На правах рукописи

Маклаков Кирилл Владимирович

Связь внутривидовых взаимодействий с индивидуальным ростом и динамикой численности у мелких грызунов

03.00.16 – экология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Екатеринбург
2004

Работа выполнена в Институте экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии Наук

Научный руководитель: доктор биологических наук
Кряжимский Фёдор Викторович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Окулова Наталья Михайловна,
доктор биологических наук, профессор
Жигальский Олег Антонович

Ведущее учреждение - Уральский государственный педагогический университет

Защита состоится "7" XII 2004 года в 13 часов на заседании Диссертационного совета Д.004.005.01 при Институте экологии растений и животных Уральского отделения РАН по адресу: 620144 г.Екатеринбург, ул. 8 марта, 202.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УрО РАН

Автореферат разослан "29" X 2004 года.

Учёный секретарь
Диссертационного совета
доктор биологических наук М.Г. Нифонтова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Влияние плотности населения на рост животных – явление многократно и подробно описанное (Мина, Клевезаль, 1976; Садыков, Бененсон, 1992; Stenseth, Ims, 1993). Тем не менее, объяснения механизмов влияния плотности на рост, развитие и размножение до сих пор во многом остаются неполными и противоречивыми. Известно, что динамика численности мелких грызунов (особенно в северных широтах) подвержена колебаниям с большой амплитудой, называемым популяционными циклами (Elton, 1942). Их возникновение часто связывают с действием внутрипопуляционных механизмов регуляции, определяющих главным образом скорость роста и созревания молодых особей (Кошкина, 1965; Chitty, 1960; Krebs, 1978). В течение популяционного цикла периоды высокой численности (пики) сопровождаются продолжительными периодами низкой численности (депрессии), что, принимая во внимание высокую плодовитость мелких грызунов, представляется довольно загадочным (Boonstra, Krebs, Stenseth, 1998). В качестве факторов, ограничивающих увеличение численности, могут выступать стресс-реакция, недостаток пищи, отсутствие убежищ, эпизоотии и т.д. (Krebs, Mayers, 1974; Чернявский, Ткачёв, 1982; Садыков, Бененсон, 1992). Тем не менее, проблема циклов численности остается одной из ключевых проблем популяционной экологии.

Кроме факторов, ограничивающих численность, динамика плотности популяций определяется динамикой развития особей, скоростью их созревания и сроками вступления в размножение после своего рождения в связи с индивидуальным ростом (Оленев, Колчева, 1987). Обратная регуляторная связь плотности, т.е. уровня внутривидовых взаимодействий, со скоростью роста слабо изучена и тем более важна для мелких грызунов северных широт,

имеющих два жёстко дифференцированных пути онтогенетического развития (Башенина, 1958; Оленев, 2002).

Цели и задачи работы. Основной целью работы являлось выявление связи скорости роста молодых животных с интенсивностью их возможных взаимодействий с другими особями, а также объяснение и описание получаемой зависимости с помощью математической модели, исходящей из представлений экологической энергетики. Для этого ставилась задача определения площади совместного с другими особями пространства обитания как показателя степени взаимодействий между особями – фактора, влияющего на рост и развитие грызунов. В качестве промежуточной стояла задача выбора наиболее приемлемого метода оценки интенсивности внутривидовых взаимодействий; испытывались различные статистические методы обработки полевых данных отловов, а также методы описания пространственной структуры населения грызунов.

Научная новизна. Поскольку групповые взаимодействия у животных в природных условиях – величина практически не наблюдаемая, то проблема оценки влияния плотности популяции на рост животных впервые рассматривается на уровне индивидуальных взаимодействий. Для этого используются детальные описания пространственной структуры населения мелких грызунов на площадке мечения для оценки размеров и конфигурации индивидуальных участков всех помеченных особей. Проанализировано применение различных статистических и математических методов обработки полевых данных отловов, позволяющих выявлять внутривидовую и межвидовую конкуренцию, её влияние на приспособленность видов. Выявлена связь между типами онтогенеза мелких грызунов и их территориальным распределением, охарактеризовано значение принадлежности к тому или иному пути онтогенетического развития мелких грызунов в формировании

пространственной структуры их населения – в частности, в определении величины участков обитания этих животных. Проведена компьютерная имитация пространственных взаимодействий территориальных животных и их влияние на скорость индивидуального роста молодых особей и динамику численности.

Теоретическая и практическая значимость. Обоснована степень применимости статистических и математических методов обработки полевых данных. Разработаны программы компьютерной обработки данных отловов животных по точкам поимок. На основании метода гармонической средней разработан способ описания пространственной структуры территориальных животных как системы взаимоперекрывающихся участков обитания на площадке мечения. Подчёркивается связь неоднородности популяционной поло-возрастной структуры с неоднородностью пространственного распределения мелких грызунов. Результаты работы позволяют раскрыть механизмы влияния пространственной структуры населения грызунов на их индивидуальный рост и, соответственно, механизмы плотностно-зависимой регуляции динамики численности, объяснить их с биоэнергетических позиций. На имитационной модели показано, что именно обнаруженный тип зависимости скорости индивидуального роста грызунов от площади перекрывания их участков обитания вызывает наблюдаемый в средних и северных широтах характер колебаний динамики численности мелких грызунов.

Положения, выносимые на защиту:

1. Для оценки численности и подвижности населения грызунов на площадке мечения по данным многосуточных отловов могут быть применены различные регрессионные модели, основанные на разных представлениях о пространственной структуре популяций.

2. Данные по точкам поимок мелких млекопитающих в живоловушки могут служить материалом для статистических и математических методов оценки внутри- и межвидовых взаимодействий. При этом наиболее подходящим является метод гармонической средней, так как он учитывает дискретную пространственную структуру населения территориальных животных и позволяет определять интенсивность взаимодействий по площади перекрывания участков обитания особей.
3. Размеры участков обитания животных, их роль в пространственной структуре и качество занимаемых местообитаний зависят от функционнально-физиологического состояния особей.
4. Максимальная скорость индивидуального роста молодых особей территориальных видов грызунов достигается при некотором оптимальном уровне внутривидовых взаимодействий между особями. Оптимальный уровень взаимодействий, приводящий к быстрому популяционному росту, складывается при определённой плотности и пространственной структуре населения грызунов.
5. Характер зависимости скорости роста от интенсивности внутривидовых взаимодействий объясняется тем, что экологические механизмы регуляции процесса роста у мелких грызунов реализуются через перераспределение индивидуальных энергетических затрат.

Апробация работы. Результаты работы докладывались на Всероссийских конференциях молодых ученых (Екатеринбург, 1998, 2001, 2003), на 7-й международной конференции «Rodens et Spatium» (Ческе-Будуёвице, 2000), на Всероссийской научной Школе «Математические методы в экологии» (Петрозаводск, 2001), на Всеросийском Симпозиуме, посвящённом 75-летию со дня рождения профессора А.И.Зотина «Онтогенетические, эволюционные и экологические проблемы биоэнергетики» (Москва, 2001), на 4-м Европейском

маммологическом Конгрессе (Brno, 2003), также на научных семинарах Института экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург, 1998-2004).

Публикации: по теме диссертации опубликовано 10 работ.

Структура и объём работы. Диссертация состоит из введения, восьми глав, заключения, выводов, списка литературы. Работа изложена на 160 страницах машинописного текста, содержит 40 рисунков и 6 таблиц. Список литературы состоит из 164 источников (71 на иностранном языке).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Пространственная структура популяций мелких грызунов, динамика их роста и численности

В главе даётся литературный обзор территориальности мелких грызунов, их пространственного распределения, популяционной динамики численности и энергетических аспектов роста массы тела.

Глава 2. Материал и обоснование методики полевых сборов

Наиболее доступным и распространённым методом сбора полевого материала, при этом оказывающим щадящее воздействие на население животных, является метод повторных отловов меченых животных в живоловушки на площадке мечения (Capture-Marking-Recapture, CMR-method). Подобный метод применим как для оценки плотности населения беспозвоночных (Parmerter et al., 1989), так и для исследования популяций позвоночных, в частности оценки демографических параметров и степени подвижности в популяциях мелких грызунов (Petrusewicz, Hansson, 1975; Kendall et al., 1997), которым делаются пожизненные индивидуальные метки (Наумов, 1951).

Оценка численности по результатам отлова в живоловушки соответствует данным индивидуального мечения тетрациклином (Клевезаль, Мина, 1980; Щипанов 1990). При этом оценённая ошибка: 1-4%. Более точная методика О.А. Лукьянова (1988) для оценки численности животных и их подвижности (см. гл. 3) требует длительных многосуточных отловов, в то время как живоловками оседлые особи вылавливаются вдвое быстрее, чем ловушками Геро (там же). Кроме оценки демографических параметров отловленных особей (регистрации пола, возраста, физиологического состояния), метод повторных отловов в живоловушки позволяет изучать пространственную структуру популяций мелких территориальных животных. Большинство исследований пространственной структуры грызунов основаны на этом методе сбора материала, поэтому, мы тоже использовали этот простой и удобный метод.

Для математической обработки в исследовании использовались материалы, собранные в разные годы сотрудниками Института в 4 разных районах:

1. Материалы отловов, собранные на Среднем Урале (окрестности д. Шигаево Шалинского р-на Свердловской области; 57°30′с.ш., 58°30′в.д.) и любезно предоставленные Л.Н.Добринским, Н.Л.Добринским, Ф.В.Кряжимским, Ю.М.Малафеевым. Отработано 13000 ловушко-суток, помечено 987 зверьков. В проводимом анализе учитывались рыжая полёвка (*Clethrionomys glareolus*) как доминантный вид.
2. Материалы отловов, собранные на Южном Ямале (в среднем течении реки Хадыта-Яха; 67°с.ш., 70°в.д.) и любезно предоставленые Ф.В. Кряжимским, Ю.И. Малафеевым и Л.Н. Добринским. Отработано 8000 л.-с., помечено 323 зверька. Полёвка-экономка (*Microtus oeconomus*) и красная полёвка (*Clethrionomys rutilus*) занимали доминирующее положение и были наиболее многочисленными в данном биотопе.

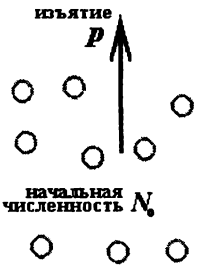
3. Материалы отловов, собранные на Южном Урале (мыс на озере Большой Ишкуль, Ильменский государственный заповедник; 55°15′с.ш., 60°15′в.д.), были любезно предоставлены Г.В. Оленевым. Отработано 11500 л.-с., помечено 1384 зверька. Видовой состав_грызунов, ловившихся на площадке мечения в годы исследования, включал следующие виды: рыжая полёвка, красная полёвка, обыкновенная полёвка (*Microtus arvalis*) и малая лесная мышь (*Apodemus uralensis*).
4. Данные, собранные автором на Среднем Урале (остров Репный на озере Шитовском Верхнепышминского района Свердловской области; 57°10′с.ш., 60°30′в.д.). Отработано 2200 л.-с., помечено 370 зверька. Малая лесная мышь была самым многочисленным видом, следующими по численности были примерно в равной доле красная и рыжая полёвки.

Глава 3. Оценивание численности и подвижности особей в популяциях мелких млекопитающих методом многосуточного отлова

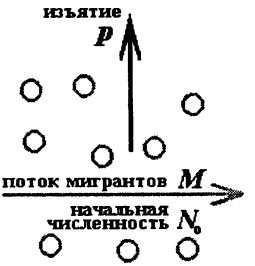
Методы многосуточного отлова основаны на постепенном изъятии или мечении животных в популяции, и по динамике сокращения попадания в отлов новых особей определяется их исходная численность (рис.1). **Одномерная регрессионная модель** Лесли предполагает нахождение всего двух параметров N_0 и p_0 в уравнении $PC_t = p_0N_0 - p_0K_{t-1}$, где PC_t – потенциальный улов в день t, N_0 – начальная численность животных, p_0 – вероятность поимки при конкуренции животных за орудия лова, K_{t-1} – суммарный улов за t-1 суток. Чтобы учесть миграционную активность животных, О.А. Лукьяновым была предложена двумерная регрессионная модель (**миграционная**), предполагающая наличие постоянного потока мигрантов M, ежедневно проходящих через участок облова. Допуская подвижность грызунов, в

результате которой население площадки ежедневно обновляется на какой-то процент особей, можно предложить **подвижную модель**. Так как безвозвратное изъятие снижает плотность населения грызунов, то должен возникать поток животных, переселяющихся на освобождающиеся участки. Это предположение позволяет выдвинуть **плотностно-зависимую модель** иммиграции (Маклаков и др., 2001). В последних трёх случаях для расчётов используются двумерные регрессионные уравнения вида $PC_t = A - pK_{t-1} + B(t-1)$ (в плотностно-зависимой модели, чтобы оценить ёмкость среды (N_k), необходим третий регрессионный параметр).

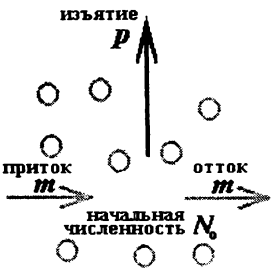
Одномерная регрессионная модель (Лесли)



Двумерная миграционная модель (О.А.Лукьянова)



Двумерная подвижная модель (К.В.Маклакова)



Плотностно-зависимая модель (Ф.В.Кряжимского)

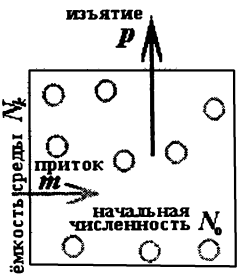


Рис.1. Схемы разных моделей пространственной структуры.

Мы взяли материалы отловов, приводимых и цитируемых в работах О.А. Лукьянова, и свои собственные для проведения расчётов популяционных параметров по разным моделям. Результаты представлены в диссертации в Таблице 3.1.

Многомерная регрессия лучше описывает числовые ряды многодневных отловов, что выражается в более высоких коэффициентах корреляции (R^2) и значениях критерия Фишера (F). С другой стороны, **примеры разных двумерных моделей** без конкуренции животных за ловушки **показывают, что трактовать одни и те же получаемые коэффициенты регрессии можно по-разному, в зависимости от представлений, заложенных в модели**.

Глава 4. Применение статистических методов к анализу данных о точках поимок грызунов для оценки меж- и внутривидовых взаимодействий между особями

Переход от методов прямого наблюдения за отдельными особями или их группировками к рассмотрению общих популяционных отношений требует применения статистических методов, основанных на анализе больших выборок. Данные регистрации пространственного положения особей путём «сканирования» ловушек на площадке мечения являются самым распространённым и доступным материалом полевых наблюдений. Для мелких млекопитающих такие данные чаще всего могут быть представлены в виде координат поимок на площадке, полученных методом мечения и повторного отлова.

Благоприятные (стимулирующие, защитные) или неблагоприятные (конкурентные, подавляющие) взаимодействия между особями разных видов или внутрипопуляционных группировок должны отражаться на пространственной структуре популяций. В качестве способов выявления

пространственных взаимодействий между разными видами и внутривидовыми группировками были применены следующие методы:

оценка ***сопряжённости*** **по** χ^2 между двумя группами точек из общей совокупности расставленных ловушек путём сравнения двух тетрахорических распределений (эмпирического и теоретического) количеств ловушек совместного и раздельного попаданий;

метод ***пространственной корреляции***, предлагаемый математическим аппаратом *геостатистики* (Matheron, 1963; Ripley, 1981; Cressie, 1991), в основе которого положен принцип вычисления корреляции между содержанием проб (количеством попаданий) для множества точек из двух (или одной) совокупностей, находящихся на одном расстоянии друг от друга (шаг (lag), обычно кратный некоторому единичному расстоянию h). Ряд вычисленных на каждом расстоянии (шаге) коэффициентов откладывается на коррелограмме (рис.2). Метод предполагает, что по получаемым коррелограммам возможно определить относительную максимальную степень влияния (degree – коэффициент корреляции в точке 0, или r_0) и диапазон этого влияния (range) – расстояние, на котором по мере удаления точек друг от друга влияние полностью затухает ($r = 0$).

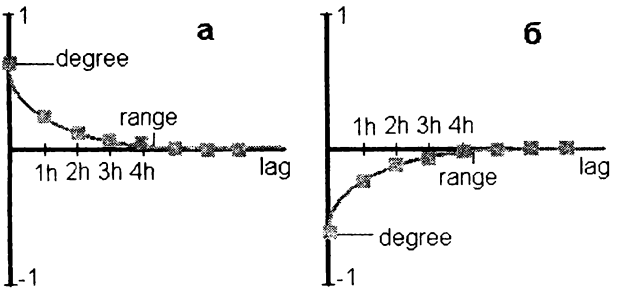


Рис.2. Теоретическая форма условных коррелограмм: а – при положительной пространственной корреляционной зависимости, б – при отрицательной пространственной корреляционной зависимости.

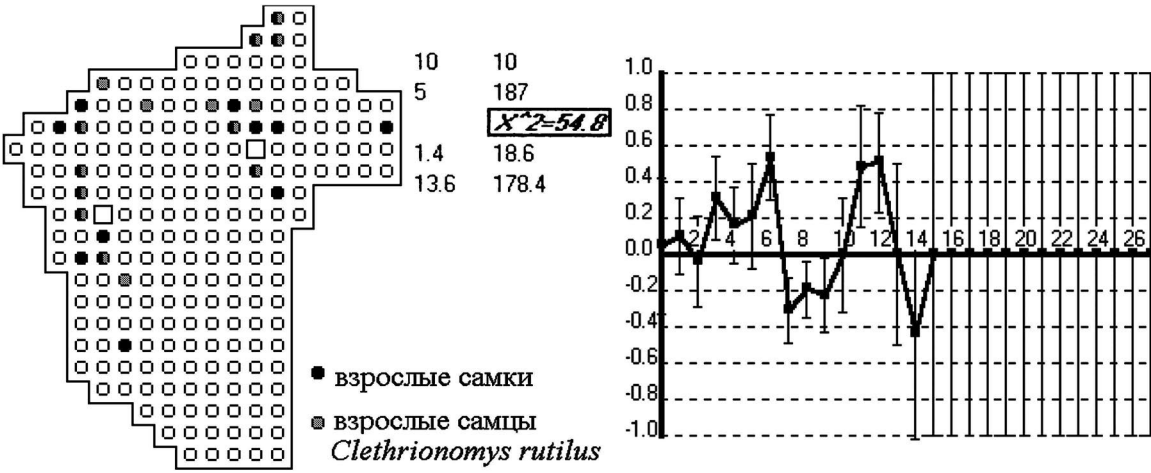


Рис.3. Положительная сопряжённость *(χ^2=54,8)* на площадке между взрослыми самками и самцами красной полёвки в июне 1977 г. (Южный Ямал).

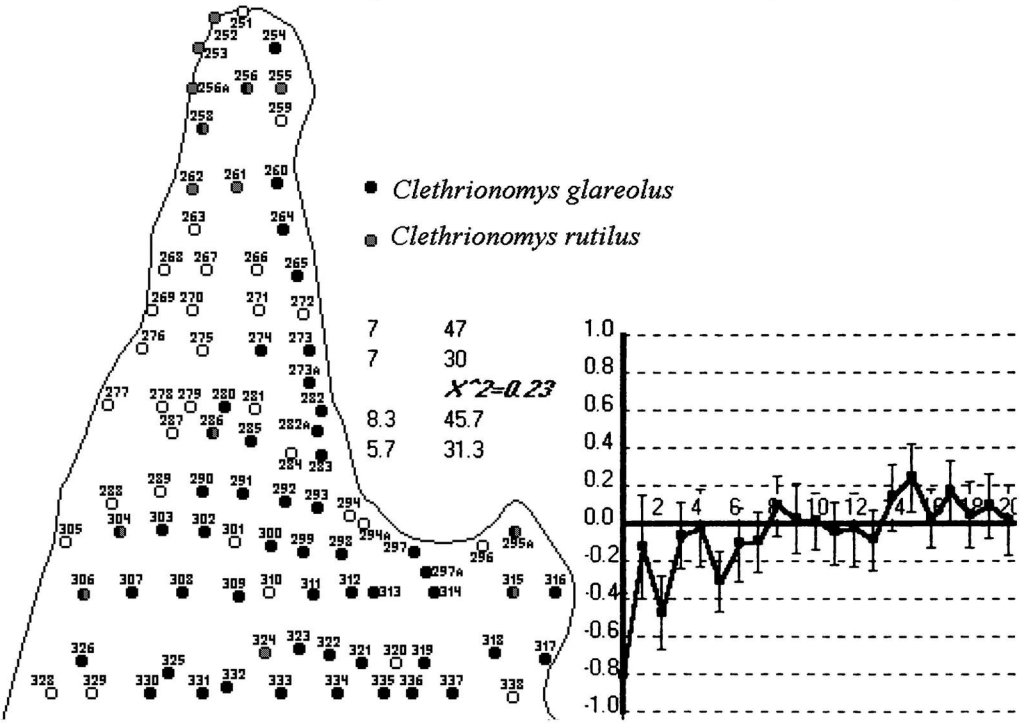


Рис.4. Отрицательная пространственная корреляция *(r_0=-0,8)* на площадке между рыжими и красными полёвками в августе 1977 г.(Южный Урал).

Методы сопряжённости и пространственной корреляции подтверждают литературные данные, полученные методами прямого наблюдения. Эти методы взаимно дополняют друг друга: метод сопряжённости по точкам позволяет выявлять закономерности пространственного распределения, вызванные воздействием внешних факторов (разная или общая биотопическая приуроченность и взаимно обусловленное сексуальное поведение (рис.3)); метод пространственной корреляции выявляет закономерности пространственного распределения, вызванные взаимодействиями между отдельными особями (рис.4).

К недостаткам метода пространственной корреляции относится: большие ошибки коэффициентов корреляции на каждом шаге, из-за небольших выборок точек поимок грызунов; метод не позволяет оценивать характер и интенсивность воздействия других животных на каждую отдельную особь; чередование пиков и спадов на коррелограммах (отсутствие монотонности снижения коэффициентов корреляции на оси расстояния, рис.3) связано с дискретной пространственной структурой грызунов, состоящей из индивидуальных участков.

Дискретный характер пространственной структуры грызунов приводит к необходимости рассматривать индивидуальные участки особей для оценки интенсивности взаимодействий между ними.

Глава 5. Методы оценки размеров и конфигурации участков обитания грызунов

В главе даётся краткий обзор существующих методов определения размеров и конфигурации индивидуальных участков по данным отловов на пробной площадке (рис.5). Подробно описаны *методы ареального момента*

(areal moment method) (Dixon, Chapman, 1980) и *метод ядра* (kernel method) (Worton, 1989).

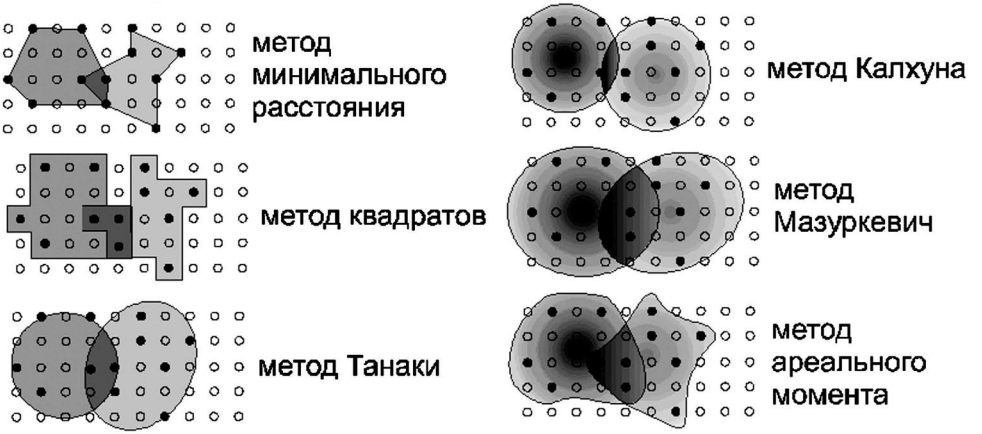


Рис.5. Участки обитания, определённые разными методами при одних и тех же координатах отлова.

Ареальный момент по существу является обычным двумерным статистическим моментом, значение которого в каждой точке определяется как экспонента степени ***n*** суммарного расстояния от точки до элементов ареала. В общем виде значение ареального момента в точке ***j*** выглядит как:

$M'_n = \frac{1}{P}\int_A r^n dA$, где P - число наблюдений, а r - расстояние между точкой ***j*** и бесконечно малыми по площади элементами ареала dA.

На практике интегрирование заменяется простым суммированием:

$M'_n = \frac{1}{P}\sum_{x=1}^{P} r_{jx}^n$, где r_{jx} - расстояние между точкой ***j*** и точкой наблюдения (поимки) ***x***. Наименьшее из всех точек значение корня степени n из ареального момента в некоторой точке $\sqrt[n]{M'_n}$ даёт два важных показателя: указывает на

средний центр активности и выражает дисперсию ареала особи. Например, если квадратный корень из наименьшего ареального момента второй степени $\sqrt[2]{M'_2}$ даёт квадратичную дисперсию и указывает на средний арифметический центр активности, не всегда находящийся в пределах ареала, то более достоверное значение даёт корень минус первой степени $\sqrt[-1]{M'_{-1}}$, указывающий на средний гармонический центр активности. Поэтому, на практике используется степень (-1), и метод ареального момента и называется *метод гармонической средней* (harmonic mean method): $\sqrt[-1]{M'_{-1}} = \dfrac{1}{\dfrac{1}{P}\sum_{x=1}^{P}\dfrac{1}{r_{jx}}}$.

В современной литературе метод гармонической средней (harmonic mean method) наряду с методом ядра (kernel method) признан в качестве наиболее адекватно отражающего реальный характер использования территории отдельными животными (Stenseth, Ims, 1993).

Оцениваемые методом гармонической средней участки можно назвать индивидуальными участками в общепринятом смысле этого слова только для многократно ловившихся оседлых животных. Поскольку оценивается вероятность присутствия и, соответственно (при перекрывании участков), вероятность взаимодействия с другими особями, то правильнее было бы назвать их *участками обитания* или *участками присутствия*, так как однократная поимка позволяет предполагать только факт присутствия особи в точке поимки в период отлова. В дальнейшем мы будем называть участки, размеры и конфигурация которых оценена методом гармонической средней *участками обитания*.

Глава 6. Размеры участков обитания грызунов, определяемые методом гармонической средней

Так как попадание животного в живоловушку на площадке мечения является случайным событием, вероятность которого (*P*) мала, то значения размеров вычисляемых участков обитания имеют показательное распределение.

Применение метода гармонической средней даёт средние оценки размеров участков обитания близкие к оценкам, получаемым другими методами определения индивидуальных участков. Хотя участки, определённые методом гармонической средней, нельзя полностью считать индивидуальными участками в общепринятом смысле, тем не менее, они адекватно характеризуют присутствие особей на площадке отлова.

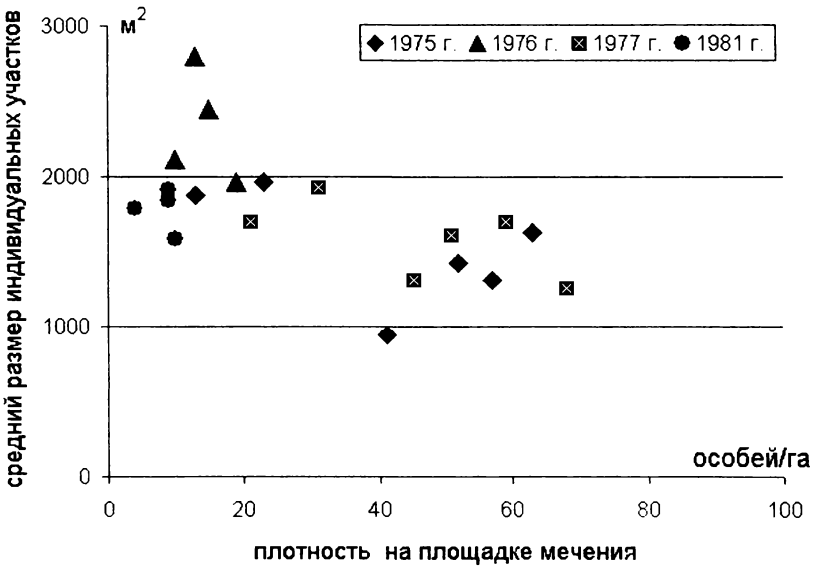


Рис.6. Зависимость средних размеров индивидуальных участков рыжих полёвок от плотности животных (оз.Ишкуль, Южный Урал).

По одним данным, размеры индивидуальных участков не меняются в зависимости от плотности населения, а с ростом плотности увеличивается только количество перекрываемых участков и площадь их перекрывания (Грищенко, 2002). По данным других исследователей, размеры индивидуальных участков имеют обратную гиперболическую зависимость от плотности населения грызунов (Окулова и др., 1979).

Полученные методом гармонической средней результаты (рис.6) во многом подтверждают закономерность, описанную ранее (Окулова и др., 1979). Исключение составляют средние значения размеров участков при «сверхмалых» плотностях населения. Судя по графикам, можно предположить, что при малых значениях плотности населения полёвок наблюдается положительная, возможно, тоже гиперболическая зависимость между средними размерами индивидуальных участков и плотностью населения грызунов. **Это позволяет допустить, что наибольшие размеры индивидуальных участков грызунов возникают при некоторой оптимальной их плотности.**

Глава 7. Связь территориального распределения мелких грызунов с путями их онтогенеза

Принадлежность особей к различным внутрипопуляционным группам, играющим разные роли в интегральном отклике популяционной системы на состояние среды, должна выражаться и в характере использования ими территории. Ярким проявлением структурной неоднородности популяций мелких млекопитающих является существование альтернативных путей онтогенетического развития у грызунов (Башенина, 1958; Stenseth, Ims, 1993).

Предложена схема выделения трех основных физиологических функциональных группировок (ФФГ, здесь и далее по Г.В. Оленеву): ФФГ-1 –

перезимовавшие особи, ФФГ-3 – размножающиеся сеголетки, ФФГ-2 – неразмножающиеся сеголетки. Для анализа роли разных ФФГ в формировании пространственной организации населения рыжей полевки на Южном Урале были выбраны четыре года, наиболее контрастные по наблюдаемой картине (Маклаков и др., 2004). На Южном Ямале рассматривалась структура населения красных полёвок (рис.7) и полёвок экономок.

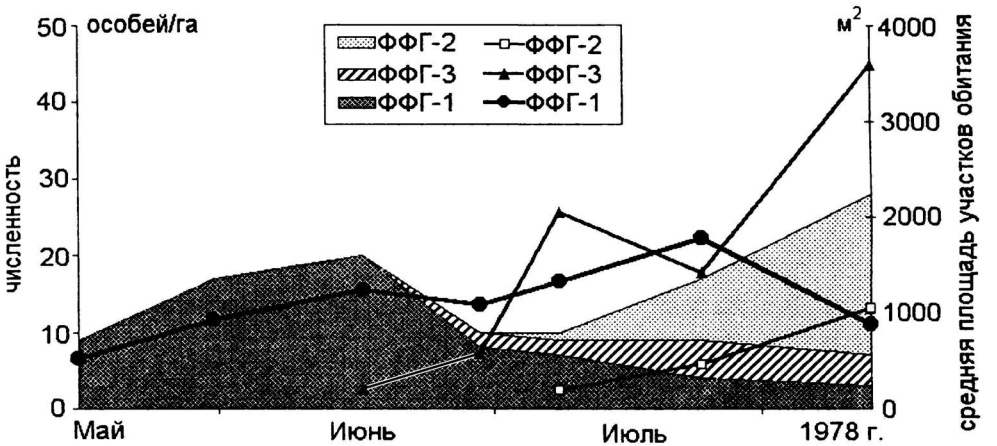


Рис.7. Динамика плотности (площадная диаграмма) и средних размеров участков обитания (графики) у красных полевок на р.Хадыта в 1978 г.

Полученные сведения о пространственном распределении мелких грызунов и его связи с путями онтогенеза, приводят к следующему. **Функциональное состояние особей**, то есть, по какому из альтернативных путей проходит их онтогенетическое развитие, **зависит от экологической ситуации, сложившейся в сезон размножения, и влияет на размеры участков обитания лесных полевок.** Размеры участков обитания взрослых перезимовавших особей (ФФГ-1) наиболее стабильны в разные годы и в наименьшей степени зависят от климатических условий и плотности

населения. Размеры участков обитания неразмножающихся сеголеток (ФФГ-2) всегда наименьшие по сравнению с участками особей других групп. Размеры участков перезимовавших особей (ФФГ-1) и размножающихся сеголеток (ФФГ-3) близки. По мере вымирания перезимовавших особей размножающиеся сеголетки первыми занимают освободившиеся места. По мере исчезновения размножающихся особей (ФФГ-1 и ФФГ-3) осенью отмечается увеличение размеров участков обитания зверьков, принадлежавших к ФФГ-2, что свидетельствует об усилении их подвижности. **Освобождающиеся в конце сезона размножения места могут заполняться как молодыми особями доминирующего вида, так и особями других видов, что говорит о существовании как внутривидовой, так и межвидовой конкуренции за пространство обитания.** Средние размеры участков самцов обычно значительно больше, чем самок, в группах, принимающих участие в размножении (ФФГ-1 и ФФГ-3), в то время как у неразмножающихся (ФФГ-2) различия не отмечены.

Глава 8. Связь пространственной структуры населения грызунов с индивидуальным ростом и динамикой численности

По мнению В.В. Демидова (1991) **несравненно более высокая подвижность популяции в годы депрессии является следствием не только разряжённости населения, но и отсутствия так называемой «сетевой структуры» – системы связанных между собой агрегаций**, так как различия в численности при наличии и отсутствии последней могут быть относительно невелики (полутора-трёхкратные). При этом причина формирования сетевой структуры лежит в этолого-физиологической области и заключается в активном поиске особей своего вида с целью осуществления сексуальных и

социальных контактов или взаимодействий. Это говорит о **существовании, кроме лимитирующего рост неполовозрелых грызунов факторе перенаселённости, ещё и о лимитирующем факторе недостаточного взаимодействия с другими особями своего вида** и косвенно подтверждает принцип Олли (Allee, 1931, 1949, 1951).

Анализ имеющихся данных подтверждает существование зависимости процесса роста от интенсивности внутривидовых взаимодействий, выраженной в суммарной площади перекрывания участка обитания с участками других особей, определённых методом гармонической средней (Маклаков, 1998, 2001а, 2001б; Maklakov, 2000). Особенно очевидно это проявляется в период «выбора» путей онтогенетического развития, то есть в мае-июле (рис.8, 9), когда одновозрастные и примерно одинаковые по размеру на начальном этапе животные начинают расти с разной скоростью (Маклаков, Кряжимский, 2002). Пример, приведённый на рис.8 и 9 позволяет сделать вывод, что интенсивные внутривидовые контакты затормозили рост молодой полёвки-экономки ♂№46 в начале июля.

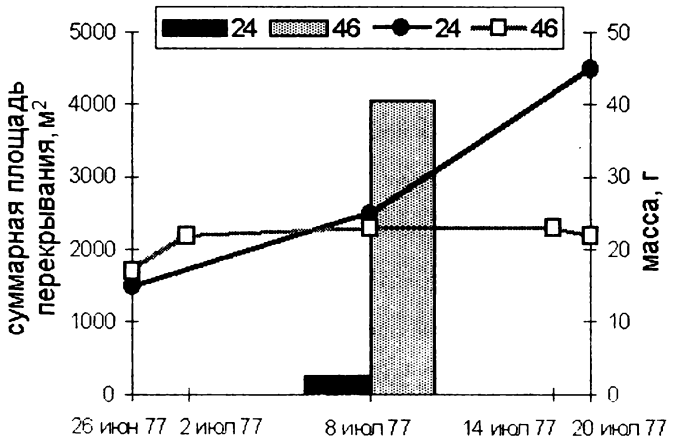


Рис.8. Суммарная площадь перекрывания участков обитания одновозрастных сеголеток полёвки-экономки ♂№24 и ♂№46 с участками других особей в начале июле 1977г. (диаграмма) и изменения массы тела этих зверьков с конца июня по конец июля (график).

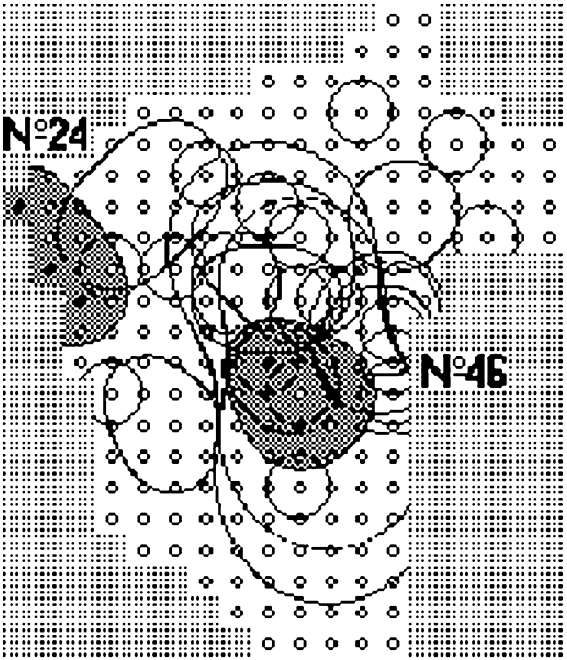


Рис.9. Участки обитания одновозрастных сеголеток полёвки-экономки ♂№24 и ♂№46 (штриховка) и участки всех остальных особей (контуры) на площадке в начале июля 1977 г. (Южный Ямал).

Для выявления связи скорости роста молодых животных с потенциальной интенсивностью их контактов с другими особями данные (довольно редкие) по повторно ловившимся в каждом следующем отлове особям обозначали на графиках: площадь перекрывания с участками других особей – ось абсцисс, удельная скорость роста индивида, вычисленная по изменению массы тела – ось ординат.

Чаще всего зависимость (когда она была заметна) приобретала характер монотонной восходящей или нисходящей кривой. Иногда зависимость была явно немонотонной: проявляла определённый экстремум (рис.10). Анализ данных показывает, что максимальная удельная скорость роста молодых полевок наблюдалась у тех из них, участки обитания которых перекрывались с участками других зверьков на 5000-7000 м^2. Если площадь перекрывания участков была больше или меньше этой «области оптимального перекрывания», то удельный прирост оказывался ниже.

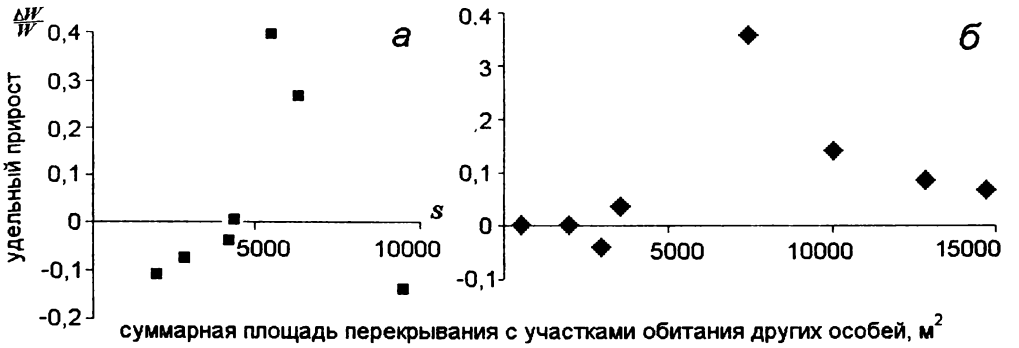


Рис.10. Зависимость удельной скорости индивидуального роста рыжих полёвок от суммарной площади перекрывания с участками других особей: (а) за период май-июль 1989 г. (Средний Урал); (б) за период август-сентябрь 1978 г. (Южный Урал).

Таким образом, полученная зависимость указывает на то, что быстрый рост неполовозрелых животных наблюдается в условиях некоторой оптимальной локальной плотности, когда уровень контактов конкретной особи с другими индивидами находится в узкой области взаимодействий. **Исходя из балансовой (биоэнергетической) теории роста, такую зависимость можно объяснить с помощью простой математической модели, описывающей распределение индивидуальной энергии на рост и внутривидовое взаимодействие (Маклаков, Кряжимский, 2002).**

Предложенная модель позволяет предположить три типа зависимости скорости роста грызунов от разности между фактической и оптимальной для роста площадью перекрывания участков обитания (рис.11а):

1) линейный при возрастании энергозатрат при избыточном (недостаточном) взаимодействии;

1) логистический (S-образный) при снижении энергопотребления при взаимодействии в благоприятных условиях среды (широкий для оптимального роста диапазон взаимодействий);
2) гиперболический, который можно рассматривать как частный случай логистического в неблагоприятных условиях среды (узкий для оптимального роста диапазон взаимодействий), наиболее близко описывает наблюдаемую в природе зависимость.

Таким образом, впервые предложенный Олли принцип средней оптимальной для индивидуального и популяционного роста плотности (Allee, 1931, 1949, 1951) находит обоснование с биоэнергетических позиций, так как социальные (взаимодействия) силы притяжения между особями при недостаточной их плотности, и отталкивания – при избыточной – тоже являются статьями энергетического бюджета животного. Увеличение потребления энергии при оптимальном уровне взаимодействий может объясняться минимизацией времени, затрачиваемого животным на социальные контакты, и соответственно увеличением времени, связанным с потреблением пищи (Кряжимский, 1988, 1992).

Для того, чтобы оценить, каким образом характер зависимости скорости роста и созревания грызунов от их потенциальных контактов друг с другом может влиять на динамику численности грызунов, мы провели серию расчетов с помощью компьютерной модели, имитирующей подвижные индивидуальные участки обитания грызунов и при разном характере влияния площади их перекрывания на скорость роста и размножения животных. Модель была построена, исходя из ряда упрощенных предположений.

Как видно из рис.11б, если зависимость скорости роста от площади перекрывания участков была линейной, группировка быстро вымирала.

Имитация же S-образной зависимости показала, что узкая область оптимального роста (неблагоприятные условия среды) вызывает циклы численности с большой амплитудой колебания, чреватые демографическими катастрофами, а широкая (благоприятные условия среды) приводит к стабилизации численности на относительно постоянном уровне (рис.11б). Это позволяет предполагать, что одни и те же механизмы внутрипопуляционной регуляции индивидуального роста вызывают тем большие колебания численности, чем у́же область перекрывания участков обитания, позволяющая грызунам расти и развиваться с максимальной скоростью.

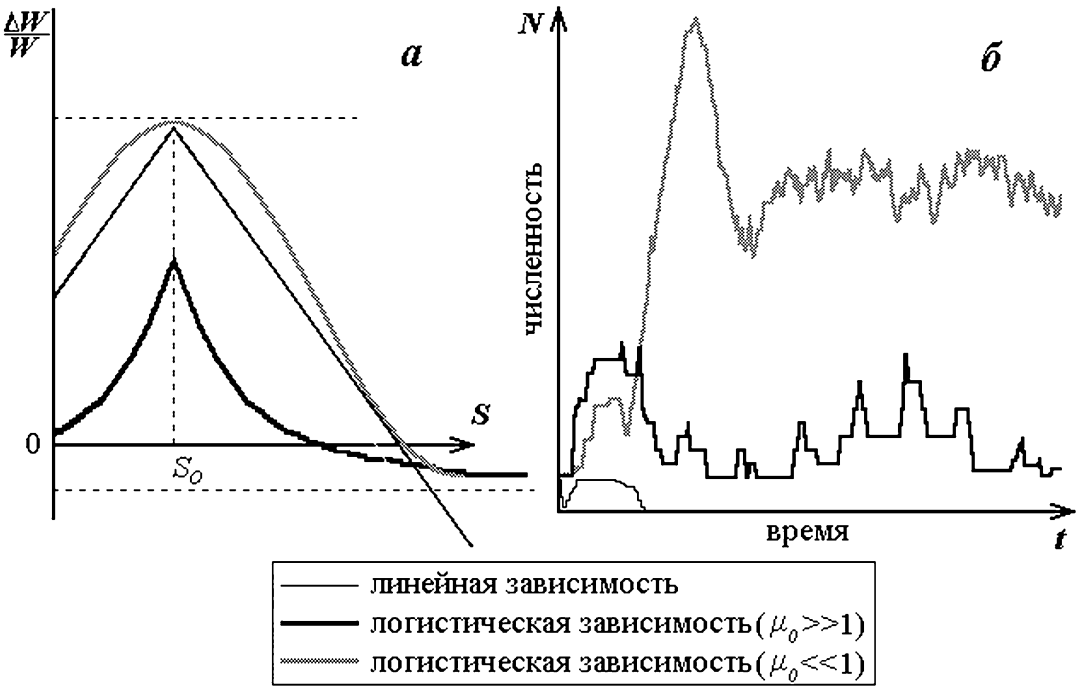


Рис.11. Три типа зависимости удельной скорости роста от суммарной площади взаимодействия (а) и их влияние на динамику численности в имитационной модели популяции (б).

Эта гипотеза подтверждается данными по анализу географических вариаций динамики численности у различных видов мелких грызунов: наблюдалось возрастание индексов цикличности численности красных и рыжих полёвок на Севере европейской России с юга на север и с запада на восток (Бобрецов, Куприянова, 2002). Подобная связь периодичности колебаний численности мелких грызунов с широтой местности отмечена и для Фенноскандии (Hansson, Henttonen, 1985).

Логистическая модель зависимости «взаимодействия-рост» не противоречит данным, свидетельствующим о существовании двух типов онтогенеза мелких грызунов (Оленев, 1982). **Небольшой диапазон оптимальных внутривидовых взаимодействий для видов мелких грызунов в высоких широтах указывает на их существование преимущественно в пессимальных для роста и размножения условиях. В таких условиях адаптивным становится наличие второго пути онтогенеза (аналог максимизации времени в теории оптимального питания), позволяющего при низком уровне метаболизма переживать неблагоприятные по кормообеспеченности условия зимы, а также периоды как высокой численности населения грызунов (неблагоприятные для потребления), так и низкой (неблагоприятные для размножения из-за малой вероятности социальных контактов). Последним допущением можно объяснить существование продолжительных фаз низкой численности (депрессии) в популяциях мелких грызунов – плотность долго остаётся недостаточной для быстрого индивидуального и как следствие популяционного роста.**

Выводы

1. При оценке численности и подвижности населения грызунов на площадке отлова с помощью двумерных регрессионных моделей, смысл получаемых коэффициентов регрессии неоднозначен и может трактоваться по-разному, в зависимости от представлений, заложенных в модели.
2. Применяемые методы статистики к данным по точкам поимок мелких млекопитающих не учитывают дискретную пространственную структуру населения территориальных животных и позволяют определять степень положительных или отрицательных взаимодействий только для больших совокупностей отловленных особей и точек поимок.
3. Применение метода гармонической средней не даёт описания индивидуальных участков всех особей, встречающихся площадке отлова, но с учётом факторов подвижности населения и ограниченности самой площадки, позволяет определять области присутствия, совместно используемые территории и, соответственно, степень взаимодействий между грызунами.
4. Существование двух альтернативных путей онтогенетического развития формирует демографическую, социальную и пространственную структуру населения грызунов. Неоднородность участков обитания животных разных функциональных группировок по размеру и качеству занимаемых местообитаний определяет распределение между грызунами используемой ими территории. Изменения в соотношении разных функциональных группировок мелких грызунов отражаются на изменении пространственной структуры их населения, что является механизмом адаптации популяции к нестабильному воздействию внешних (сезонным и климатическим) и внутренних (плотность населения) факторов.

5. Оптимальный уровень внутривидовых взаимодействий между особями территориальных видов грызунов возникает при некоторой оптимальной локальной плотности и является ключевым фактором, как для размножения половозрелых, так и для роста и развития молодых особей.

   Как избыточный, так и недостаточный уровень взаимодействий внутри популяций грызунов вызывает снижение потребляемой энергии отдельными особями, что может быть связано с перестройкой энергетического бюджета животных, уделяющий большую часть суточного бюджета времени не на кормление, а на защиту при избыточных и на поиск при недостаточных контактах.

   Ширина оптимального для роста диапазона внутривидовых контактов, вероятно, объясняется благоприятностью внешних условий. Узкий диапазон, оптимальный для роста и развития, определяет наличие двух путей онтогенеза и циклическую динамику численности популяций грызунов в высоких широтах.

Список опубликованных работ по теме диссертации

1. *Маклаков К.В.* Определение влияния внутривидовых взаимодействий на рост особей, исходя из оценки степени перекрывания их индивидуальных участков обитания, на примере рыжей полевки (Clethrionomys glareolus) // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: Материалы конф. молодых ученых урал. региона. – Екатеринбург, 1998. – С.183-189.
2. *Маклаков К.В.* Моделирование механизмов влияния на рост внутрипопуляционных контактов и проверка адекватности моделей на примере рыжей полевки // Математические методы в экологии : Тез. докл. Всерос. науч. шк. – Петрозаводск, 2001. – С. 161-165.

3. *Маклаков К.В.* Внутрипопуляционные контакты как фактор торможения и ускорения индивидуального роста в популяциях мелких грызунов // Онтогенетические, эволюционные и экологические аспекты биоэнергетики: Всерос. симпоз., посвящ. 75-летию со дня рождения проф. А. И. Зотина – М., 2001. – С.46-48.
4. *Маклаков К.В.* Можно ли применять методы сопряженности и пространственной корреляции при анализе данных точечных поимок мелких млекопитающих? // Проблемы глобальной и региональной экологии: Материалы конф. молодых ученых – Екатеринбург, 2003. – С.133-144.
5. *Маклаков К.В., Кряжимский Ф.В.* Связь индивидуального роста грызунов с пространственной структурой населения и динамикой численности // Докл. РАН. – 2002. – Т.387, № 3. – С.422-424.
6. *Маклаков К.В., Оленев Г.В., Кряжимский Ф.В.* Типы онтогенеза и территориальное распределение мелких грызунов // Экология – 2004. – №5. – С.366-374.
7. *Маклаков К.В., Соколов А.А., Кряжимский Ф.В.* Оценивание численности и подвижности особей в популяциях мелких млекопитающих методом многосуточного отлова // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: Материалы конф. молодых ученых урал. региона. – Екатеринбург, 2001. – Вып. 2. – С. 149-159.
8. *Маклаков К.В., Соколова Н.А.* Территориальная структура двух видов грызунов (*Microtus gregalis* Pall. и *Lagurus lagurus* Pall.) в степной зоне Западной Сибири // Проблемы глобальной и региональной экологии: Материалы конф. молодых ученых – Екатеринбург, 2003. – С.258-262.
9. *Maklakov K.V.* The influence of home range overlaps degree on individual growth in bank voles in a phase of number peak // Rodens et Spatium: 7-th Intern. Conf. – Ceske Budejovice, 2000. – P.8.
10. *Palcheh N.A., Malkova M.G., Maklakov K.V.* Territorial structure of two species of rodents (Microtus gregalis Pall. and Lagurus lagurus Pall.) in Western Siberia steppe // 4th Europ. Congr. of Mammalogy. – Brno, 2003. - P.183.

Подписано в печать 15 октября 2004 года
Объём: один печатный лист
Тираж: 100 экземпляров
Отпечатано в типографии «Интерлэнд»
620026, Екатеринбург, ул.Р.Люксембург,18
Тел.: (343)3711272