осенней популяции (83 % от общей численности), в то время как в направлении от "высокого" к "низкому" типу их доля снижается (22 %) и возрастает доля сеголеток поздне-

летних пометов.

Выживание, как и размножение, отражает состояние популяции и определяет ее динамику. Наиболее интенсивная гибель как перезимовавших особей, так и сеголеток весной и летом текущего года происходит при "низкой" и "средней" численности. Именно поэтому темпы роста поголовья в такие годы невелики, несмотря на интенсивное размножение. Совсем другая картина наблюдается в осенне-зимний период и во второе лето жизни. Из зверьков, родившихся в годы "пика", к весне выживает от 5 до 12 %, а к концу второго лета — менее 6 %. У полевок, родившихся при "низкой" и "средней" численности, смертность в эти периоды в 5–8 раз ниже. Годы "высокой" численности занимают в этом отношении промежуточное положение, но достоверно отличаются от лет "пика" (35,4 % и 7,4 %).

Популяция рыжей полевки Тульского стационара не относится к циклическим, однако колебания ее численности по годам выражены здесь достаточно четко. Анализ многолетней динамики в период наших наблюдений показал определенную последовательность в чередовании некоторых типов сезонной динамики: за "пиком" всегда вследовал "низкий" тип. Однозначность этого перехода связана с накоплением в популяции (в конце сезона размножения) большого числа полевок раннелетних пометов, растущих и развивающихся в период высоких численностей, для которых характерен высокий уровень смертности и низкая репродуктивная активность. После "низкой" численности всегда следует тип "высокий". В годы, относящиеся к "низкому" типу, группа животных, служащих основой нового репродуктивного цикла, формируется из зверьков позднелетних пометов, которые не испытывали на себе действие высоких плотностей и поэтому хорошо выживают и имеют высокий потенциал размножения. После "высокого" типа могут появляться годы, относящиеся к "среднему", "высокому" или "пиковому" типу. Описанные закономерные переходы ("пик"–

"низкая" – "высокая") в значительной степени обусловлены внутрипопуляционными процессами, тогда как переход от "высокого" типа к любому другому определяется главным образом случайными колебаниями внешних условий. Поэтому цепочку "пик" – "низкая" – "высокая" можно отнести к детерминированной части популяционного цикла, а события, происходящие вслед за годами "высокого" типа – к стохастической его части.

Глава 5. Организация популяции и ее роль в регуляции численности.

В этой главе подробно описаны связи между численностями различных половозрастных группировок и репродуктивным потенциалом популяции. В качестве количественной меры внутривидовых взаимоотношений использован коэффициент ранговой корреляции Спирмена, а для анализа линейности связи – корреляционное отношение и показатель криволинейности.

Состояние популяции анализировали по совокупности двух групп показателей: первая оценивает общую численность животных и численность различных половозрастных группировок; вторая – структуру населения (доли каждой возрастной группы в общей численности, либо доли различных группировок в численности каждого класса).

Оценка взаимоотношений между популяционными группировками по показателям численности и структуры (долям полевок разных структурных групп) показала, что большинство полученных статистически достоверных связей положительны. Частично это может быть связано с действием единых факторов, действующих на зверьков, относящихся к разным половозрастным группам. Но, вероятнее всего, они являются следствием последовательного включения численностей элементарных групп в группы высшего порядка. В некоторых случаях обнаруженные связи не функциональны, а действуют опосредованно через другие популяционные явления. Кроме того, положительная корреляция

может наблюдаться даже в том случае, когда скорости изменения численностей разных групп будут существенно различаться. Поэтому анализ взаимоотношений между различными группировками не следует проводить на основе только показателей численности или только показателей структуры, так как они не учитывают разности темпов изменения популяционных группировок в ответ на одни и те же воздействия. Их следует оценивать по комплексу показателей численности и структуры населения.

В течение сезона размножения, как известно, существенно изменяется возрастная структура популяции, что является следствием изменения интенсивности размножения полевок разных возрастов. В свою очередь возрастной состав определяет последующее размножение и численность популяции.

Весенний рост популяции обусловлен в основном размножением перезимовавших самок, репродуктивная активность которых не связана ни с численностью, ни со структурой популяции, тогда как их обилие и доля размножающихся среди них способны изменять уровень размножения и половое созревание молодых зверьков. Доля и численность принимающих участие в размножении самцов и самок одного возраста коррелируют между собой. Наблюдаются корреляции также между неполовозрелыми самцами и самками. Наиболее вероятная причина таких взаимоотношений – общность факторов, влияющих на размножение.

В июне структура популяции много сложнее, чем в апреле. В это время появляется еще одна полновесная возрастная группа – полевки в возрасте 1-2 мес. (их доля в популяции составляет 60 %), вторая по обилию – группа перезимовавших и не более 10 % популяции составляют полевки в возрасте 3-6 месяцев. Половое созревание и интенсивность размножения молодых полевок контролируются одними и теми же популяционными группировками и определяются тремя уровнями численностей: первый – численность половозрелых полевок в воз-

расте 1-2 мес.; второй - численность животных возраста 3-6 мес. и третий - численность различных групп перезимовавших. Перезимовавшие зверьки и полевки 3-6-месячного возраста практически все участвуют в размножении.

В августе в популяции более 65 % прибыльных в возрасте 1-2 мес., около 28 % - 3-6-месячных и только около 7 % - перезимовавших. В отличие от июня, в августе 3-6-месячные становятся самыми старшими, замещая в популяции перезимовавших, и, вероятно, начинают выполнять в популяции те функции, которые до этого выполняли зимовавшие зверьки. Основной вклад в потенциальный прирост населения в это время вносят 3-6-месячные полевки (около 65 %), а перезимовавшие и молодые зверьки (1-2 мес.) - 20 и 15 % соответственно. Незначительный вклад перезимовавших связан с их низкой численностью, а молодых - с малым числом участвующих в размножении самок.

Доля участвующих в размножении перезимовавших зверьков в возрасте 3-6 мес. не коррелирует ни с численностью, ни с долей в популяции ни одной элементарной группировки. Это вполне понятно, так как все перезимовавшие зверьки участвуют в размножении, и его интенсивность не связана с внутрипопуляционными процессами и условиями среды (исключая, конечно, катастрофические явления). Процент беременных самок 3-6-месячного возраста отрицательно коррелирует с численностью размножающихся перезимовавших полевок. Его увеличение снижает интенсивность их размножения, вероятно, через изменение числа свободных участков. Кроме того, скорость полового созревания полевок этого возраста уменьшается при увеличении численности перезимовавших и полевок своего возраста.

Доля размножающихся 1-2-месячных зверьков отрицательно коррелирует с численностями полевок всех трех возрастных групп и общей численностью популяции. Их половое созревание имеет положительные связи с различными возрастными группировками полевок. Участие в

размножении самцов, так же, как и самок, контролируется зверьками всех возрастных классов.

В октябре поголовье перезимовавших полевок еще больше снижается, и роль "взрослых" животных играют зверьки раннелетних пометов, возраст которых к этому времени достигает 3–6 мес. Доля этих зверьков и сезонное снижение активности размножения в основном определяют репродуктивный потенциал популяции. Доля размножающихся среди 3–6-месячных полевок контролируется численностью размножающихся перезимовавших самок и различными структурными группировками зверьков своего возраста.

Половое созревание молодых 1–2-месячных полевок (из числа быстросозревающих), а значит, и степень их участия в размножении определяются различными половозрастными группировками прибыльных полевок всех возрастов. Несмотря на то, что репродуктивный сезон заканчивается, все еще "работают" механизмы, подавляющие процессы размножения лесных полевок в ответ на высокие численности. Наряду с исключением из размножения половозрелых зверьков происходит блокировка созревания молодых полевок.

Общая численность самцов в популяции и доля в ней самцов разных возрастов оказывают довольно слабое влияние на репродуктивную активность самок на протяжении всего сезона размножения.

В основе описанных взаимоотношений между зверьками, принадлежащими различным популяционным группировкам, лежат внутривидовые антагонистические отношения за ресурсы среды, физиологический статус которых – явление стресса.

Глава 6. Вклад эндо- и экзогенных факторов в регулирование численности.

Многолетние комплексные наблюдения за динамикой населения лесных полевок .. состоянием среды их обитания позволяют оценить уровень воздействия внутренних и внешних факторов на популяцион-

ные процессы. На первом этапе исследования влияния эндо- и экзогенных воздействий производился расчет корреляционных связей между зависимой и каждой независимой (факторной) переменной и всеми независимыми переменными. На втором этапе из множества корреляционных связей зависимой и независимых переменных отбирали статистически достоверные, а среди связей независимых переменных – некоррелирующие между собой. После этого проводился модифицированный множественный регрессионный анализ, позволяющий разложить объясняемую дисперсию анализируемой популяционной характеристики на части, пропорциональные вкладу каждого воздействия в ее изменчивость.

Данная глава посвящена описанию распределения эффектов изменения численности и структуры популяции в предыдущий и настоящий моменты времени (эндогенные факторы), среднесуточных температур воздуха, количества осадков, толщины снежного покрова и урожайности семян основных лесообразующих пород (экзогенные факторы) в центре ареала рыжей полевки – в широколиственных дубово-липовых, липово-пихтово-еловых и елово-липовых подтаежных лесах – и на его периферии (в елово-зеленомошных среднетаежных лесах). Кроме того, в елово-липовых лодтаежных лесах исследовано распределение вкладов эндо- и экзогенных воздействий на население рыжей полевки, обитающей на участках, относящихся к различным стадиям сукцессионного ряда. На Западно-Саянском стационаре в горно-таежных темнохвойных лесах оценено распределение действующих на популяции красной и красно-серой полевок описанных выше факторов, а также определена степень влияния животных одного вида на демографические процессы другого.

Глава 7. Зональные и биотопические особенности популяций лесных полевок.

а) Основные демографические характеристики.

На территориях обследованных стационаров обитают рыжие, красные и красно-серые полевки, лесные мыши, землеройки и другие малочисленные виды мелких млекопитающих. По уровням численности и ее изменчивости во всех местообитаниях (кроме Западно-Саянского) доминирует рыжая полевка. В трансформированных ландшафтах степень доминирования этого вида снижается. В процессе сукцессии получают преимущество то одни, то другие виды. Помимо того, что рыжая полевка преобладает в составе населения на всех стационарах, изменчивость ее численности ниже (50–98 %), чем у прочих видов (110–250 %).

Уровень изменчивости поголовья лесных полевок имеет явно выраженную сезонную компоненту. В начале репродуктивного периода коэффициенты вариации численности для коренных лесов разных широтных зон близки по своим значениям, а их величина связана в основном с колебаниями погодных условий, определяющих сроки начала размножения. В июне, в фазу быстрого роста поголовья, изменчивость численности наибольшая. Стратегия популяции в это время – максимально возможная скорость роста населения. По-видимому, в фазу быстрого роста большая часть энергетических ресурсов зверьков расходуется на половое созревание и интенсификацию их размножения, что снижает защитные функции организма, и поэтому даже незначительные изменения внешних условий и состояний популяции могут приводить к значительным изменениям смертности, а следовательно, и к увеличению амплитуды колебаний численности.

Во вторую половину лета, и особенно во время сезонного пика обилия, наблюдается некоторая стабилизация численности, связанная, вероятно, с тем, что поголовье полевок достигает верхнего предела и дальнейший его рост невозможен.

Численность отдельных видов мелких млекопитающих, входящих в состав населения, в разные годы претерпевает значительные изме-

нения, тогда как общее число зверьков, способных найти для себя достаточное количество пищи, хорошие условия для размножения и выращивания молодняка, несмотря на различия в условии каждого конкретного года, достаточно стабильно. Снижение изменчивости общей численности населения, с одной стороны, связано с биоценотическими механизмами, определяющими уровень стабильности биотопа, а с другой – с эффективностью работы внутрипопуляционных механизмов регуляции численности, ограничивающих рост населения.

Кроме того, амплитуда изменений численности ряжей полевки увеличивается по мере продвижения с юга (зона широколиственных лесов) на север (подзона средней тайги), что подтверждают и литературные данные. Достаточно подробный анализ географической составляющей изменчивости проведен Хансоном и Хенттоненом (1985). Наряду со снижением уровня изменчивости к югу, на одних и тех же станциях, но в разных станциях коэффициенты вариации численности изменяются в очень широких пределах. В коренных лесах изменчивость почти в два раза ниже, чем во вторичных лесах и на вырубках.

Для оценки уровня изменчивости численности, наряду с традиционными стандартными отклонениями и коэффициентами вариации, используется также индекс цикличности, значения которого синхронно с коэффициентами вариации возрастают с юга на север. Индекс цикличности более устойчив по сравнению со стандартным отклонением, так как он имеет лишь географическую компоненту и определяется климатическими факторами и общей экологической емкостью среды обитания, характерной для каждой широтной зоны, а не частными изменениями погодных условий и емкости среды в каждом биотопе. На основе литературных и собственных материалов в работе проводится анализ причин колебаний уровня изменчивости численности лесных полевок.

Сезонная динамика лесных полевок имеет характерный для мел-

ких млекопитающих умеренной зоны вид. Ее численность низка в начале сезона размножения, летом она, постепенно возрастая, достигает максимальных значений, а осенью вновь снижается. В течение осенне-зимнего периода поголовье зверьков снижается, и весной в популяции остается от 30 до 60 % полевок, рожденных в предыдущем году. Низкие весенние численности лесных полевок в производных биотопах и северных участках ареала могут являться следствием малой экологической емкости среды, хотя не менее весомой причиной может быть и высокая зимняя смертность животных, связанная с ужесточением условий их существования. Во всех южных популяциях, обитающих в коренных лесах, осенне-зимний период переживает 47-48 % зверьков, рожденных осенью предыдущего года, тогда как на Карельском стационаре и во вторичных лесах оптимума ареала зимняя выживаемость полевок значительно ниже (17-31 %). Географические отличия сезонной динамики выражаются в снижении уровня численности в направлении с юга на север и смещении сроков начала и окончания сезона размножения. Аналогичные изменения сезонной динамики отмечаются в сукцессионном ряду в направлении от коренных лесов к вырубкам.

Кратность прироста численности в оптимуме ареала составляет 2,1-3,3 раза, а в его пессимуме и в производных лесах (оптимальной зоны) гораздо выше – 4,6-6,8 раза. При внешней схожести феноменов изменения численности южных популяций в производных лесах и северных во всех типах леса пути реализации этих изменений различны. Различия в скоростях роста численности в одном случае связаны с тем, что во вторичных стациях (оптимальной зоны) поголовье полевок увеличивается не только за счет размножения оседлого населения, но и вследствие возрастающего в начале лета потока молодых зверьков из коренных местообитаний во вторичные. В пессимуме аре-

ала это происходит за счет удлинения периода размножения и общего повышения репродуктивной активности молодых зверьков.

Различия в сроках начала размножения и его интенсивности в разнотипных местообитаниях приводят к существенным перестройкам возрастного состава населения. Животные, родившиеся в течение репродуктивного цикла, реализуют различные популяционные стратегии, поэтому соотношение их численностей в тот или иной момент времени во многом определяет динамику популяции. Основное назначение животных первых весенних пометов – обеспечить максимальный прирост населения. Полевки, появившиеся в середине лета, представляют собой резерв популяции, включающийся в размножение в годы низких численностей и неблагоприятные для популяции периоды. И наконец, животные, появившиеся в конце лета – осенью, характеризуются задержкой полового созревания и торможением процессов роста и развития. Потребности этих зверьков меньше, а устойчивость к неблагоприятным воздействиям выше, поэтому смертность этих полевок в осенне-зимний период ниже, чем полновозрелых зверьков ранних пометов (Поленов, Легельман, 1950; Шварц и др., 1964, 1976, 1977).

В северных популяциях значительная часть молодых полевок, которые должны уйти в зиму, половозрела и принимает участие в размножении, а это приводит к снижению жизнестойкости и повышенной смертности в осенне-зимний период. Вследствие этого весенние численности из года в год удерживаются на низком уровне. Кроме того, у малого числа перезимовавших самок рождается пропорционально меньшее число детенышей, что в совокупности с неустойчивой погодой в этих регионах, особенно в начале лета, дает увеличение смертности полевок первых пометов. Число зверьков первых генераций, достигших половой зрелости, еще больше снижается, а именно зверьки этих генераций и перезимовавшие полевки определяют сезонную динамику популяции.

Иная ситуация – в среднеширотных популяциях. Здесь при высокой весенней численности больше и поголовье зверьков первых пометов. Кроме того, благоприятные и устойчивые погодные условия способствуют высокой выживаемости молодых полевок, а все вместе позволяет популяции достигать высокого уровня поголовья.

Роль половой структуры в общей системе регулирования численности и причины ее изменений в природных популяциях многие годы остаются предметом интенсивных исследований, но однозначного ответа на эти вопросы до сих пор не получено. Наблюдаемое неравенство в соотношении полов может быть связано с существующими методами выборочного отлова, сезонной спецификой популяционных процессов, этапом биологического цикла, численностью популяции, характером мест обитания и рядом других причин. Кроме того, оно может быть обусловлено либо дифференциальной для каждого пола величиной смертности зверьков, либо являться следствием рождения у самок, находящихся в период беременности под влиянием экзо- и эндогенных воздействий, большего числа самцов или самок. В начале сезона размножения во всех популяциях лесных полевок преобладают самцы. Их доля в различных географических точках составляет 60–76 %, но к сентябрю–октябрю она снижается до 20–25 %. В течение сезона размножения смертность перезимовавших самцов равна 70 %, а самок – около 50 %, поэтому к осени в популяции остается 15 % самок и 2–3 % самцов. В осенне–зимний период наблюдается обратная картина – смертность самок выше, чем самцов (60 и 40 %).

Дисбаланс полов в группе перезимовавших полевок имеет и географическую составляющую. На северной границе ареала рыжей полевки доля самцов в популяции весной составляет 76–79 %, в то время как в центре ареала – 60–68 %, что, вероятно, связано с различной чувствительностью самцов и самок к действию неблагоприятных условий.

Половая структура прибылых зверьков также изменяется в течение сезона размножения, а ее модификации, связанные с географической широтой, касаются главным образом 1-2-месячных зверьков, среди которых в пессимуме ареала преобладают самцы, а в оптимуме — самки. Несмотря на то, что эти изменения в некоторых случаях достоверны, но они столь незначительны, что вряд ли могут оказать существенное влияние на популяционные процессы. Даже в апреле — во время наибольших смещений в соотношении полов — гипотетическое выравнивание поголовья самцов и самок могло бы увеличить численность популяции лишь на 17 %. В связи с этим можно считать, что изменения в соотношении полов, вероятно, играют большую роль в формировании генетической структуры популяции, чем в регулировании ее численности.

Динамика численности и демографическая структура популяций лесных полевок всегда являются и результатом и причиной изменений условий существования животных, их физиологического состояния и генетической структуры популяции, где плотность населения выступает как механизм регуляции размножения.

б) Ранжирование эффектов эндо- и экзогенных воздействий.

В настоящее время принято считать, что на оптимальных участках ареала внутривидовые факторы играют одну из главных ролей в регулировании численности, изменения которой практически не зависят от колебаний погодных и кормовых условий, тогда как в пессимальной зоне возрастает роль внешних факторов. При этом предполагается, что в различных географических районах может происходить смена степени доминирования воздействий. Совершенно очевидно, что описать все реакции популяции действием какого-либо одного фактора невозможно, хотя результаты, полученные с применением именно такого подхода, поддаются проверке и интерпретации. Демографические процессы определяются совокупным слиянием всех факторов,

эффективность действия которых зависит от условий обитания.

Для количественной оценки эффектов воздействующих на популяцию факторов использована скрининговая процедура, заключительная часть которой представляет собой множественный регрессионный анализ с разложением общей объясняемой дисперсии на части, пропорциональные вкладу каждого воздействия. Методически близкие подходы использованы в ряде работ, но касались они в основном описания связи общей численности популяции и климатических факторов. Кроме того, множественный регрессионный анализ используется, как правило, для прогнозирования и поэтому его конечная цель – количественная оценка связей между зависимой и множеством независимых переменных, а не разложение на составные части общей объясняемой дисперсии. Наиболее близко к оценке влияния действующих на популяцию факторов подошли Н.М.Окулова (1973, 1986) и Э.В.Ивантер (1975), которые для нескольких видов лесных полевок показали наличие достоверных корреляций между популяционными характеристиками и влиющими на них факторами. Однако полученные оценки связей не являются частными корреляциями, а включают в себя в неявном виде и все другие факторы (в форме взаимодействий) и поэтому не могут дать относительную оценку влияния каждого фактора. Предлагаемая нами процедура оперирует с частными связями и позволяет получить соотносительные влияния каждого из действующих на популяцию факторов.

В работе мы исследовали влияние структуры и численности популяции полевок "собственного" вида в предыдущие и настоящий моменты времени, состояния популяций совместно обитающих видов, метеорологических условий, урожайности семян основных лесообразующих пород и биологической специфики сезонных генераций на долю размножающихся самок, половое созревание молодых зверьков, выживаемость и общий уровень численности популяций рыжей, красной и красно-серой полевок. В начале сезона размножения численность перезимовавших и

их зимнюю выживаемость определяют погодные условия. Их вклад в общую объясняемую дисперсию возрастает с юга на север. В оптимуме ареала рыжей полевки влияние погодных условий можно оценить в 37–52 %, в пессимальной зоне их роль значительно выше, а на Карельском стационаре достигает 84 %. Основное влияние метеорологические факторы оказывают в "узкие" для популяции периоды (осенью в период формирования снегового покрова и весной во время его разрушения). В оптимальной зоне колебания погодных условий в ноябре и марте определяют 35 % общей изменчивости, тогда как на период сформированного снегового покрова приходится всего 15 %. Еще большие различия в эффективности действия погодных условий наблюдаются в пессимальной зоне – 65 и 19 % соответственно.

По аналогии с обнаруженными различиями в степени влияния погодных условий в центре и на периферии ареала можно ожидать сходных реакций популяций, обитающих в пределах одной широтной зоны на оптимальных и пессимальных участках. На примере Марийского стационара показано, что вклады погодных условий в формирование весенней численности и зимней выживаемости в разных биотопах довольно близки (52 % – коренные леса, 50 % – вырубки). Поэтому можно считать, что изменения степени влияния погодных условий связаны не с частными условиями различных биотопов, а с глобальными климатическими явлениями, характерными для каждой географической зоны.

В зимний период в центральной части ареала численности популяции ограничивают кормовые условия, и уровень их воздействия для разных стационаров и разных характеристик лежит в пределах от 2,5 до 19 %. В то же время на население Карельского стационара кормовые условия практически не влияют. Вероятно, в пессимуме ареала, где обилие полевок в зимний период низкое, пищевые потребности популяции хорошо согласуются с ресурсами среды.

Помимо погодных и кормовых факторов, демографические процессы

весной определяются еще и численностью населения, возрастным составом и интенсивностью размножения полевок осенью предыдущего года, т.е. тем качественным составом населения, которым завершился предыдущий цикл размножения. В оптимуме ареала состояние популяции предшествующей осенью определяет от 27 до 41 % общей изменчивости весенней численности и уровня выживания зверьков, а в пессимуме их вклад не превышает 11 %.

Последняя из рассмотренных групп воздействия на популяцию – численность и состав населения в исследуемый момент времени. Весной эффективность ее действия низка, поэтому на всех стационарах вклад этого фактора в изменения поголовья полевок не превышает 8 %.

В фазу быстрого роста (первая половина лета до сезонного пика) снижается доля объясняемой дисперсии и возрастает влияние случайных и неучтенных воздействий, среди которых изменения продуктивности зеленых растений, используемых полевками в пищу, могут играть значительную роль, но их соотносительный вклад не превышает 15 %. Размножение перезимовавших полевок в это время не ограничено, а степень участия в размножении прибыльных (3-6 и 1-2-месячных) самок определяется главным образом эндогенными факторами, ведущее место среди которых занимают общая численность перезимовавших, численность и доля в популяции беременных самок, т.е. зверьков, обладающих собственной территорией. Роль прибыльных в регуляции репродуктивной активности популяции значительно меньше. Доля участников в размножении самок главным образом связана с численностью и составом населения в настоящий момент времени, а половое созревание молодых полевок – с состоянием популяции как в настоящий, так и предыдущие моменты времени.

Погодные условия в фазу быстрого роста (май-июль) оказывают очень слабое воздействие на популяционные процессы. Их вклад в дисперсию репродуктивной активности для разных местообитаний колеб-

лется от 7 до 18 %, при этом ни пессимальные местообитания, расположенные в центре ареала, ни периферийные зоны ареала не составляют исключения.

Количество семян основных лесообразующих пород существенно не влияет на демографические процессы, так как основным пищевым компонентом в это время становятся зеленые корма, но и они могут объяснить не более 15–20 % дисперсии популяционных характеристик.

В первую половину лета основные факторы, приводящие численность популяций лесных полевок в соответствие с экологической емкостью угодий, – внутривидовые. Даже на Карельском стационаре (в пессимуме ареала) около 60 % общей дисперсии приходится на эндогенные факторы, причем плотностно-зависимые факторы, действующие в настоящий момент времени, определяют 50 % объясняемой дисперсии, тогда как ранее считалось, что в неблагоприятных условиях (на периферии ареала и в пессимальных местообитаниях) наибольшее влияние должны оказать экзогенные факторы.

Во время сезонного пика молодые 1–2-месячные зверьки испытывают на себе значительно большее влияние от изменений численности и состава населения в предыдущие месяцы, чем от колебаний этих параметров в момент исследования. Размножение прибыльных полевок раннелетних пометов (3–6-месячного возраста) главным образом определяется плотностью и составом населения во время сезонного пика. Основную регулирующую функцию в это время выполняют общее обилие и численность размножающихся самок 3–6-месячного возраста.

Количество осадков и температура воздуха влияют на состояние популяции, но вклад их, как и в предыдущие месяцы, невеличен (в среднем для разных географических точек не более 19 %); даже на периферии ареала их влияние не превышает 8 %.

Во время сезонного пика определяющими остаются эндогенные факторы. Существенных количественных различий в распределении эф-

фектов рассматриваемых факторов, определяющих динамику популяции лесных полевок разнотипных географических зон, 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 сезонное снижение активности размножения главным образом определяет репродуктивный потенциал, а высокий уровень поголовья и неблагоприятные условия осени лишь ускоряют этот процесс. К концу сезона размножения в популяции накапливаются неполовозрелые зверьки позднелетних пометов, поэтому основной потенциальный прирост населения дают перезимовавшие и животные раннелетних генераций (3–6 мес.). Вероятно, вследствие этого еще больше снижается роль численности и структуры популяции в настоящий момент времени и значительно возрастает влияние предыдущих состояний популяции. Подобное состояние внутри группы эндогенных факторов характерно для рыжей полевки, обитающей на благоприятных участках оптимума ареала. В пессимальной зоне численность полевок осенью не достигает высокого уровня, размножение продолжается дольше, и, вероятно, поэтому роль плотностно-зависимых механизмов (в настоящий момент времени) в регуляции демографических процессов еще достаточно высока.

К осени вновь возрастает влияние погодных условий на репродуктивные процессы: они определяют как его интенсивность, так и половое соревнование молодых полевок. Возрастание эффективности воздействия метеорологических факторов не зависит от типа местообитания и его географического положения.

Реакция прибыльных самцов на изменения предшествующих и настоящих состояний популяции, погодных и кормовых условий несколько иная, чем у самок. Наиболее существенное смещение в распределении эффектов воздействующих на самцов факторов связано с возрастанием

вкладов численности и состава населения в предыдущие моменты времени и снижением роли плотности в настоящий момент. Кроме того, жизнедеятельность самцов в большей степени, чем самок, зависит от колебаний температур воздуха и количества осадков. Важнейшими факторами, регулирующими жизнедеятельность самцов и самок для всех исследованных популяций лесных полевок, остаются эндогенные.

Пространственное размещение красной и красно-серой полевок на территории Саянского стационара служит хорошей фактологической основой для исследования взаимоотношений двух совместно обитающих видов, так как на одной и той же площади выявляются оптимальные для каждого вида территории, где вид доминирует, и пессимальные, где он находится в соподчиненном положении.

В начале сезона размножения взаимовлияние видов незначительно (доля дисперсии, приходящаяся на эти функции, не превышает 10%) как в пессимальных, так и в оптимальных местообитаниях. Во время интенсивного размножения в зависимости от качества местообитаний зверьки обоих видов по-разному реагируют на изменения демографии собственного и совместно обитающего вида, но наиболее существенны эндогенные факторы (процессы, протекающие в популяции собственно-го вида). У красно-серой полевки в неблагоприятных местообитаниях до 40 % контролируемой дисперсии интенсивности размножения объясняется влиянием красной полевки, а на оптимальном участке – только 12 %. При этом влияние красно-серой полевки на размножение красной значительно меньше. В благоприятной для красно-серой полевки зоне ее воздействие на красную не превышает 24 %, а в пессимальной зоне – 11 %.

В июле и августе во время спада темпов прироста обилия красно-серой полевки в неоптимальных биотопах главными становятся эндогенные факторы: их удельный вес в регуляции популяционных явлений возрастает до 55–80 %. Для красной полевки август – время мак-

симальных приростов численности, и именно в этот период она начинает испытывать на себе все возрастающее влияние красно-серой полевки: на оптимальных участках оно достигает 34 %, а в пессимальной зоне – лишь 16 %.

В зоне оптимума одного вида другой, помимо прочих воздействий, испытывает на себе еще и влияние численности и структуры населения первого. В наибольшей степени этот эффект выражен в период максимальных приращений численностей доминирующего вида – 40 % от суммарного регулирующего воздействия всех факторов, но величина его недостаточна для коренного изменения динамики популяции совместно обитающего вида. Наличие положительных корреляций между изменениями численности красной и красно-серой полевок свидетельствует о синхронности и согласованности многолетней динамики обоих видов на всей обследованной территории. Это в свою очередь позволяет думать, что совместное обитание полевок двух видов не обостряет конкурентные отношения, а ведет к территориальному и временному разделению жизненного пространства сообразно биологическим особенностям каждого вида. Вероятно, поэтому основное назначение межвидовых отношений – не полное подавление процессов репродукции соподчиненного вида, а лишь их частичное снижение в пределах, способных поддержать пространственную структуру каждого вида, превращая при этом красную и красно-серую полевку в виды-антагонисты.

Таким образом, численность населения и репродуктивные процессы у рыжей, красной и красно-серой полевок находятся под контролем большого числа факторов. К наиболее существенным относятся демографический состав в предыдущий и настоящий моменты времени, состояние популяций совместно обитающих видов, а также погодные и кормовые условия. Выделить из них один или два наиболее значительных невозможно, так как распределение их вкладов в процессы формирования численности и состава популяции определяется качеством место-

обитаний, положением популяции в ареале вида и сезоном года. Поэтому ни одна из полифакторных гипотез не в состоянии описать популяционные явления в полной мере. Кроме того, все ответы популяции на изменения условий существования реализуются со значительной задержкой, что не позволяет популяции оперативно реагировать на колебания условий жизни. Нами на имитационной математической модели подробно проанализированы причины и эффекты задержки в популяциях красной и красно-серой полевок (Жигальский, 1982, 1984; Бененсон, Жигальский, 1982).

В терминах системного анализа плотностно-зависимые обратные связи формируют систему, функцией которой является приведение численности и структуры популяции в соответствие с меняющимися условиями. Для исследования устойчивости популяций лесных полевок к тем или иным изменениям внешних условий на имитационной математической модели проведен ряд машинных экспериментов. В первом случае условия существования оставляли неизменными, во втором – изменяли циклически с периодом два и три года, а в третьем – изменили случайным образом со средней продолжительностью периода 2,7 года. Если бы популяция красной полевки существовала в стабильных условиях, то возникли бы двухлетние колебания ее численности и структуры. Совершенно ясно – это идеальный случай, который необходим только для того, чтобы показать существование в популяции эндогенных циклов, период которых, вероятно, не столь стабилен, как это получилось в модельной популяции. В природных популяциях он определяется соотношением рождаемости и смертности, а также интенсивностью действия обратных связей, но, вероятно, различен для разных видов полевок и местоположения популяции в ареале вида.

Во всех случаях, когда условия среды менялись, популяция довольно быстро усваивала новый ритм, и все ее характеристики изменились с периодичностью внешних условий. При этом, чем больше сов-

падает период изменения условий существования с периодом внутрипопуляционных колебаний и чем больше выражена цикличность внешних условий, тем выше согласованность и упорядоченность популяционных процессов, что позволяет популяции с максимальной возможной скоростью реагировать на изменения внешних условий. Последнее является необходимым условием для выживания популяции, осваивающей новую территорию, где у нее еще несовершенны механизмы адаптивного регулирования структуры и численности в более жестких условиях обитания.

При случайных колебаниях внешних условий отсутствуют закономерные изменения популяционных характеристик, а "глобальные" максимумы и минимумы численности в одних случаях обусловлены совпадением благоприятных условий среды с высокой воспроизводительной способностью популяции, в других – малой емкостью среды и низкой репродуктивной способностью. Существуют и все промежуточные варианты, когда либо внешние, либо внутренние факторы ограничивают рост популяции.

Внешние факторы определяют верхний предел оптимального для данных условий уровня плотности. Функция внутрипопуляционных механизмов – приведение численности и структуры популяции к уровню, адекватному этим условиям. Популяция представляет собой "следящую систему", которая постоянно преобразует свою структуру и численность соответственно меняющимся условиям среды.

Заключение. Динамика численности является интегрированным показателем состояния популяции и представляет собой итог ее взаимодействия со средой. Существует несколько классификаций популяционных динамик, но разделение их на определенные типы, чаще всего, условно, так как не имеет строго количественного критерия. Ханссон и Хенттонен (1985) в качестве количественной меры предложили индекс цикличности и на его основании подразделили популяции на цикличес-

ские и нециклические. Понятие цикличности в популяционной биологии трактуется довольно свободно, несмотря на то, что имеет однозначное определение. Цикличность – закономерное, строго повторяющееся чередование популяционных явлений. Индекс цикличности, в этом контексте, отражает не длительность промежутков времени между подъемами или спадами численности, а по существу является оценкой степени изменчивости уровня поголовья животных, и поэтому также не может служить мерой цикличности популяции.

Вопрос о причинной обусловленности цикличности и изменчивости популяционных явлений далек от окончательного разрешения, но по мере того, как накапливается число долговременных наблюдений за млекопитающими, обитающими в разных географических зонах, можно считать доказанным факт снижения стабильности популяций на нарушенных территориях и на периферии ареала. Буяльская (1970), а за ней и Вигер (1982) полагают, что в центральной Европе наличие длительного сезона размножения, относительно небольшая величина выводка в совокупности с ярко выраженной территориальностью самок обеспечивают стабильность популяции, тогда как в северной Европе территориальность самок на фоне короткого репродуктивного периода и высокой активности размножения приводит к возникновению циклических колебаний численности. Однако проверка этих положений на математической модели (Stenseth, 1986) показала, что изменения длительности сезона размножения и величины выводка не позволяют объяснить наблюданную географическую составляющую изменчивости динамики численности.

Степень изменчивости популяционных процессов, как показали наши исследования, имеет не только географическую составляющую, но зависит также от качества и емкости среды, степени антропогенных изменений, гетерогенности среды и продуктивности растительных сообществ, состояний популяции в настоящий и предыдущий моменты врем-

мени, иерархического статуса вида в сообществе и других факторов. Большинство этих характеристик отрицательно коррелирует со степенью суровости условий жизни и поэтому, чем дальше на север обитает популяция и чем выше степень антропогенного воздействия, тем выше амплитуда колебаний численности животных.

Большинство современных гипотез, объясняющих регулярность изменений численности мелких млекопитающих, не имеет формального описания, в них не сформулированы предпосылки и условия, необходимые для возникновения циклов, поэтому исследователи, отдающие предпочтение той или иной из них, часто субъективны. По мнению И.Я.Полякова (Громов, Поляков, 1977), основные причины, определяющие динамику популяций лесных и степных полевок, – изменения кормовых и погодных условий. Внутрипопуляционным механизмам он отводит второстепенное значение. П.А.Свириденко (1967) пришел к сходному заключению, но уточнил – неблагоприятные погодные условия, недостаток кормов и хищники увеличивают смертность полевок, главным образом в зимний период.

Н.В.Башенина (1977) также считает, что в целом зависимость численности грызунов от урожаев, качества кормов и погодных условий представляет собой общую закономерность, однако эти факторы действуют в комплексе с другими и редко могут иметь абсолютное значение, как и любой другой фактор. Кроме того, следует подчеркнуть, что гипотезы об определяющей роли кормов и погодных условиях в демографии грызунов не выходят за рамки предположений и не подкреплены убедительным фактическим материалом полевых наблюдений (Чернявский, Ткачев, 1982). Нехватка кормов в зимний период может увеличивать смертность полевок, тогда как избыток кормов способствует раннему началу размножения (при определенной структуре зимующей популяции), но нет однозначных доказательств отрицательного влияния данного фактора на репродуктивную активность мелких млекопита-

ющих в период размножения.

Определяющее влияние хищников на динамику численности также весьма проблематично. Хищники не могут полностью уничтожить кормовых животных, так как при низких численностях энергетические затраты на отлов не компенсируются энергией, получаемой с пищей. Многочисленные данные свидетельствуют о том, что хищники влияют на численность своих жертв, но воздействие это незначительно. В фазу роста популяции хищники потребляют около 10 % животных, составляющих популяцию, а в фазу депрессии степень изъятия еще меньше. Поэтому хищники не могут быть фактором, определяющим спад численности популяции (Черняевский, Дорогой, 1981; Башенина, 1977; Krebs, 1964; Durward 1980; Erling et al., 1983 и др.).

Эпизоотии и инвазии также не могут быть поставлены в число основных факторов, так как процессы эти развиваются обычно при высоких плотностях, но никогда не приводят к кручу популяции. Эпизоотия – это следствие высокой численности, но не причина ее падения (Наумов, 1948; Мясников и др., 1953; Башенина, 1977).

В последние годы внутрипопуляционные факторы вошли в число определяющих динамику численности (Christian, 1950, 1970; Chitty et al., 1968; Krebs, 1970; Кошкина, 1965, 1967; Ивантер, 1977; Шилов, 1977; Башенина, 1977; Окулова, 1986 и др.), но и они не могут объяснить всего многообразия популяционных процессов; некоторые исследователи несколько преувеличивают их роль, придавая им всеобщее исключительное значение.

Адекватность теоретических концепций популяционной регуляции реальным природным процессам можно исследовать посредством математических моделей или используя для этого аппарат статистических оценок степени влияния действующих на популяцию факторов. Наиболее полно и на достаточно убедительном материале анализ современных представлений о роли внутрипопуляционных механизмов регуля-

ции численности на математической модели проведен Стесотом (1985). В своей работе он пришел к заключению о том, что гипотезы, выдвинутые Читти, Кребсом, Сарнофом-Финерти и Буяльской, не могут в полной мере объяснить колебания численности даже одного вида млекопитающих, так как популяционные процессы определяются совокупным действием эндо- и экзогенных факторов. Однако при определенных условиях некоторые гипотезы могут объяснить как возникновение циклов, так и стабильность популяций. Более того, математические модели, учитывающие запаздывание ответов популяции на те или иные воздействия, могут генерировать циклы различной деятельности, но реалистичной модели подобного рода для грызунов пока не существует.

Другое направление в изучении популяционной динамики базируется на статистическом анализе факторов, действующих на животных; в его основе лежит экологический мониторинг популяций. Проведенное нами исследование относится к этому направлению. Прослежены многолетние изменения численности и структуры населения лесных полевок и сопутствующие им колебания погодных и кормовых условий в шести функционально различных участках ареала. Анализ демографических процессов проведен посредством разработанной нами процедуры скринингового анализа факторов динамики численности и оценки их количественного вклада в процессы размножения и смертности.

Во всех обследованных популяциях рыжей, красной и красно-серой полевок интенсивность размножения зверьков весной, их выживаемость в осенне-зимний период и общая численность населения связаны, главным образом, с демографической ситуацией в популяции осенью предыдущего года и условиями перезимовки (кормовыми и погодными), вне зависимости от того, в какой части ареала обитает популяция. Влияние условий перезимовки на выживаемость и успех весеннего размножения отмечено и для других видов мелких млекопитающих: полевки-экономики; пашенной полевки; норвежского лемминга (Kaikusalo,

1980; Кривошеев, 1981; Сафонов, 1983).

В течение репродуктивного периода процессы размножения определяются главным образом внутренними факторами и лишь в его началье, когда значительная часть территории свободна, миграционные потоки могут играть роль эффективного регулятора численности, но в процессе размножения субмаргинальные биотопы постепенно заполняются и поток мигрантов резко сокращается, вследствие чего на всей площади, занятой популяцией, доминирующими в регуляционных процессах становятся внутрипопуляционные механизмы. Погодные условия в этот период не оказывают сколько-нибудь значимого влияния на populационные процессы, исключая катастрофические и аномальные явления.

Во второй половине сезона размножения (после сезонного пика) стратегия популяции – снижение скорости полового созревания сеголеток и формирование группы зверьков, уходящих в зиму, служащих основой нового репродуктивного цикла. Поэтому сезонные явления в основном определяют скорость полового созревания молодняка, а интенсивность размножения взрослых по-прежнему связана с плотностью и структурой популяции. К осени вновь возрастает влияние погодных условий на репродуктивный потенциал популяции.

Таким образом, численность лесных полевок находится под контролем большого числа факторов, среди которых наиболее существенны 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 её численности можно представить в следующем виде.

Пространственная структура популяции и, в частности, величина индивидуального участка, служат той базой, на которой строится все

здание популяционной регуляции (Наумов, 1951, 1963; Шилов, 1977). При низких уровнях обилия полевок площадь индивидуальных участков максимальна, а плотность их "упаковки" низка, низка и частота контактов между животными, поэтому размножение в популяции 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 населения 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 (Crew, Mirekaia, 1931; Christian, 1950, 1956, 1971; Christian, Davis, 1966; Комкина, 1965, 1967; Ивантер, 1975; Чернявский, Ткачев, 1982; Жигальский, Бернштейн, 1986, 1989а, 1989б).

Для обследованных популяций лесных полевок роль плотностно-зависимых механизмов достаточно высока, до 70 % объясняющей популяционные процессы дисперсии приходится на их долю, за исключением зимнего периода и начала сезона размножения, когда вклады эндогенных и экзогенных факторов в регулирование численности примерно равны. Даже в пессимуме ареала, где поголовье полевок не столь велико, интенсивность популяционных процессов в основном определяется внутрипопуляционными факторами. В связи с этим значение миграции в динамике мелких млекопитающих следует пересмотреть, так как, помимо генетического (информационного) аспекта, они имеют вторичное значение. Потоки эмиграции и иммиграции не превышают уровня, на котором они способны в значительной степени воздействовать на численность

и структуру популяции (Neastbeck , 1982; Bujalska , 1985; Иванкина, 1987). 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 внутрипопуляционных 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; Wynne-Edwards , 1962; chitty 1967; Mayer, Krebs , 1971; Шилов, 1977, 1984; Ефимов, Галактионов, 1983; Bonstra , 1987).

Таким образом, максимальные влияния воздействующих на мелких млекопитающих факторов разделены во времени. В осенне-зимний период и начале сезона размножения большую роль играют экзогенные факторы, а в течение репродуктивного цикла – эндогенные. При этом внешние факторы (метеоусловия, кормовая база, пресс хищников, конкуренция и др.) определяют верхний предел оптимального для данных условий уровня плотности. Функция внутрипопуляционных механизмов – приведение численности к уровню, адекватному этим условиям. Популяция представляет собой "следящую систему", которая постоянно преобразует свою структуру и численность соответственно меняющимся условиям среды обитания.

ВЫВОДЫ

На основании комплексного многолетнего изучения закономерностей формирования численности и структуры популяций лесных полевок

на шести географически разобщенных участках ареала можно сделать следующие выводы:

1. Механизмы регуляции численности и демографической структуры большинства видов млекопитающих обнаруживают общие закономерности, но это не исключает их видоспецифики и географического своеобразия реакций животных на совокупное действие эндо- и экзогенных факторов. Всесторонний анализ наших материалов показал, что существующие гипотезы о роли различных воздействий на численность животных не противоречат друг другу, а взаимодополняются и в своей совокупности позволяют более точно и полно описать популяционные явления.

2. Роль внешних и внутренних факторов в популяционной динамике не постоянна, а определяется видовой, географической, биотопической и сезонной реакцией популяции на эти воздействия. На протяжении репродуктивного периода основное влияние на демографические процессы оказывают плотностно-зависимые эндогенные факторы. В первую половину лета среди них доминируют структура и численность популяции в настоящий момент времени, а во вторую – предшествующие демографические ситуации. Экзогенные факторы (погодные и кормовые) выступают в качестве ограничивающих рост населения и наиболее эффективны в "узкие" для популяции периоды. Усиление их роли на периферии ареала происходит также в эти периоды. В зимнее время и в начале сезона размножения изменчивость популяционных характеристик примерно в равной степени определяется погодными условиями, кормообеспеченностью полевок в осенне-зимний период и демографической структурой популяции осенью предыдущего года.

3. Видовые различия в кормовых районах, пространственном распределении зверьков и другие отличия в требованиях животных к условиям среды способствуют наиболее полному использованию ресурсов и формированию многовидового устойчивого сообщества. Для двух сим-

патрических видов полевок на оптимальных и пессимальных участках обитания каждого из них процессы размножения одного могут определяться демографической ситуацией в популяции другого не более, чем на 40 %. Разделение пространственных и временных ресурсов среди совместно обитающих видов осуществляется не на основе конкурентных взаимоотношений, а в соответствии с их биологическими особенностями.

4. По совокупности популяционных показателей, посредством формальных математических процедур, из многолетней динамики выделены и описаны четыре типа сезонных динамик - "низкой", "средней", "высокой" и "пиковой", каждый из которых отличается от других по уровню численности, темпам ее прироста, интенсивности репродукционных процессов, возрастному составу населения и уровню выживания. Популяции, обитающие в оптимуме ареала, относятся к "высокому" или "пиковому" типу сезонных динамик, а периферийные - к "низкому" или "среднему".

5. Выявлены закономерные переходы сезонных типов динамики численности "пик" - "низкая" - "высокая", которые определяются главным образом внутрипопуляционными факторами и могут быть отнесены к детерминированной части популяционного цикла. Переход от "высокого" типа к любому другому связан в основном с действием случайных колебаний внешних факторов и может быть отнесен к стохастической части цикла. Нарушение цикличности в популяциях, обитающих в центральной части ареала, обусловлено повышенной частотой появления в многолетней динамике "среднего" и "высокого" типов сезонных динамик.

6. Уровень численности мелких млекопитающих снижается по направлению от центра ареала к его периферии и от коренных биотопов к производным. Основная причина, обуславливающая возникновение градиента численности - увеличение смертности в летний и особенно

в осенне-зимний периоды. Параллельно снижению уровня обилия полевок происходит увеличение степени изменчивости показателей численности и структуры населения, сопровождающееся ростом амплитуды колебаний климатических факторов и экологической емкости среды, характерных для каждой географической зоны.

7. Темпы прироста численности наиболее высоки на периферии ареала и в нарушенных биотопах его центральной части. На периферии ареала увеличение приростов связано с удлинением репродуктивного сезона и высокой интенсивностью размножения. Во вторичных (пессимальных) биотопах оптимума ареала высокие темпы прироста населения определяются не только возрастанием интенсивности размножения, но и увеличивающимся в начале лета потоком мигрирующих молодых зверьков из коренных биотопов.

8. Методика скринингового анализа адекватно оценивает факты популяционной динамики и их количественные вклады в процессы формирования численности и структуры населения. Полученные с ее помощью результаты совпадают с результатами принципиально иного метода – метода многокритериальной оценки.

Список основных работ, опубликованных по теме диссертации:

1. Шварц С.С., Оленев В.Г., Кряжимский Ф.В., Жигальский О.А. Исследование динамики численности и возрастной структуры популяций мышевидных грызунов на имитационной модели.// Докл.АН СССР. – 1976. – Т.228, № 6. – С.1482-1484.

2. Шварц С.С., Оленев В.Г., Жигальский О.А., Кряжимский Ф.В. Изучение роли сезонных генераций мышевидных грызунов на имитационной модели // Экология. – 1977. – № 3. – С.12-21.

3. Жигальский О.А., Кряжимский Ф.В., Бененсон И.Е. Исследование взаимоотношений физиологических функций, ответственных за динамику численности популяции, на имитационной модели // Эколого-фи-

зиологические исследования в природе и эксперименте. - Фрунзе,
1977. - С. II4-II5.

4. Жигальский О.А. Применение имитационных моделей для изучения динамики численности мышевидных грызунов горных областей // Экология, методы изучения и организации охраны млекопитающих горных областей. - Свердловск, 1977. - С. I5-I7.

5. Жигальский О.А., Шубин С.Ф. Исследование соотношения экзогенных и эндогенных механизмов регуляции численности красно-серой полевки // Териология на Урале. - Свердловск, 1981. - С. 33-37.

6. Жигальский О.А. Исследование плотностно-зависимых механизмов регуляции численности красной полевки. Имитационное моделирование // Журн.общ.биологии. - 1982. - Т. 43, № 1. - С. I2I-I28.

7. Бененсон И.Е. Жигальский О.А. Зависимость демографических параметров популяции от плотности как возможная причина колебаний численности популяции полевок (результаты имитационного моделирования). // Экология. - 1982. - № 3. - С. 56-62.

8. Жигальский О.А., Краjkимский Ф.В., Понамарев Д.Н., Попугайло В.М. Применение математической модели для прогнозирования численности мышевидных грызунов // Материалы научно-практических работ специалистов санитарно-эпидемиологической службы Свердловской области. - Свердловск, 1981. - С. 39-42.

9. Жигальский О.А., Проскурняк Л.П. Динамика населения лесных полевок в горно-лесном поясе Южного Урала // Экология горных млекопитающих. - Свердловск, 1982. - С. 44-45.

10. Жигальский О.А. Имитационное моделирование механизмов регуляции численности красно-серой полевки // Грызуны. - Ленинград, 1983. - С. 383-384.

II. Жигальский О.А. Исследование влияния внешних и внутренних факторов на динамику популяции. Имитационное моделирование // Журн.общ.биологии. - 1984. - Т. 45, № 4. - С. 450-455.

12. Жигальский О.А., Жарикова Е.Н., Наумов Р.Л. Динамика и распределение красной полевки по высотам в Западном Саяне // Материалы четвертого съезда Всесоюзного териологического общества. - Москва, 1986. - Т. II. - С. 209-210.
13. Жигальский О.А., Наумов Р.Л., Жарикова Е.Н. Динамика численности и высотное распределение *Clethrionomys rutilus /Rodentia, Cricetidae/* в Западном Саяне // Зоол. журн. - 1986. - Т. 65, № 7. - С. 1072-1079.
14. Жигальский О.А., Бернштейн А.Д. Популяционные факторы регуляции размножения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus Scherb.*) // Докл. АН СССР. - 1986. - Т. 291, № 1. - С. 250-252.
15. Жигальский О.А., Наумов Р.Л., Жарикова Е.Н. Высотное распределение и динамика демографических показателей красно-серой полевки в Западном Саяне // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. - 1987. - Т. 92, вып. 4. - С. 3-12.
16. Жигальский О.А., Наумов Р.Л., Жарикова Е.Н. Взаимоотношения двух видов лесных полевок Западного Саяна // Экология. - 1987. - № 3. - С. 47-52.
17. Жигальский О.А. Пространственно-временная структура населения полевок разных высотных поясов // Экология и охрана горных видов млекопитающих. - Москва, 1987. - С. 60-62.
18. Жигальский О.А. Оценка взаимоотношений красной и красно-серой полевок в Западном Саяне // Вопросы динамики популяций млекопитающих. - Свердловск, 1982. - С. 26-29.
19. Бернштейн А.Д., Жигальский О.А. Анализ сезонной и многолетней динамики популяций рыжей полевки // Грызуны. - Свердловск, 1988. - С. 72-73.
20. Жигальский О.А., Бернштейн А.Д. Оценка влияния экзо- и эндогенных факторов на популяцию рыжей полевки // Экология популяций. - Москва, 1988. - Ч. 2. - С. 69-71.

21. Жигальский О.А. Закономерности чередования лет различных динамик в популяции рыжей полевки // Анализ и прогноз многолетних временных рядов. - Новосибирск, 1988. - С.157-161.
22. Жигальский О.А., Корнеев В.А. Биотопическое распределение рыжей полевки // Опыт кадастровой характеристики, результаты учётов. - Уфа, 1989. - С.37-39.
23. Наумов Р.Л., Жигальский О.А., Гутова В.П., Килина А.И., Никулина А.С., Акулова Л.М. Цикличность и прогноз заболеваемости клещевым энцефалитом в Красноярском крае, экспертная оценка и математические модели. Медицинская паразитология и паразитарные болезни. - 1989, № 3. - С.3-6
24. Жигальский О.А., Бернштейн А.Д. Оценка факторов, определяющих динамику популяции рыжей полевки в Северной лесостепи // Экология. - 1989. - № 1. - С.13-21.
25. Жигальский О.А., Бернштейн А.Д. Анализ факторов, определяющих численность и структуру населения рыжей полевки // Докл.АН СССР. - 1989. - Т.305, № 6. - С.1509-1511.



РПП Института экономики УрО АН СССР

Подписано в печать 17.10.89. НС 17219
Формат 60x84 I/16 Бумага писчая № I
Объем 2,0 п.л.
Тираж 100 экз. Заказ № 573