РОССИЙСКАЯ
АКАДЕМИЯ НАУК

О. Ф. Садыков И. Е. Бененсон

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

·НАУКА·

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Институт экологии растений и животных

О.Ф. Садыков, И.Е. Бененсон

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ:
концепции, гипотезы, модели

МОСКВА "НАУКА" 1992

УДК 574.34+519.9

Динамика численности мелких млекопитающих: Концепции, гипотезы, модели / О.Ф. Садыков, И.Е.Бененсон. — М.: Наука, — 1992. — 191 с. — ISBN 5-02-005837-8.

В книге дан критический обзор современных гипотез динамики численности популяций мелких млекопитающих и соответствующих математических моделей. На основе собственных данных по демографии и особенностям использования территории лесными полевками предложена гипотеза популяционной динамики мелких млекопитающих в мозаичной среде и построена модель динамики численности популяций, учитывающая гетерогенность используемого животными пространства.

Для зоологов, экологов, специалистов в области прикладной математики в биологии, преподавателей и студентов биологических вузов.

Табл. 21. Ил. 77. Библиогр. 420 назв.

Population Dynamics of Small Mammals: Concepts, Hypotheses, Models / O.F. Sadykov, I.E. Benenson. Moscow: Nauka, 1992. — 191 p.

The book presents a critical review of contemporary hypotheses for the regulation of animal numbers in small mammal populations, and corresponding mathematical models. Based on original data on demography and utilization of territory by Clethrionomys voles a hypothesis is proposed for the population dynamics of small mammals in a mosaic environment, and a model of the population dynamics is considered allowing for the heterogeneity of the area occupied by the animals.

The book is intended for specialists in zoology and animal ecology, as well as in mathematical biology. It will be useful for teachers, undergraduate and postgradiate students.

Ответственный редактор

кандидат биологических наук
Ф.В. Кряжимский

Рецензенты:

доктор биологических наук
Л.Н. Добринский,

доктор физико-математических наук
Ю.М. Свирежев,

кандидат физико-математических наук
Д.А. Саранча

С $\frac{1907000000-202}{042(02)-92}$ **454-91, II полугодие**

© Садыков О.Ф., Бененсон И.Е. 1992
© Российская Академия наук, 1992

ISBN 5-02-005837-8

ПРЕДИСЛОВИЕ

Интенсивное изучение популяционной динамики мелких млекопитающих в последние десятилетия привело к возникновению большого числа гипотез, объясняющих причины колебаний численности их популяций в одних частях ареала и относительную стабильность численности тех же видов в других. Можно выделить четыре группы гипотез.

Факторы, определяющие динамику численности, следующие.

1. Зависимость популяционных параметров-интенсивности размножения, гибели, скорости полового созревания и др. от плотности популяции.

2. Динамика генетической структуры популяции.

3. Динамика сообщества, в которое входит рассматриваемая популяция.

4. Погодно-климатические условия.

Большое количество конкурирующих гипотез обусловлено, по нашему мнению, ориентацией на объяснение механизмов, определяющих популяционную динамику, но не на предсказание численности мелких мышевидных грызунов на территориях, важных с "человеческой" точки зрения, — больших островах, в лесных массивах, сельскохозяйственных угодьях, на территориях, где ведется промысел хищников, и т.п. Ясно, что для предсказания численности понимание механизмов регуляции необходимо. Однако практические цели существенно модифицируют подход к решению проблемы, оринтируя на простоту теории и возможность ее проверки.

Именно с точки зрения объяснения и предсказания динамики численности мелких млекопитающих мы попытаемся рассмотреть известные к настоящему времени гипотезы регуляции численности Rodentia. Формализация гипотезы в виде математической модели представляется нам принципиальным моментом для любой биологической теории, и в частности при изучении динамики мышевидных грызунов. Важнейшим для каждой гипотезы является объяснение наблюдаемых у грызунов колебаний численности популяций. Без модели невозможно понять, будет ли в рамках принятой гипотезы численность популяции, колеблясь, стремиться к равновесию или колебания не будут затухать. Кроме этого, математические модели имеют неоспоримые достоинства с точки зрения обнаружения пробелов в понимании вопроса и экспериментальных данных, оценки роли исследуемых факторов и т.п. [376].

В первой части мы рассмотрим основные концепции и гипотезы регуляции численности мелких млекопитающих, во второй — соответствующие математические модели. Нумерация рисунков, таблиц и формул проводится по главам.

Для понимания изложенного материала достаточно знания стандартного курса математики для биологических факультетов или книги [29].

Авторы глубоко благодарны канд. биол. наук О.А. Лукьянову, участвовавшему в написании первой части главы 1, С.В. Поленц, выполнившей рисунки, а также Е.Л. Воробейчику, А.О. Маханьку и Э.А. Поленц за помощь в оформлении рукописи.

Часть I

КОНЦЕПЦИИ И ГИПОТЕЗЫ

Глава 1

КОНЦЕПЦИЯ ЭНДОГЕННОЙ РЕГУЛЯЦИИ

Благодаря развитию исследований по динакике численности мышевидных грызунов появилось представление о невозможности объяснения наблюдаемых колебаний численности на основе пищевого лимитирования, воздействия неблагоприятных погодных условий или хищников. Это мнение было четко сформулировано Д. Читти [161], который критически рассмотрел гипотезы экзогенной регуляции численности грызунов и показал, что ни одна из них не позволяет в полной мере объяснить наблюдаемые явления. На основе собственных наблюдений он выдвинул гипотезу о ведущей роли эндогенных механизмов. К настоящему времени сформулировано несколько подобных гипотез и проведена огромная экспериментальная работа по их проверке. Рассморим их подробнее.

1.1 ВЛИЯНИЕ ПЛОТНОСТИ НА ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ У ГРЫЗУНОВ

Плотность популяции является естественным показателем интенсивности взаимоотношений особей. Именно зависимость демографических параметров и интенсивности роста и развития животных от плотности рассматриваются в большинстве работ в качестве доказательства проявления механизмов эндогенной регуляции. В целом анализ экспериментальных данных показывает, что практически во всех случаях при достаточно высокой плотности популяции снижается интенсивность размножения животных. В качестве оценки интенсивности размножения животных здесь и далее мы будем рассматривать число доживающих до половой зрелости потомков, приходящееся на одну особь. В приложении приведены данные по экспериментальным наблюдениям такого рода.

Наиболее убедительны доказательства зависимости от плотности длительности периода размножения, доли размножающихся в единицу времени самок (или длительности интервала между последовательными пометами), длительности полового созревания и выживаемости молодняка. По нашему мнению, нет оснований считать, что в естественных условиях плотность популяции достигает такого уровня, что начинает влиять на выживаемость взрослых особей. В экспериментальных исследованиях наблюдаются различия в выживаемости взрослых животных в годы нарастания и депрессии численности, но в течение одного года выживае-

мость размножающихся особей, по-видимому, не зависит от изменений плотности популяции [10, 273].

Наиболее четко зависимость демографических параметров от плотности прослеживается для территориальных видов грызунов, у которых в течение периода размножения можно выделить в той или иной степени постоянные индивидуальные участки. К настоящему времени явно выраженная территориальность продемонстрирована для самок и самцов всех видов Clethrionomys, для многих видов родов Microtus и Apodemus [57, 76]. В ряде работ доказано, что при повышении плотности уменьшение размера индивидуального участка ограничено. Н.М. Окулова [76] апроксимировала зависимость размера участка Cl. rutilus от плотности гиперболой $S = 0{,}11 + 3{,}55/d$, где S — площадь участка (га); d — плотность популяции (ос/га). Д. Ван Влек [405] получил подобную зависимость для самцов разных видов рода Microtus. В [114] показано, что размер участка у M. pennsilvanycus не зависит от плотности, но сравнение с результатами других авторов показывает, что в этом исследовании размеры участков всегда были минимально возможными.

Наиболее четко зависимость популяционных параметров от плотности для территориального вида продемонстрировала Г. Буяльска [150]. Мы обсудим их во второй части при изучении динамики численности рыжей полевки на острове. Поскольку ее данные были использованы для построения имитационной модели динамики численности островной популяции полевок. В этой главе рассмотрим данные других авторов.

Т.В. Кошкина [55] изучала популяционную регуляцию численности красной полевки в предгорной тайге на юге Западной Сибири (Салаир), в оптимуме ареала вида. Воздействие метеорологических и кормовых факторов здесь было выражено слабо, хорошие защитные условия ослабляли пресс хищников. В этих условиях амплитуда колебаний численности красной полевки была невелика. В таежном массиве майские показатели добычи этого вида колебались по годам в 10-кратном размере — 2—20 особей на 100 ловушко-суток, а в последней декаде июля — не более, чем в 2—3 раза. Колебания численности на Салаире удавалось выявить только по уровню весенней численности, и интервалы между годами высокой весенней численности здесь 2—3 года. Выравнивание численности красной полевки к концу сезона размножения обусловлено неодинаковой скоростью ее нарастания в течение лета. Когда к весне выживало много перезимовавших особей, численность зверьков за лето возрастала всего в 1,5—3 раза и достигала сезонного пика численности уже в июле. В тех случаях, когда весной численность зверьков была низкой, она нарастала до сентября, увеличиваясь в течение лета в 10—13 раз.

Для выявления популяционных механизмов, приводящих к стабилизации численности полевок, Т.В. Кошкина [55] регистрировала пространственную, иерархическую и возрастную структуру населения, а также физиологическое состояние, рост, размножение и смертность зверьков. Эти показатели закономерно менялись в соответствии с колебаниями весенней численности животных. В 3-летнем популяционном цикле красной полевки было выделено три фазы: минимума, нарастания и пика численности.

В фазе минимума участки взрослых самок полностью изолированы друг

от друга. У взрослых самцов наблюдалось групповое использование территории. Взрослые и молодые зверьки концентрировались в одних и тех же наиболее благоприятных местах, что могло служить признаком отсутствия конкуренции между ними.

В годы высокой весенней численности полевки использовали всю исследуемую территорию. Размеры участков обитания полевок обоего пола и всех возрастов уменьшились, а их перекрытие возросло. Обособленные участки обитания сохранялись только у перезимовавших самок.

Поведение и конкурентные взаимоотношения играли первостепенную роль в разделении территории между особями. Наблюдения за мечеными полевками показали, что наиболее агрессивны размножающиеся перезимовавшие особи. Молодые животные избегают встреч с ними. Среди неполовозрелых обычны мирные отношения. Взаимная агрессия перезимовавших самок способствует обособлению их участков обитания друг от друга. Высокая агрессивность половозрелых самцов приводит к возникновению среди них многоступенчатой иерархии.

Т.В. Кошкина [53] установила, что начало размножения полевок определяется абиотическими условиями весны и плотностью перезимовавших животных. При высокой численности зверьков (в среднем 20 ос./100 лов.-сут. в мае) размножение начинается заметно позже, чем это следовало бы ожидать, учитывая характер весны. В поселениях с разной плотностью различия в начале размножения достигали 2—3 нед. При высокой плотности населения позднее начало размножения красной полевки сопровождалось и более ранним его затуханием. Период массового размножения при высокой весенней плотности населения длился примерно 3 мес, при низкой — примерно 4,5 мес.

В фазе минимума промежутки между появлением первых двух выводков у перезимовавших особей были существенно короче (20—25 дней), чем на фазе максимума (35—45 дней). Для перезимовавших самок количество выводков за сезон (2,4—3,0) и общее число детенышей на самку варьировали сравнительно мало (13—20 детенышей на самку в разные годы) и не коррелировали с фазами цикла. В то же время плодовитость сеголеток изменялась по годам в широких пределах в зависимости от уровня весенней численности перезимовавших зверьков и фазы цикла.

В год низкой численности перезимовавших зверьков налюдался интенсивный рост молодых животных первых выводков, и они достигали половой зрелости в возрасте 17—22 дней, сразу после выхода из нор. Самки весенних поколений приносили в такие сезоны по 2—3 выводка, и в размножении участвовали не только дочерние, но и внучатые поколения перезимовавших производителей. В годы максимальной численности перезимовавших полевок созревание молодых замедлялось или прекращалось вовсе (рис. 1.1). Причем с увеличением плотности населения скорость созревания молодых самцов замедлялась в большей степени, чем самок. Если попадаемость перезимовавших полевок весной достигала 6—11%, то все молодые самцы оставались неполовозрелыми до следующего года. При попадаемости старых особей в мае, превышающей 15—20%, молодые самки либо совсем не размножались, либо в размножении участвовали лишь немногие особи из первых весенних выводков. Среднее число детенышей за сезон на молодую половозрелую самку составляло 8,4—

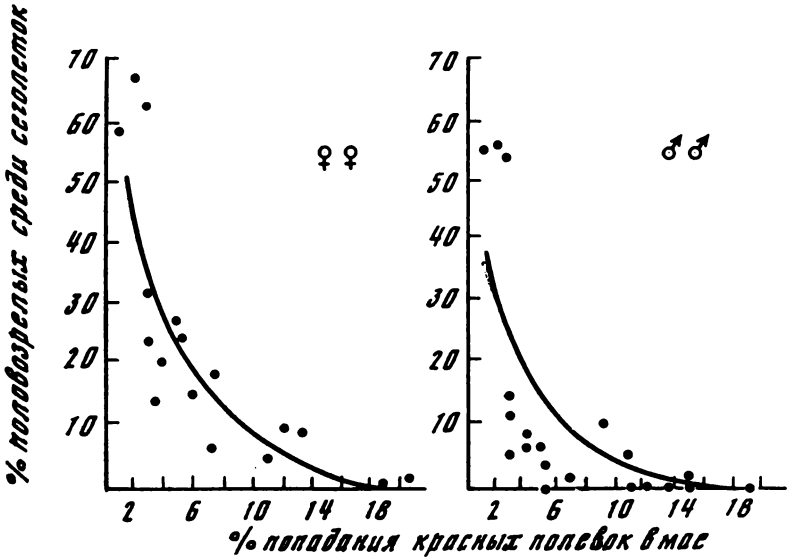


Рис. 1.1. Зависимость доли половозрелых особей красной полевки от плотности, по: [53]

13,6 в фазах минимума и 0,0—7,0 в фазах максимума. В фазе минимума зверьки росли и после наступления пловозрелости, в течение всего лета. В середине лета многие сеголетки 40—50-дневного возраста достигали размеров перезимовавших зверьков. В фазе максимума рост молодых полевок замедлялся и прекращался рано. При этом у перезимовавших полевок, занимающих доминирующее положение в популяции, вес и упитанность в фазе популяционного максимума были выше, чем в годы низкой численности, что свидетельствует о благоприятных условиях в эти периоды.

Зависимости демографических параметров от плотности у серой крысы в северных районах Казахстана продемонстрировал А.Н. Козлов [50]. При высокой численности крыс в животноводческих помещениях резко уменьшается доля самок, участвующих в размножении, снижается плодовитость, повышается эмбриональная смертность, задерживается половое созревание молодняка (табл. 1.1).

Коэффициент корреляции между плотностью и процентом беременных по табл. 1.1 равен 0,97 ($p < 0,01$). Существует связь между плотностью и долей самок с резорбирующими эмбрионами ($\eta = 0,84$; $p < 0,01$). Однако наряду со значительным возрастанием эмбриональной смертности в условиях высокой плотности наблюдается и некоторое увеличение частоты резобции в микропопуляциях с очень низкой плотностью.

Особенно сильно подавляется размножение в условиях высокой плотности у молодых самок. Среди особей возрастно-весовой группы 191—230 г, при плотности крыс до 10 на 100 м^2 отмечено в среднем 28,9% беременных, а при плотности более 50 крыс на 100 м^2 — всего 8,1%. Меньше

Таблица 1.1

Интенсивность размножения серой крысы в микропопуляциях с разной плотностью, по [50]

Месяц отлова	Средний возраст особей, мес	Среднее число крыс на 100 м^2	Вскрыто взрослых самок	Из них беременных,%	Среднее число эмбрионов	% самок с резорбирующими эмбрионами
Март	3,5	47,1	502	23,1	8,3	12,9
"	3,0	44,0	85	21,2	8,4	11,7
"	1,0	2,0	13	100,0	10,2	0,0
Апрель	3,5	79,9	246	19,1	8,6	12,8
"	1,0	3,5	112	60,7	10,9	4,9
Май	3,5	66,8	207	26,6	8,7	21,2
"	1,0	4,5	371	45,4	9,8	6,7
Август	4	113,7	285	15,8	7,0	22,2
"	1	3,7	117	47,8	9,6	12,3

всего изменяются показатели интенсивности размножения и эмбриональной смертности в зависимости от плотности у средневозрастных крыс.

М.-Р. Д.Магомедов [67] исследовал влияния плотности населения на интенсивность размножения малого суслика (Citellus pigmaeus) в Северном Прикаспии. Наблюдения проводились в 1978—1980 гг. на трех участках. На заповедном участке с небольшим запасом растительных кормов плотность животных была максимальной (62—143 ос./га), на участке с умеренным выпасом овец плотность сусликов была 42—96 ос./га, а на участке с интенсивным выпасом варьировала от 18 до 30 ос./га. Высокая интенсивность размножения животных в 1978 г. послужила причиной необычно высокого уровня численности вышедших из спячки сусликов в 1979 г. на всех трех участках (143, 96 и 30 ос./га). При этом оказалось, что число участвующих в размножении самок на сравниваемых участках резко различалось (табл. 1.2). На заповедном участке размножалось всего 34% самок, на участке с умеренным и интенсивным выпасом — соответственно 58 и 79%. Причиной этого автор считает существенное уменьшение размеров охраняемой территории суточных индивидуальных участков по мере увеличения плотности.

Таблица 1.2

Плотность населения и особенность весеннего (март-апрель) размножения и летней (июнь-июль) смертности сусликов на участках с разной плотностью растительности в 1979 г., по [67]

Оценка весенней численности ос./га	Доля размножающихся самок, %			Летняя численность молодняка, ос./га	Смертность молодняка, %
	Молодые (один год)	Старше года	Всего		
143 ± 8,0	23,5	74,4	34,3	146,4	100
96 ± 7,6	50,0	73,9	57,5	185	96
30 ± 1,2	72,4	91,6	78,7	55	42

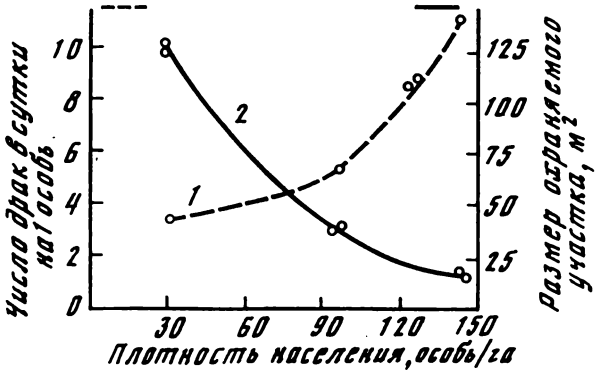


Рис. 1.2. Зависимость частоты столкновений между животными и размера охраняемой территории от плотности для Citellus pigmaeus, по: [67]

1 — самки; *2* — самцы

В результате возросло число контактов между сусликами и увеличилось число драк (рис. 1.2). На участках с очень высокой плотностью (143 и 96 ос./га) практически вся площадь обитания сусликов состояла из строго охраняемых участков, почти полностью соприкасающихся друг с другом. Суслики могли свободно передвигаться по участку лишь в радиусе 3—5 м; при пересечении границы участка они обязательно подвергались нападению со стороны соседей. Прямые подсчеты в период непрерывных суточных наблюдений показали, что на участке площадью 0,25 га в пределах заповедной территории происходило по одной-две драки в 1 мин, при этом крики дерущихся сусликов привлекали внимание почти всех соседних зверьков. Некоторые особи, вероятно, не выдерживали таких условий. За время прямых наблюдений за площадкой мечения (10 дней в апреле) свои участки покинули 5 сусликов из 32, а за весь апрель — 12 из 38, обитавших на площадке.

На участке с низкой плотностью (30 ос./га) контакты особей не были напряженными. Границы охраняемой части индивидуальных участков были обособлены друг от друга и нарушение границ происходило редко.

Автор, считает, что именно агрессивное поведение послужило причиной резкого снижения интенсивности размножения на участке с высокой плотностью. Следует отметить тот факт, что для взрослых особей (старше года), составлявших небольшую часть популяции, участие в размножении слабо зависимо от плотности, колеблясь от 74 до 92% (табл. 1.2).

Плотность популяции оказала влияние и на выживаемость приплода (табл. 1.2). В 1979 г. на заповедном участке до конца мая беременные, а затем кормящие самки часто подвергались нападению со стороны более сильных соседей, уступали в борьбе за территорию более упитанным самцам и яловым самкам и были вынуждены занимать мелкие и бедные кормами участки в окрестностях норы. В результате у большей части самок, обитавших на заповедном участке, нарушилась лактация, и их молодняк погибал в норах еще до выхода на поверхность; другая часть самок мигрировала, покинув свой молодняк, который также погиб. Весной мигрирую-

щая часть населения состояла исключительно из исхудавших самок, прекративших лактацию.

На участках умеренного выпаса скота наблюдалась сходная картина. Большая часть молодняка (70%) погибла еще в норах, а из тех, которые вышли на поверхность, до залегания в спячку дожили лишь 4% особей, т.е. смертность составила 96%.

Молодняк участка с интенсивным выпасом был выращен самками нормально, тогда как молодняк с участка умеренного выпаса отставал от них по срокам развития почти на целый месяц. Смертность на участке интенсивного выпаса была минимальной (42%).

В итоге М.-Р.Д. Магомедов [67] считает, что регуляция плодовитости малого суслика осуществляется через особенности поведения. Для этого вида критическая плотность населения равна 80—90 ос./га. Ее превышение ведет к росту агрессивности зверьков, блокирует процессы спаривания и снижает интенсивность размножения. По мере снижения плотности агрессивность уменьшается и интенсивность размножения нарастает. Агрессивное поведение сусликов в случае высокой плотности населения служит причиной высокой смертности молодняка из-за нарушения хода беременности самок, лактации и выкармливания молодняка. По мере снижения плотности смертность молодняка уменьшается. Следовательно, плотность популяции сусликов служит фактором контроля и регуляции численности этих животных.

Описанные результаты, а также приведенные в приложении данные позволяют в принципе объяснять наблюдаемые изменения численности популяции грызунов. Однако ясно, что зависимость демографических параметров от плотности, наблюдаемые на популяционном уровне, должны быть объяснены на уровне отдельных организмов. Такое объяснение дает гипотеза Д. Кристиана, называемая также гипотезой стресса.

1.2. ГИПОТЕЗА СТРЕСС-РЕГУЛЯЦИИ

Гипотеза стресс-регуляции основана на концентрации Г. Селье [93] об общем адаптационном синдроме, в частности на положении о патогенической связи стресса с нарушениями репродукции и его роли в генезисе болезней адаптации. Анализируя материал по природным и лабораторным популяциям, Д. Кристиан [164] пришел к заключению, что первопричиной замедления роста численности является нарушение общих механизмов адаптации. Решающее значение при этом приобретают эндокринные факторы. С ростом численности популяции усиливается активность гипоталамо-гипофизарно-надпочечников системы и реципрокно угнетается гипоталамо-гипофизарно-половая. При этом механизмы адаптации работают с повышенной нагрузкой и по мере возрастания численности истощаются. Сущность гипотезы заключается в том, что увеличение плотности популяции сопровождается усилением конкурентных взаимоотношений и изменением общественного поведения животных. Это приводит к развитию и усилению адаптивных физиологических реакций, которые по типу обратной связи регулируют рост популяции путем угнетения процессов воспроизводства и массовой гибели животных, наступающей при истощении приспособительных механизмов [72].

Механизм взаимодейсвия гипофиза, надпочечников и половых желез заключается в следующем. Раздражение органов чувств активизирует освобождение гормонов в гипоталамусе, и это дает стимул гипофизу выделять гормоны, важнейший из которых в этом механизме — адренокортикотропный (АКТГ). АКТГ, в свою очередь, стимулирует кору надпочечников в продукции нескольких гормонов, упрощенно называемых кортикоидами, которые подавляют функцию гонад и отрицательно влияют на секрецию АКТГ гипофизом. Кортикоиды ингибируют воспроизводительную функцию, образование антител и препятствуют фагоцитозу. АКТГ также подавляет образование гормона роста. Таким образом, этот активизируемый раздражением механизм препятствует размножению и ослабляет защиту от заболеваний [35].

Гипотеза Д. Кристиана сразу же после формулировки в 50-е годы привлекла к себе пристальное внимание. Исследования на лабораторных популяциях многих видов млекопитающих при искусственном формировании групп разной численности, как правило, подтверждали основные положения теории стресса. Было установлено, что с увеличением числа особей в группе кора надпочечников гипертрофируется и гиперплазируется, а средний вес надпочечников увеличивается [165]. Параллельно с этим снижается вес зобной железы, концентрация аскорбиновой кислоты в надпочечниках, число эозинофилов в крови.

Надпочечники мышей из клеток с повышенной плотностью продуцируют значительно большое кортикостероидов, чем надпочечники одиночно содержавшихся животных [406]. У крыс, содержавшихся по 20 особей в клетке не менее 2 нед, уровень кортикостерона в плазме крови был почти в 2 раза больше, чем у изолированных животных [123]. Аналогичные результаты при сходных условиях эксперимента получены на мышах и крысах [85]. При ссаживании 20 мышей через 3 нед удалось выявить увеличение коркового слоя надпочечников на 30% по сравнению с животными, рассаженными по 5 особей [152]. Причинами гипертрофии коры надпочечников являются факторы эмоционального порядка, а не физическое воздействие особей друг на друга. Так, при групповом содержании мышей увеличение размеров надпочечников более выражено у субординатных животных [165] и показано, что уже вид агрессивного животного вызывал у других особей стимуляцию функции коры надпочечников и их гипертрофию [142]. Таким образом, интенсивность адренокортикальной секреции существенно возрастает с увеличением размера группы [85], причем повышение веса надпочечников линейно связано в логарифмом численности группы [98, 175].

При ссаживании самцов мышей из лабораторных колоний наряду с изменением функции коры надпочечников изменяется функция половых желез: уменьшается вес семенников, семенных пузырьков и препуциальных желез, что отражает, по-видимому, угнетение процессов сперматогенеза из-за уменьшения секреции гонадотропинов и андрогенов, причем эти изменения прямо пропорциональны численности групп [166].

Повышение численности группы влияет на надпочечные железы у самок в меньшей степени, чем у самцов. Однако у самок, так же как у самцов, наблюдается отчетливое угнетение половой и репродуктивной функции. Задерживается половое созревание, понижается вес матки, в

условиях перенаселения самки приносят помет, который растет с явными признаками недостаточности питания, в связи с пониженной лактационной способностью матерей [165].

В свободно развивающихся лабораторных группировках с ростом численности животных увеличивается число агрессивных контаков. Если частота нападений мышей друг на друга достигает одного столкновения на одно животное в 1 ч, то резко увеличивается смертность детенышей в пометах [364]. Вес надпочечников по мере роста численности увеличивается, также повышается концентрация кортикостероидов в крови и понижается число эозинофилов. Это характерно для мышей, полевок, джунгарских хомячков [72].

С ростом численности группы снижается число овуляций, увеличивается гибель эмбрионов, уменьшается выживаемость и замедляется половое созревание помета (см. приложение). Одной из основных причин понижения выживаемости новорожденных является угнетение процессов лактации. Кроме того, может играть роль нарушение материнского поведения. У самцов угнетается способность к воспроизводству, задерживается или нарушается сперматогенез и тормозится половое созревание [155, 165, 167].

Результаты исследования животных из лабораторных группировок в целом согласуются с гипотезой Д. Кристиана и дают основания для поисков фактов, подтверждающих ведущую роль стресса в регуляции численности естественных популяций млекопитающих. Однако исследования, проводимые в природных популяциях, не дают пока однозначных результатов.

Затруднения при выявлении связей между уровнем активности гипофизарно-надпочечниковой системы у животных и изменениями демографических параметров природных популяций обусловлены, с одной стороны, ненадежностью оценок популяционных параметров (плотность, смертность, миграция), в особенности при безвозвратном изъятии [65], с другой — трудностями оценки активности желез внутренней секреции. Наиболее информативные методики выявления функции надпочечников (определение кортикостероидов в крови, моче, секреторной потенции адренокортикальной ткани [59]) мало пригодны для условий полевых работ вследствие технической сложности. К тому же эти показатели весьма лабильны и изменяются в связи с сезонной ритмикой животных, процессом отлова, транспортировкой и временным передвижением животных в виварии. Наиболее часто применяется морфогистохимический анализ [59].

Ч. Кребс и Д. Майерс [273] проанализировали значительное число работ, обосновывающих гипотезу стресса, и пришли к выводу об отсутствии достоверных наблюдений за проявлениями стресса в природных популяциях грызунов. Они подвергли сомнению возможность использования веса надпочечников в качестве индикатора стресса, показали противоречивость других используемых характеристик эндокринной системы (секреторную потенцию адренокортикальной ткани и соотношение форменных элементов крови) для решиния этого вопроса. Демографические исследования, по их мнению, также не дают оснований для подтверждения гипотезы Кристиана. Авторы [273] указывают, что большинство экспериментов, подтверждающих гипотезу стресса, проведено на лабора-

торных популяциях, в условиях неестественного переуплотнения. Они считают, что эти результаты нельзя распространять на природные популяции, так как наблюдаемая в природе плотность популяций во много раз ниже, чем в лабораторных колониях. Рассмотрим более подробно аргументы в пользу такого мнения.

Д. Читти [160] проанализировал один из наиболее ярких примеров, подтверждающих гипотезу стресса — "шоковую болезнь" зайца-беляка (Lepus americanus), вызывающую сокращение его численности и связанную с различными физиологическими нарушениями [224, 225]. Он показал, что рассуждения, на которых основывается вывод о существовании "шоковой болезни", несостоятельны и не подтверждаются данными полевых исследований. О подобной же "шоковой болезни" у M. arvalis сообщал Ф. Франк [193], но и в данном случае это состояние наблюдалось только у животных, с которыми плохо обращались в неволе [161], т.е. эти наблюдения нельзя распространять на природные популяции.

Опыты по объекции гормонов тестостерона и местранола особям M. townsendii не показали связи между уровнем гормонов и весенней численностью группы [271, 390].

Т.В. Кошкина [55] показала изменение основных демографических показателей популяций красной полевки в связи с цикликой численности в условиях предгорной тайги на юге Западной Сибири, но отметила, что "... высокая плотность красной полевки не вызывала явлений физиологического стресса у зверьков". По ее наблюдениям, при высокой плотности относительные размеры надпочечников сеголеток не только не увеличиваются, но уменьшаются, что связано с замедлением роста зверьков и задержкой их полового созревания в эти периоды. У перезимовавших особей индексы надпочечников, а также почек, сравнительно слабо варьируют по годам, причем также не обнаружено их реакции на плотность популяции. На этом основании Т.В. Кошкина [55] считает, что на Салаире высокая плотность населения красной полевки не вызывала явлений физиологического стресса у зверьков.

И.А. Шилов [109] обнаружил корреляцию уровня стресса с многолетней динамикой численности рыжих полевок из Подмосковья, но не привел данных о влиянии уровня стресса на демографические показатели, поэтому и в этом случае роль стресса в динамике численности остается недостаточно ясной.

Специальными исследованиями эндогенной регуляции численности мелких млекопитающих занимались Ф.Б. Чернявский и А.В. Ткачев [104], изучавшие популяционные циклы леммингов в Арктике. Авторам удалось установить циклику функционирования эндокринного комплекса (щитовидной железы, надпочечников, гонад), синхронную с цикликой численности популяции. Однако мы считаем, что приведенные в [104] значения демографических показателей на разных фазах цикла не позволяют объяснить наблюдаемые 100-кратные колебания численности. Число потомков на одну самку для периодов летнего и подснежного размножений и произведение этих показателей, которое может служить грубой оценкой плодовитости самки за год при постоянной смертности, приведено в табл. 1.3.

Как видно из табл. 1.3, различия в итоговой плодовитости между

Таблица 1.3

Число потомков на самку в разных фазах динамики численности [104]

Период размножения	Вид	Фаза численности		
		спад	подъем	пик
Подснежное	D. torquatus	1	2,8—3,0	1,6
	L. sibiricus	1,8	1,9	0,5
Летнее	D. torquatus	4,8—6,1	4,1—5,7	3,0—5,9
	L. sibiricus	4,3—5,0	—	6,7—8,1
За год	D. torcuatus	4,8—6,1	11,5—17,0	4,8—9,4
	L. sibiricus	7,7—9,0	—	3,4—4,0

разными годами были не более чем двухкратные, причем к L. sibiricus показатель в год спада выше, чем в пике. Если считать, что основной причиной колебаний численности являются регулируемые стрессом колебания размножения, то наблюдаемые различия не могут привести к колебаниям 100-кратного размаха. Следовательно, большой размах колебаний численности леммингов определяется изменениями смертности на разных фазах популяционного цикла. Действительно, в ч. II мы покажем, что учет описанных в [104] изменений выживаемости позволяет объяснить наблюдаемые колебания. Но изменение смертности трудно связать со "стрессовой" гипотезой регуляции численности. Поэтому, на наш взгляд, говорить о существенной роли стресс-регуляции в определении численности леммингов преждевременно.

Таким образом, в настоящее время нет оснований для подтверждения гипотезы Д. Кристиана. Можно лишь предполагать, что действие стресса как фактора, стабилизирующего численность, имеет значение в относительно изолированных популяциях животных, обитающих в стабильных условиях среды.

Кроме общего объяснения снижения интенсивности размножения за счет изменения гормонального фона организма при повышении плотности, существует специфический механизм прерывания беременности в начальный период в случае спаривания самки с незнакомым самцом. Н.М. Брус [144] обнаружил, что не менее чем у 60% лабораторных мышей беременность прерывается, если в период до четвертого дня беременности к самке на сутки подсадить другого самца. На пятый день беременности чужой самец приводит к прерыванию беременности у 38%, на шестой — у 18%, на седьмой — у 3% самок. После прерывания беременности у самок восстанавливается нормальный экстральный цикл, и возможно ее повторное оплодотворение. Ссаживание беременных самок с чужими самцами той же генетической линии снижает вероятность прерывания беременности у Mus musculus [328] и M. agrestis [309]. Кроме Mus musculus, эффект Бруса был обнаружен у многих видов мышей и полевок — P. maniculatus, M. agrestis, M. pennsylvanicus, Cl. glareolus, M. ochrogaster [355]. Опыты, проведенные на лабораторной колонии M. ocrogaster, показали, что у значительной части особей этого вида беременность может быть

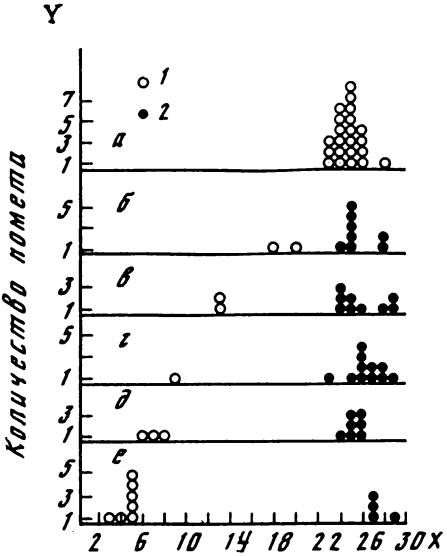


Рис. 1.3. Длительность интервала от момента смены самца в паре до момента успешного завершения беременности в зависимости от стадии беременности, на которой была произведена замена самца, по: [272]

а — контрольная группа; *б* — замена самца произведена на 3—4-е дни беременности; *в* — на 8—9-е дни; *г* — на 12—13-е дни; *д* — на 14—15-е дни; *е* — на 16—17-е дни; *1* — сохранившиеся беременности; *2* — беременности, сформировавшиеся после прерывания исходной. По оси *x* — время, прошедшее с момента образования пары или замены самца, дни; по оси *y* — число беременностей завершившихся рождением потомства

прервана вплоть до самых последних дней [327]. Для изучения эффекта Бруса было сформировано шесть групп самок по 10—14 особей. В контрольной группе каждая самка содержалась с одним и тем же самцом в течение всего опыта. В экспериментальных группах на 3—4- 8—9- 12—13- 14—15- и 16—17-е дни самцы были заменены. В контрольной группе из 26 самок размножались 22, в пяти экспериментальных группах из 59 самок размножались 54.

Результаты эксперимента приведены на рис. 1.3. Как видно, смена самца вплоть до 14—15-го дня беременности приводила к ее прерыванию у большей части самок. В первых четырех экспериментальных группах общая доля самок, у которых смена самца привела к прерыванию беременности, равна 85%. Смена самца на 16—17-й день приводила к прерыванию беременности у 4 из 11 самок (36%). Прерывание беременности сопровождается кровянистыми выделениями, выбросами частей эмбрионов, плаценты и т.д. Выделения длились до 3 дней, и после их прекращения новая беременность наступала через 1—2 дня.

Всего первую беременность продолжили 15 самок, 39 беременностей было прервано. Длительность беременности в контрольной группе 24,8±0,3 дня, длительность интервала от подсадки незнакомого самца до новых родов 26,1±0,3 дня ($t = 3{,}30$, $p < 0{,}01$). Среди самок, сохранивших первую беременность, ее длительность равна 23,9±0,2 дня, что меньше, чем в контрольной группе ($t = 2{,}27$, $p < 0{,}05$).

Р. Стен и Ф. Жаннет [371] сравнили долю прерванных после подсадки на 12-й день чужого самца беременностей в лабораторных колониях, поддерживавшихся в течение 10 лет и более, и в колониях, поддерживавшихся в течение не более 3—4 поколений. Сравнение было проведено, в частности, для M. pennsylvanicus и M. montanus. Доля прерванных на 12-й день беременностей у этих видов не зависела от длительности

поддержания лабораторной колонии и была столь же высока, как и в предыдущем эксперименте (60—90%).

Таким образом, различия в проявлении эффекта Бруса у разных видов очень велики. У Mus musculus он проявляется лишь в начальный период беременности, а у M. ochrogaster воздействие чужих самцов может привести к практически полной остановке размножения. Ясно, что принципиальное значение имеет природная ситуация. Ф. Мэллори и Ф. Клулоу [296] провели изучение эффекта Бруса у M. pennsylvanicus в лабораторной колонии и в природе одновременно. Лабораторные исследования показали, что у M. pennsylvanicus, как и у лабораторных мышей, прерывание беременности при ссаживании с незнакомым самцом возможно лишь до 5-го дня беременности. Прямые наблюдения по прерыванию беременности в природе практически невозможны, поэтому авторы пытались определить самок с блоком беременности по косвенным признакам — плацентарным пятнам, кривым изменения веса желтых тел, их состоянию и т.п. "Подозреваемыми" в этом случае оказались всего 10 самок, из них у 5 определен был блок беременности. В то же время в природных условиях встречаются случаи суперфетации — одновременного нахождения в матке эмбрионов двух возрастов или граафовых пузырьков без признаков атрезии в яичниках у беременных самок [66, 73, 308], что предполагает ослабление блока беременности у части самок в популяции.

Генетическое разнообразие потомков одного помета у P. maniculatus требует для своего объяснения участия в формировании зигот более одного самца [135], т.е. эффект Бруса может либо не проявляться вовсе, либо компенсироваться.

Как считают Ф. Мэмори и Ф. Клулоу [296], большое значение этот механизм может иметь при высокой плотности в начале периода размножения. В этом случае вероятность частой смены самцов велика, и начало фактического размножения может откладываться. Подобное объяснение хорошо согласуется с результатом Р.А. Имса [248]. По его наблюдениям, в двух симпатрических популяциях красной и красно-серой полевки началу размножения предшествовал период стерильного спаривания, длительность которого увеличивалась с ростом весенней плотности. В целом ясно, что роль эффекта Бруса определяется системой образования пар в популяции. Этот вопрос нуждается в исследовании, но для ряда видов мышевидных грызунов имеются свидетельства о длительном сохранении пар. У P. maniculatus моногамия была продемонстрирована в [190], у M. ochrogaster в [397]. Можно предположить, что у M. ochrogaster эффект Бруса в лаборатории проявляется так сильно именно потому, что в нормальной ситуации пары не разрушаются длительное время. В то же время Л. Гетц [211] не обнаружил каких-либо свидетельств сохранения пар у M. pennsylvanicus, что согласуется с описанным относительно слабо выраженным эффектом Бруса у этого вида.

Суммируя описанные результаты, укажем, что, несмотря на проявление механизмов гормональной регуляции в лабораторных условиях, они сами по себе не могут объяснить наблюдаемые в природе зависимости демографических параметров от плотности.

1.3. ГИПОТЕЗА С.С. ШВАРЦА "СПЕЦИФИЧНОСТИ КОГОРТ"

Мы уже неоднократно указывали, что зависимости демографических параметров от плотности (см. Приложение) реализуются на фоне сезонных изменений среды обитания, которые обусловливают специфичность сезонных генераций у мелких грызунов. Гипотеза о регуляции численности популяций за счет специфики сезонных генераций была сформулирована С.С. Шварцем в начале 60-х годов [106, 134], и в настоящее время получила повсеместное признание по крайней мере для видов, обитающих в условиях явно выраженной сезонности [27, 36. 79, 225, 334, 407, 412, 413] Сезонность размножения характерна для мышевидных грызунов, обитающих в средних и высоких широтах. Для этих зон основные представления гипотезы можно сформулировать следующим образом. Одновременное начало размножения приводит к тому, что в течение лета появление новых животных происходит дискретно, с более или менее выраженными интервалами времени между периодами массового появления пометов. С.С. Шварц рассматривал две "сезонные генерации", понимая под ними совокупности особей, родившихся в первую и вторую половины сезона размножения. "Сезонные генерации" включают в себя несколько отдельных "когорт" (ранее для когорт также использовался термин "генерация"), выделяемых по времени рождения и происхождению. К когорте K_0 относят перезимовавших животных, к когорте K_1 — особей первых, а к K_2 — вторых пометов перезимовавших Основу когорты K_3 составляют особи первого помета сеголеток. Кроме них, к K_3 относятся особи третьего и четвертого пометов перезимовавших животных. Основу когорты K_4 составляют молодняк второго помета особей из K_1. В зависимости от хода размножения в течение лета четвертые пометы немногих оставшихся в живых перезимовавших особей, третий помет особей из K_1 и потомков тех особей из K_2 и K_3, которые успевают приступить к размножению в год своего рождения, относят либо к K_4, либо к последней (пятой) когорте (K_5). Особи когорт K_4 и K_5 рождаются в конце лета, в год своего рождения не размножаются и в большинстве случаев составляют основную часть уходящих в зиму. Доля особей других когорт среди перезимовавших в некоторых случаях достигает 30—50%, но обычно не выше 20% [80] и зависит от фазы численности и условий года [79, 80, 216, 413]. Практически все особи из K_0 и значительная доля особей из K_1 и K_2 погибают к зиме. Из двух первых когорт зиму переживают животные, которые не размножались в год своего рождения [225,334]. Такая же связь между участием в размножении и возможностью пережить зиму существует и для животных из K_3, доля которых среди переживающих зиму выше, чем доля особей из K_1 и K_2. В результате в зависимости от интенсивности участия в размножении особой из K_1, K_2 и K_3 зимующая группа может состоять как почти полностью из животных когорт K_4 и K_5 [413], так и из особей всех когорт [99, 100, 145]. Собственная зимняя выживаемость животных, как правило, выше, чем летняя [255, 334, 412].

Мы уже указывали, что в ряде исследований, в том числе в одной из основополагающих работ С.С. Шварца с соавт. [106], вместо термина

"когорта" использовался термин "генерация". В настоящее время термин "когорта" употребляется существенно более часто.

Роль каждой из когорт меняется в зависимости от плотности популяции. Можно предложить следующую схему формирования цикла численности за счет изменения роли когорт [106, 413]. В год низкой весенней численности размножение начинается рано, как только позволяет погодные и кормовые условия. Особи из первых когорт быстро созревают, а выживаемость перезимовавших особей и сеголеток достаточно высока. Поэтому достаточно рано формируются многочисленные когорты K_3 и K_4, значительная часть особей которых также успевает созреть в год своего рождения. Потомки особей первых когорт формируют K_5. Среди переживших зиму наибольшую часть составляют особи когорт K_4 и K_5, так как большинство особей остальных когорт участвуют в размножении и гибнут. В зависимости от соотношения между плотностью особей в год минимума численности и емкостью среды период быстрого, но постепенно замедляющегося нарастания численности может длиться один—три года.

К началу второго, третьего или даже четвертого года цикла плотность перезимовавших особей весной становится близкой к предельной плотности индивидуальных участков на рассматриваемой территории. Начало периода размножения в этом случае более позднее, и возможны два пути изменения численности. Если весенняя плотность существенно превышает емкость среды, то замедление созревания и снижение интенсивности размножения особей из когорт K_0, K_1 и K_2 приводит к тому, что K_4 малочисленна, а K_5 вообще не формируется, так как период размножения заканчивается раньше обычного. В этом случае почти все особи погибают к середине зимы, и плотность особей следующей весной очень низка. Зимний крах популяции описан, в частности в [52, 276, 407, 412, 420].

Если весенняя плотность недостаточно высока, то K_3 формируется, но ее численность относительно низка. В этом случае на следующий год численность снижается не столь резко. Значительную роль на следующий после пика численности год могут сыграть хищники, вызывая замедление роста или дальнейшее снижение численности популяции [413].

На основе данных по четырехлетнему мечению рыжей полевки на острове площадью 4 га в [334] была предложена схема формирования двухлетнего цикла численности островной группы. Характерной особенностью динамики Cl. glareolus на острове было постоянство весенней численности (65 особей каждой весной) и общего числа родившихся за год (чуть больше 1000 особей во все годы). Согласно схеме, если в данном году все перезимовавшие принадлежат к K_4 и K_5, то конкурентные отношения между ними в начале сезона размножения выражены относительно слабо, само размножение весной и в начале лета идет интенсивно и велика численность когорт K_1 и K_2. К моменту формирования K_3 перезимовавшие особи достигают такого физиологического возраста и статуса, что интенсивность действия плотностных механизмов регуляции повышается. В результате когорты K_4 и K_5 немногочисленны, животные из них ослаблены, а сезонный пик численности достигается в июле (180—200 особей) и K_0 в следующем году состоит из особей K_1, K_2 и K_3 прошлого года. При такой структуре группы перезимовавших весеннее

размножение менее интенсивно, но после формирования когорт K_1 и K_2 основная масса перезимовавших погибает, и в условиях пониженной плотности особей высокого иерархического статуса интенсивное размножение продолжается до конца лета. Сезонный пик в этом случае наблюдается в сентябре (300—400 особей), к следующей весне выживают особи из K_4 и K_5, и двухлетняя структура цикла повторяется.

Предлагаемая схема хорошо описывала динамику рыжей полевки на острове в начальный четырехлетний период наблюдений, но оказалась непригодной при их продолжении в течение последующих 8 лет. В эти годы уровень весенней численности варьировал в наибольшей степени относительно других периодов года, и мы подробно обсудим результаты [150] в ч. II. Одной из причин нарушения схемы можно полагать обнаруженную Г.В. Оленевым [79, 80] неоднородность когорт по скорости роста и развития особей. Он показал, что в зависимости от внешних условий или уровня плотности всегда имеется часть особей из K_1, K_2 и K_3 (обычно 15—25%), которая не достигнет размеров и физиологического состояния, необходимого для размножения.

По экстерьерным признакам — размеру, весу органов, скорости возрастных изменений зубов и т.п. — медленно развивающиеся особи не отличаются от молодняка последней из сформированных к данному моменту когорт и могут быть зарегистрированы только при индивидуальном мечении. Доля медленно растущих особей возрастает при ухудшении условий независимо от того, чем вызвано ухудшение. В частности, в условиях Среднего Урала в засушливом году сеголетки не размножались вовсе [80]. В результате в группе перезимовавших следующей весной были представлены особи всех когорт, причем большая часть из них относилась к первым когортам.

Таким образом, регуляция численности может проходить не только на уровне когорт, но и за счет модификации свойств животных, относящихся к одной когорте.

Гипотеза С.С. Шварца конкретизирует способы действия плотностных механизмов регуляции и вводит конструктивные предположения о связи между участием в размножении и выживаемость животных. Как мы увидим, в ч. II эта гипотеза является основой большинства моделей, учитывающих популяционную структуру.

1.4. МИГРАЦИОННАЯ АКТИВНОСТЬ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИМИ ГЕТЕРОГЕННОЙ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

Во многих случаях решающим фактором регуляции плотности мышевидных грызунов являются миграции. Мы не рассматривали их до сих пор как для удобства изложения, так и потому, что многие "образцовые" эксперименты по динамике численности грызунов (в том числе описанные выше) были проведены на частично или полностью изолированных группах животных, занимающих участки площадью 1—3 га. Представление о роли миграции и расселения в динамике грызунов впервые было сформулировано Н.П. Наумовым [74], но окончательно сформировалось лишь в последнее время и основано на учете гетерогенности среды обитания [84, 89, 235, 263, 318]. Анализ экспериментов, проводимых на

территориях площадью десятки и сотни гектаров, показывает, что используемые мышевидными грызунами местообитания существенно неоднородны по степени использования животными [69]. Практически во всех случаях можно выделить:

1. Резервации (стации выживания, переживания, донорные участки, рефугиумы) — территории, высокая емкость и хорошие защитные свойства которых (в особенности при переживании зимнего периода и межсезонья) приводят к тому, что животные присутствуют и размножаются на них постоянно, независимо от фазы численности и общего состояния кормовой базы и погодных условий в данном году.

2. Временные (акцепторные, вторично-донорные, колониальные) поселения разного качества. В этих поселениях размножаться и переживать критические периоды межсезонья можно (в зависимости от условий) лишь в некоторые годы. Летняя выживаемость во временных поселениях, как правило, ниже, чем в резервациях.

3. Транзитные участки, на которых можно существовать, но в которых высокий уровень смертности летом и которые практически непригодны для размножения, переживания зимы и межсезонья. Для большинства популяций основная часть элементарных поселений относится ко временным поселениям того или иного качества.

А. Кокбурн и В. Лидикер [169] показали, что гетерогенность среды обитания для M. californicus в значительной мере может быть объяснена неоднородность растительного покрова. Они оценивали демографические параметры групп, занимающих участки с разным составом растительности, и показали, что связь между обобщенным показателем качества растительного покрова и обобщенным показателем интенсивности размножения высоко значима ($r = 0{,}78$, $p < 0{,}01$). При этом на участках с доминированием многолетних трав, которые можно рассматривать в качестве резерваций, размножение начинается на месяц раньше, чем на остальных, а в год пика численности размножение на этих участках заканчивается на месяц раньше. Сравнение выживаемости в оптимальных и субоптимальных местообитаниях для ложных мышей Pseudomys fumeus проведено в [168]. К оптимальным были отнесены местообитания, способные обеспечить грызунов пищей в течение всего года, в особенности весной. Весенний спад численности был незначителен в оптимальных и значителен в субоптимальных местообитаниях, где наблюдалась существенно более низкая выживаемость.

Перемещение животных также могут быть нескольких типов. Во-первых, это локальные перемещения вблизи гнезда или часто используемых убежищ. По типичным поведенческим характеристикам локальных перемещений M. pennsylvanicus Д. Мэдисон [295] выделяет "эксплуатационные" и "рекогносцировочные" локальные перемещения. Во время эксплуатационных перемещений типичными актами поведения являются питание, груминг, а для рекогносцировочных характерны позы внимания и частые смены позиции. Характерные масштабы локальных перемещений у M. pennsylvanicus — до 3 м от гнезда. У более подвижной рыжей полевки — до 20 м [101]. Второй тип перемещений — разведочные выходы (occasional sallies, excursions) — [89, 153, 294, 298, 318]. Дальность таких выходов на порядок больше локальных и длятся они несколько

часов, а иногда до суток [295]. Характерная дальность разведочных выходов у M. pennsylvanicus — до 50 м [295]. Для красных и рыжих полевок на Урале показаны суточные перемещения на 500—1000 и более метров. Л.А. Хляп [101] упоминает о переходах на 700 м и зафиксированном суточном пробеге 3,5 км для рыжих полевок и переход на 2,5 км за несколько дней и максимальный суточный пробег 2,1 км у полевки-экономки. По ее данным, у таких видов, как домовая мышь, лесная мышь, гребенщиковая песчанка, красная полевка и полевка-экономка зарегистрированные максимальные переходы совпадают по протяженности с максимальным суточным пробегом. При этом для самцов M. pennsylvanicus [295] и M. agrestis [298] разведочные выходы наблюдаются примерно вдвое чаще, чем у самок.

Наши исследования показали, что в мозаичных горных биотопах Южного Урала разведочные выходы красной, красно-серой и рыжей полевок можно рассматривать как кормовые независимо от наличия пищи вблизи гнездового участка, при этом животные используют для перемещений одни и те же пути [16, 46, 89, 97], что согласуется с результатами поведенческих экспериментов по способности к экстраполяции направления движения у рыжей полевки [69]. Как указывает Д. Мэдисон [295], разведочные выходы животных происходят без видимых причин. В ряде случаев животные возвращаются к своему гнездовому участку, но иногда остаются на новом месте и формируют гнездовой участок там. В этом случае такие перемещения можно классифицировать как расселение и, по нашим данным [69, 89], характерные расстояния ознакомительных выходов и расселения не отличаются.

Совпадение этих расстояний позволяет считать, что животные знакомы с обширной окрестностью гнездовых участков, что подтверждается экспериментами по "хомингу" [63, 88, 113, 173]. В частности, красные, рыжие и красно-серые полевки способны возвращаться на свой гнездовой участок с расстояния 500—1000 м (до 1800 м в [173]). Нашими экспериментами было установлено, что при отсутствии благоприятных для формирования нового гнездового участка условий красные полевки способны менее чем за сутки вернуться на прежний гнездовой участок с удаления в 1—1,5 км.

Эмиграция из донорных местообитаний является причиной установления в них нециклической динамики численности. Так, при дополнительном орошении и удобрении участков низкотравных прерий площадью 1 га в них быстро сформировались устойчивые поселения полевок M. ochrogaster стабильной численности. При этом параметры рождаемости, смертности и подвижности, а также сезонные колебания плотности не отличались от наблюдаемых в популяциях, численность которых колебалась по годам [111]. Циклы численности не наблюдались у M. ochrogaster в выгородках, откуда была возможна эмиграция, но куда невозможно было вселиться. В то же время на контрольных участках численность этого вида существенно колебалась по годам [204].

Третий тип перемещений — собственно миграции животных. Они обычно обусловлены изменением кормовых или погодных условий. Расселяются, как правило, молодые животные, а мигрируют животные всех возрастных групп.

О миграциях рыжих полевок к водоемам в годы засух писали В.Н. Палинин и С.С. Шварц [82]. Иммиграция рыжих полевок и лесных мышей в ясеневые леса графства Дербишир в зимнее время привела к увеличению численности контролируемых группировок до начала летнего размножения и была обусловлена массовым урожаем семян ясеня [189]. Наблюдения за свободно живущими домовыми мышами [383] показали, что массовая миграция с одного поля на другое начиналась после того, как на первом поле травяной покров стал излишне высоким и густым, а на соседнем поле посевы выросли до уровня, обеспечивающего укрытие животных. В результате произошла эмиграция в направлении стации с более высокой плотностью.

Миграционные процессы могут обусловить не только локальные изменения численности мелких млекопитающих, но и значительные по масштабам явления. Так, при освоении целинных земель Северного Казахстана территория региона была заселена серой крысой, при этом вдоль рек скорость расселения составляла более 70 км в год [49].

Перечисленные представления (в особенности о разведочных выходах) основаны на данных по массовому мечению животных, в частности радиомечению. Отловы живоловками и давилками мало дают в отношении описания пространственных перемещений особей, так как животные попадают в ловушки лишь во время локальных перемещений. Так, по данным К.И. Бердюгина [15], изучавшего подвижность лесных полевок в пределах участка площадью около 0,65 га, расположенного в каменистых россыпях (гора Красная, Северный Урал), среднесуточная подвижность красных и красно-серых полевок, судя по точкам поимок в живоловки, составляла 5—6 м для зверьков, отнесенных к группе оседлых, и до 15 м для зверьков, отнесенных к группе мигрантов. Если исходить из таких оценок, то подвижность животных можно полностью игнорировать при изучении динамики численности мышевидных грызунов. Однако проведенные нами на той же горе эксперименты по мечению лесных полевок радионуклидами с последующим выловом зверьков с площади 200 га показали [2], что обитающие в россыпях горы Красная полевки регулярно выходят на кормежку в некаменистые стации и удаляются от ближайших россыпей на 100—200 м. При этом за короткое время часть оседло живущих зверьков перемещалась между зоной мечения и гнездовыми участками в россыпях на расстояние до 100 м, а возможно и более (на большем расстоянии от зоны мечения отловов не проводили).

Разные оценки численности получаются не только при сравнении данных по живоловкам и радиомечению. А.С. Николаев и др. [75] показали, что суточные уловы в живоловки: отражающие локальные перемещения животных, и в канавки, отражающие расселение, значительно отличаются для нескольких видов грызунов. При этом интенсивность локальных перемещений не связана с интенсивностью осадков, а интенсивность расселения связана. Более подробно результаты массового мечения мышевидных млекопитающих красителями и радионуклидами в горах Урала мы обсудим ниже.

Мы отметили два фактора, определяющих динамику численности мышевидных млекопитающих на больших открытых территориях, — это структура местообитаний и характер перемещений животных. Опреде-

ляющее значение имеет также вопрос о том, имеются ли отличия между животными, меняющими местообитания и остающимися на старом месте. В.З. Лидикер [283, 285] предположил, что существует три различных типа расселяющихся животных и соответственно три типа расселения — до насыщения, при насыщении и так называемое нарушенное.

Первый тип расселения наблюдается в группах, имеющих низкую среднюю плотность, и происходит задолго до того, как достигается критическая плотность, определяемая емкостью среды. В таких условиях расселяются особи, особо чувствительные к росту плотности, стремящиеся заселять участки с минимальной плотностью. Эти животные имеют лучшую выживаемость во вновь заселяемых участках и расселяются в хорошем физическом состоянии

Расселение второго типа — при насыщении — возникает после достижения критической плотности в донорных местообитаниях. Мигранты второго типа имеют низкий социальный ранг и обречены на гибель при оседлом образе жизни.

Нарушенное расселение, по-видимому, излишний термин, соответствующий ситуации на островах и в выгородках.

Расселяющиеся при низкой и высокой плотности особи относятся к разным внутрипопуляционным группировкам. Так, Ч. Кребс [269] указывает, что мигранты до насыщения — это половозрелые особи низкого социального ранга, принужденные к расселению агрессией доминантов, а мигранты* при насыщении* — неполовозрелые молодые и взрослые особи, расселяющиеся из-за нехватки ресурсов. Такое соответствие позволяет естественным образом вводить расселение в модели динамики мышевидных грызунов, учитывающих обычную внутрипопуляционную структуру. Более тонкие аспекты расселения в моделях пока не учитываются. Так, Т. Бичем [129] показал, что у M. townsendii особи одного помета переселяются с материнского участка одновременно, т.е. стремление к расселению может быть неслучайно распределено среди молодых животных. Заметим, что выселение из резерваций мигрантов до насыщения при относительно низкой плотности резидентов [202, 269] может вызывать кратковременный спад численности при невысоком уровне плотности популяции. Так, Т. Бичем [130] установил, что слабые и средние весенние спады численности у M. townsendii, обычно объясняемые повышенной смертностью, были обусловлены именно эмиграцией животных и только катастрофические — гибелью.

Совмещая представления о структуре пространства обитания и характере перемещений мышевидных грызунов, можно сформулировать следующее общее положение. В годы низкой численности животные концентрируются в резервациях и вне их встречаются эпизодически, во время разведочных выходов. При повышении численности сначала половозрелые особи низкого ранга, а затем неполовозрелые животные начинают выселяться во временные поселения, выбирая для образования гнездового участка наилучшую из свободных в данный момент территорий. Постепенно все пригодные для размножения и обитания участки заполняются и в действие вступают плотностно-зависимые механизмы регуляции численности. Впервые подобное представление было сформулировано Дж. Хестбеком [241] и названо гипотезой социальных барьеров. Согласно

этой гипотезе, численность группы, занимающей один из популяционных рефугиумов, в процессе роста численности (от одного до нескольких лет) регулируется эмиграцией животных в сопредельные биотопы, где формируются временные поселения с исходно невысокой плотностью и, следовательно, с высокой проницаемостью для новых мигрантов. С течением времени проницаемость связанных с резервацией временных поселений снижается, что обусловлено ростом в них плотности и формируется "социальный барьер", который начинает ограничивать рассечение. В результате плотность в центральной группе и во временных поселениях превышает емкость среды, что приводит к включению плотностно-зависимых механизмов на фоне возможного истощения пищевых ресурсов. Менее строго такой эффект описал В. Лидикер [285]. Емкость и степень мозаичности среды определяют длительность периода формирования "социального барьера" (если он формируется вообще) и характер популяционной динамики.

Разную интенсивность расселения при разных уровнях плотности можно иллюстрировать данными Дж. Хестбека [242] по динамике численности M. californicus в гетерогенной среде. При мозаичном распределении животных со средней плотностью 200 ос./га наблюдается интенсивное расселение. Доля расселяющихся составляет более половины от общего числа помеченных зверьков. При заполнении емкости среды рост плотности сопровождается снижением интенсивности расселения. При плотности 500—800 ос./га доля расселяющих составляет лишь 6% от общего числа меченых животных, что согласуется с теорией "социального барьера".

В случае если качество среды вне рефугиумов периодически становится низким и там увеличивается смертность или снижается рождаемость, то критический уровень плотности может вообще не достигаться [111], и колебания численности определяются колебаниями внешних условий. По нашему мнению, именно такая ситуация наиболее типична, и ниже мы подробно рассмотрим ее на примере полевок рода Clethrionomys на Южном Урале.

Полевые исследования подтверждают описанную гипотезу использования гетерогенной среды. В. Лидикер [287] иллюстрирует влияние уровня гетерогенности среды на динамику численности данными по M. californicus [141, 169] и M. xanthognatus [414]. В популяции M. californicus в течение 6 лет наблюдалось два пика численности. В годы спада животные группировались в резервациях, обмен особями между которыми был невелик. В результате увеличилась неоднородность генетической структуры популяции по лейцинаминпептидазе. В годы высокой численности животные занимали значительно большие по площади временные поселения, а уровень генетической гетерогенности снижался. Некоторые поселения использовались в течение всего цикла численности и могли рассматриваться как стации переживания (рис. 1.4).

Для популяции M. xanthognatus площадь резерваций составляет значительную часть используемой территории. Поэтому минимальная годовая численность составляет $^1/_3$—$^1/_2$ максимальной, все стадии расселения проходят в течение одного года, и циклов численности не наблюдается (рис. 1.5).

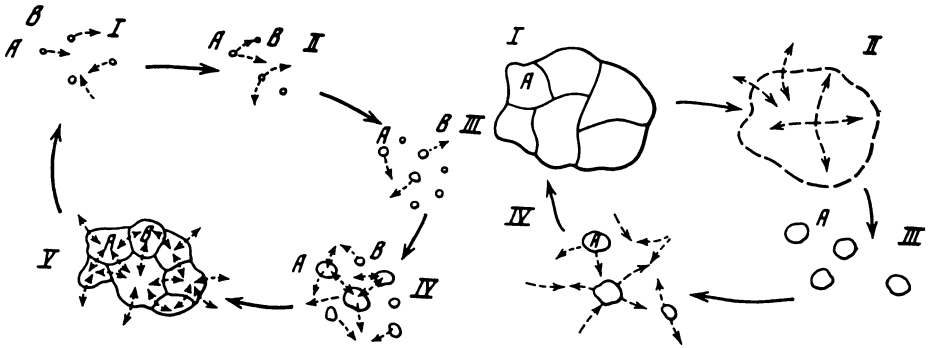


Рис. 1.4. Изменение пространственной структуры циклической популяции M. californicus, по: [287]

Пунктирные линии — миграции; стадии: *I—III* — один-трехлетний период низкой численности; *IV—V* — один-два года нарастания численности и пика; переход от стадии V к стадии I занимает от 2 до 6 мес

Рис. 1.5. Изменение пространственной структуры стабильной популяции M. xanthognatus в течение года, по: [287]

Пунктирные линии — миграции; стадии: *I* — период летнего размножения (2 мес), *II* — период окончания размножения (1—2 мес), *III* — период неразмножения (до 7 мес), *IV* — период социальной перестройки перед размножением (до 1 мес)

Соотношение площади резерваций и временных поселений может объяснять различия в популяционной динамике на островах и материке [216]. На примере хомячков рода Peromyscus было показано, что на островах размером 200 и 300 га интенсивность расселения была почти вдвое ниже, чем на материке, а средний уровень численности выше [387]. Критическая плотность в случае отсутствия постоянного или периодически возникающего резерва свободного пространства достигается при малом числе генераций [340], [258]. В изолированных поселениях устанавливается, как правило, нециклическая динамика с сезонными колебаниями при средней плотности в 2—3 раза большей, чем в аналогичных открытых местообитаниях [392].

Таким образом, контроль узловых элементов пространственной структуры популяции имеет принципиальное значение для описания динамики численности мышевидных грызунов на больших территориях.

1.5. ОПЫТ ИЗУЧЕНИЯ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ И ТЕРРИТОРИАЛЬНЫХ СВЯЗЕЙ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ В ГЕТЕРОГЕННОЙ СРЕДЕ

1.5.1. Типы местообитаний мелких млекопитающих в горах Урала

Характеристика местообитаний в районе горного массива Иремель (Южный Урал).

Исследования по динамике популяций мелких млекопитающих в мозаичной среде обитания были проведены нами в 1975—1985 гг. в горах Урала в пределах бореально-лесной зоны (52—68° с.ш.). Бо́льшая часть экспериментов проведена на стационаре "Иремель", расположенном в

районе горного массива Иремель (отметка 1568 м, Белорецкий район БАССР).

Климат региона характеризуется значительным среднегодовым количеством атмосферных осадков (от 700 до 900 мм) и отрицательной среднегодовой температурой, которая на средних для этого массива высотах не превышает –2,3°С. Среднемесячные положительные температуры наблюдаются с мая по сентябрь и составляют в горах +4°С в мае и сентябре и до +11°С — в июле. Безморозный период длится в районе стационара "Иремель" в среднем 70—80, а в неблагоприятные годы — лишь 40—50 сут. Наиболее короткий безморозный период за годы наблюдений — 28 сут (1978 г.).

Снежный период продолжается, как правило, с октября по апрель, а в верхних высотных поясах — с конца сентября до середины мая. Снеговой покров и фенологические явления, связанные с ним, являются важнейшими факторами, определяющими пространственную структуру популяций мелких млекопитающих.

В горных тундрах глубина снегового покрова 15—20 см, снег сильно уплотнен, недоступен для минирования и чаще всего превращается в прочный ледяной панцирь уже в первую половину зимы. По этой причине круглогодичное обитание мелких млекопитающих в горных тундрах практически невозможно.

В пониженных частях мезорельефа подгольцового и горно-лесного поясов высота снегового покрова от 1—1,5 до 2—3 м. Здесь наибольшее воздействие на мелких млекопитающих оказывают возникающие на большей части территории горных склонов ледяные корки, запирающие выходы из нор. Первоначально из-за периодических оттепелей после установления снегового покрова ледяные корки образуются на поверхности, но затем покрываются снегом. За зиму такие ситуации повторяются до 5—6 раз, и снеговой покров становится слоистым. Особенно опасны наледи, возникающие в начале зимы при сравнительно тонком снеговом покрове. Наледи возникают и в период таяния снега и могут быть основной причиной резкого весеннего спада численности.

Из 13 зим только в пяти случаях (1979, 1980, 1982, 1983, 1986 гг.) к весне не возникало сплошных ледяных корок, поэтому зимовка животных проходила в благоприятных условиях. (Садыков, 1992).

Другим экзогенным фактором, определяющим пространственную структуру и численность мышевидных грызунов в горах Урала, является периодическое затопление значительных территорий талыми водами.

Регулярно возникающие наледи и зоны затопления в сочетании с другими погодными экстремумами (подробнее в [17]) делают непригодной для круглогодичного обитания большую часть территории горных склонов. В результате резервации мелких млекопитающих в горах Урала оказываются приуроченными в основном к каменистым россыпям вблизи останцев и на крутых склонах. В россыпях на пологих участках и в межгорных долинах ежегодно (с наступлением морозов) замерзает скапливающаяся с осени вода, и это делает их непригодными для использования в целях укрытия. Россыпи на крутых склонах не подвергаются затоплению. На их поверхности формируется слой моховой или дерновинно-злаковой растительности, часть россыпей покрыта кустарничками,

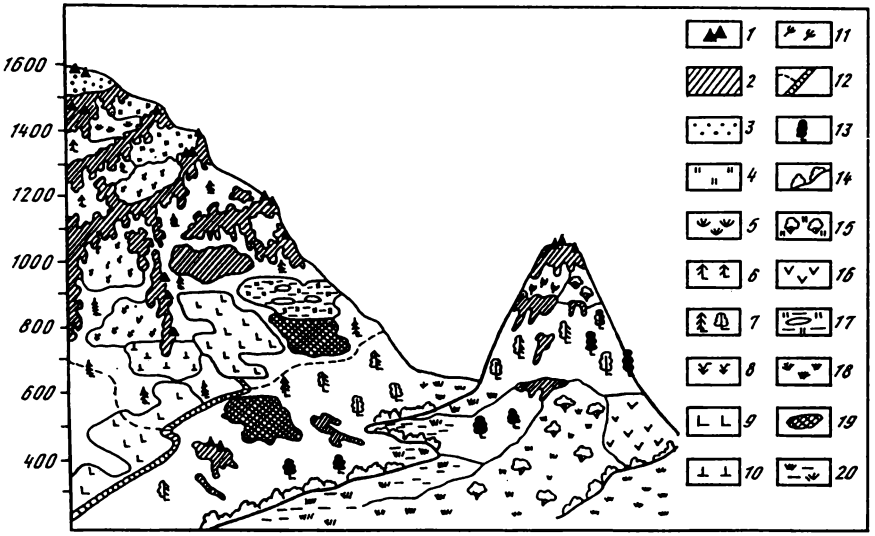


Рис. 1.6. Схема размещения различных местообитаний мелких млекопитающих в верхних высотных поясах гор Южного Урала

1 — останцы и крупноблочные россыпи; *2* — средне- и мелкощебенистые россыпи; *3* — пятнистые тундры; *4* — мохово-травяные тундры; *5* — кустарниковые тундры; *6* — подгольцовые редколесья; *7* — горные леса; *8* — горные луга; *9* — вырубки; *10* — гари; *11* — подгольцовые дубовые редколесья; *12* — дороги насыпные и ненасыпные; *13* — горные широколиственные леса; *14* — поймы рек и ручьев; *15* — колки в горной лесостепи; *16* — горные степи; *17* — болота с пятнами открытой воды; *18* — сенокосы; *19* — "каменные моря" на пологих участках; *20* — заливные луга

кустарниками и даже криволесьем. Многочисленные пустоты между камнями служат хорошими убежищами, а их относительно стабильный микроклимат [14] позволяет переживать погодные экстремумы — морозы, засухи, паводки.

Схема размещения основных типов местообитаний мелких млекопитающих в горах Урала приведена на рис. 1.6.

К резервациям относятся в основном каменистые россыпи описанного типа. Вторично-донорными территориями являются кустарниковые тундры, подгольцовые криволесья, горные леса разных типов, горные луга и вырубки. К транзитным территориям относятся поймы рек и ручьев, болота, берега озер, свежие гари и вырубки, пятнистые и лишайниковые тундры, травяно-моховые тундры, каменистые россыпи на пологих участках и в межгорных долинах.

В районе горного массива Иремель на площади 400 км^2 было отработано свыше 100 тыс. ловушко-суток и отловлено более 20 тыс. экз. мелких млекопитающих.

Для картирования пространственного размещения животных было выделено четыре ключевых участка площадью по 4 км^2 в горно-лесном, подгольцовом, горно-тундровом поясах и в межгорной котловине с многолетней мерзлотой (1000 м над ур. моря). В пределах этих участков были представлены все характерные для региона типы местообитаний.

Здесь было отработано 80 тыс. ловушко-суток и отловлено более 15 тыс. мелких млекопитающих, в том числе 5,2 тыс. лесных полевок рода Clethrionomys, по которым была получена наиболее полная информация.

Отловы проводили давилками, которые выставляли в линии по 100 шт. с интервалом 10 м. Одновременно экспонировали по 5—9 линий. Срок работы каждой линии — не менее 4 сут. В качестве приманки использовали кусочки поролона, пропитанные подсолнечным маслом. За всеми давилками были закреплены постоянные номера, их положение наносили на карты-схемы и фиксировали точку каждой поимки. В качестве топографической основы использовали карты масштаба 1 – 25 000. В критические периоды выявляли резервации мелких млекопитающих по визуальным признакам на маршрутных учетах.

Для изучения перемещений животных использовали:

— ампутацию пальцев по цифровому коду;

— неизбирательное мечение родамином путем раскладки в зонах мечения приманки, окрашенной этим красителем;

— избирательное мечение половозрелых самок и пренатальное мечение их потомства внутрибрюшинным введением остеотропных радионуклидов;

— массовое неизбирательное мечение мелких млекопитающих путем раскладки, содержащей радионуклиды приманки. Использовали изотопы ^{22}Na, ^{65}Zn, ^{59}Fe, ^{60}Co, ^{32}P, ^{89}Sr, ^{45}Ca;

— комбинированное применение двух-трех различных меток.

Всего на 20 участках в зонах мечения отработано более 50 тыс. ловушко-суток, в том числе в зонах радионуклидного мечения 34 600 ловушко-суток. Там было добыто 4,5 тыс. мелких млекопитающих, из которых 80% составили лесные полевки. Подробно методики исследований описаны ранее [2—4, 89].

1.5.2. Пространственная структура населения лесных полевок в горах Южного Урала

Схемы рельефа, типичных местообитаний и размещения лесных полевок на четырех ключевых участках в районе стационара "Иремель" приведены на рис. 1.7—1.10.

Первый участок находится на северном макросклоне массива Иремель в интервале высот 850—1100 м в подпоясе верхней тайги горно-лесного пояса. Он включает скалистую гряду и две группы останцев с расположенными вокруг них крупноблочными россыпями. Другие каменистые местообитания представлены девятью мелкими "языками" и "полями" россыпей, некаменистые местообитания — вырубками, участками первичной пихто-еловой горной тайги, гарями и лугами (рис. 1.7, *Б*).

Для красной полевки в годы депрессии (среднелетняя численность менее 1% попаданий) локальные участки с высокой относительной численностью населения (10—30% попаданий) приурочены исключительно к каменистым россыпям, т.е. сохраняется зимняя пространственная структура (рис. 1.7, *Б, Д*).

В годы высокой среднелетней численности (более 10% попаданий) наблюдается значительное расширение заселенных зон. В начале лета возникают поселения половозрелых сеголетков на периферии зон

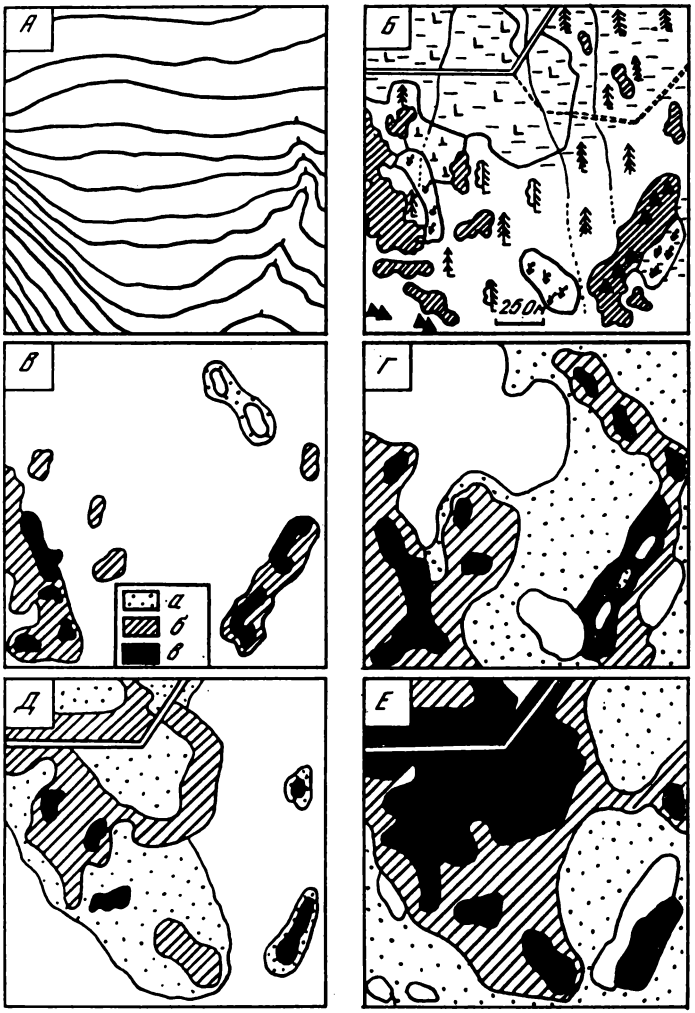


Рис. 1.7. Пространственная структура населения красной и рыжей полевок в подпоясе верхней тайги горно-лесного пояса

А — схема рельефа узлового участка; *Б* — размещение типичных местообитаний; размещение красной полевки: *В* — в годы низкой, *Г* — высокой численности; размещение рыжей полевки: *Д* — в годы низкой, *Е* — высокой численности; градации относительной численности: *а* — менее 1%, *б* — от 1 до 10%, *в* — более 10%. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.6

концентрации перезимовавших особей. В этих поселениях начинается интенсивное размножение, однако временные поселения возникают лишь на 1—2 мес в конце лета. Таким образом, не менее 10—11 мес в году красные полевки концетрируются в резервациях, доля которых в горно-лесном поясе не превышает 5%.

Сходное размещение в пределах первого узлового участка имеет

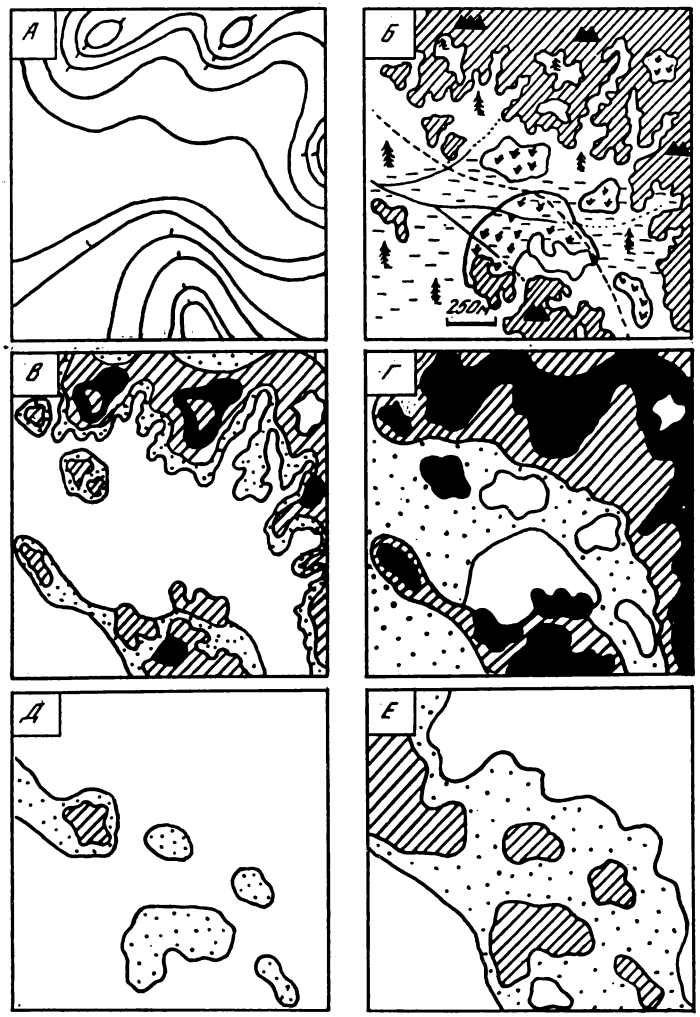


Рис. 1.8. Пространственная структура населения красной и рыжей полевок в подгольцовом поясе

А — схема рельефа узлового участка; *Б* — размещение типичных местообитаний; размещение красной полевки: *В* — в годы низкой, *Г* — высокой численности; размещение рыжей полевки: *Д* — в годы низкой, *Е* — высокой численности. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.6, 1.7

красно-серая полевка [17]. Донорные поселения для этого вида независимо от сезона года приурочены к россыпям с куртинами злаков. Вне россыпей в благоприятные годы формируются лишь временные поселения неразмножающегося молодняка.

Специфика размещения поселений рыжей полевки в горно-лесном поясе отражена на рис. 1.7, *Д, Е*. Помимо россыпей у этого вида часть донорных поселений во все годы отмечается на вырубках, где они при-

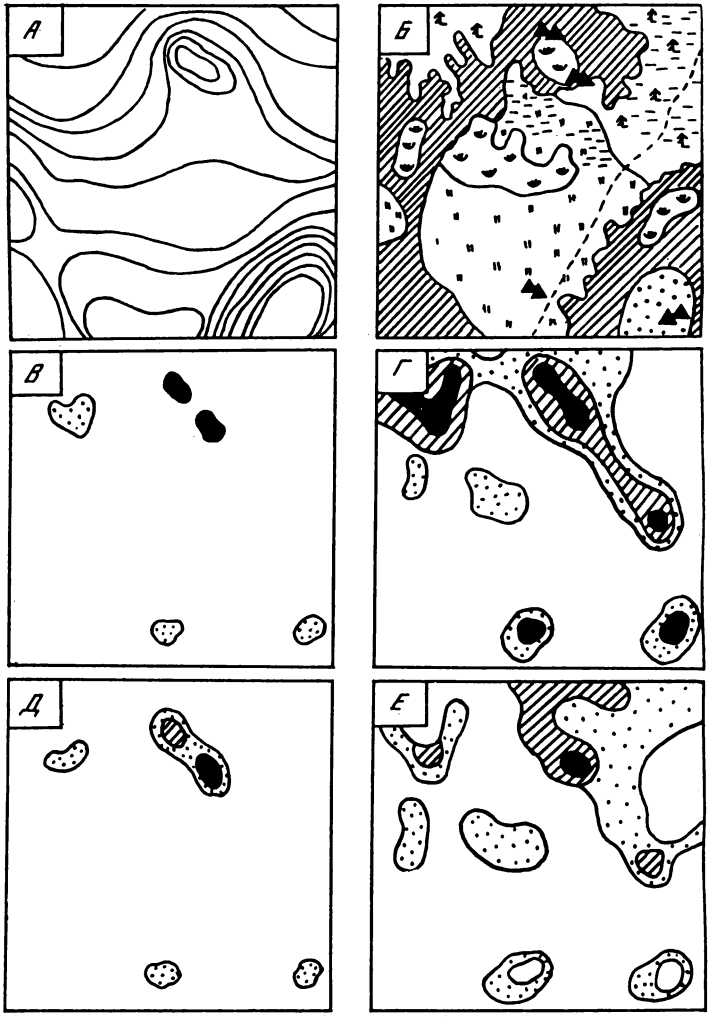


Рис. 1.9. Пространственная структура населения красной (*В*, *Г*) и красно-серой (*Д*, *Е*) полевок в горно-тундровом поясе на высотах 1350—1586 м в годы низкой (*В*, *Д*) и высокой численности (*Г*, *Е*) этих видов

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.6, 1.7

урочены к насыпным дорогам и брошенным штабелям леса. В благоприятные годы численность рыжей полевки увеличивается прежде всего на вырубках, и только в конце лета возникают поселения в таежных стациях. В коренных горно-таежных местообитаниях, удаленных от ближайших вырубок более чем на 3—4 км, рыжая полевка не встречается.

Ключевой участок в подгольцовом поясе находится в интервале высот 1100—1300 м (рис. 8). В годы низкой численности и красные и красно-серые полевки в подгольцовом поясе сосредоточенцы исключительно в

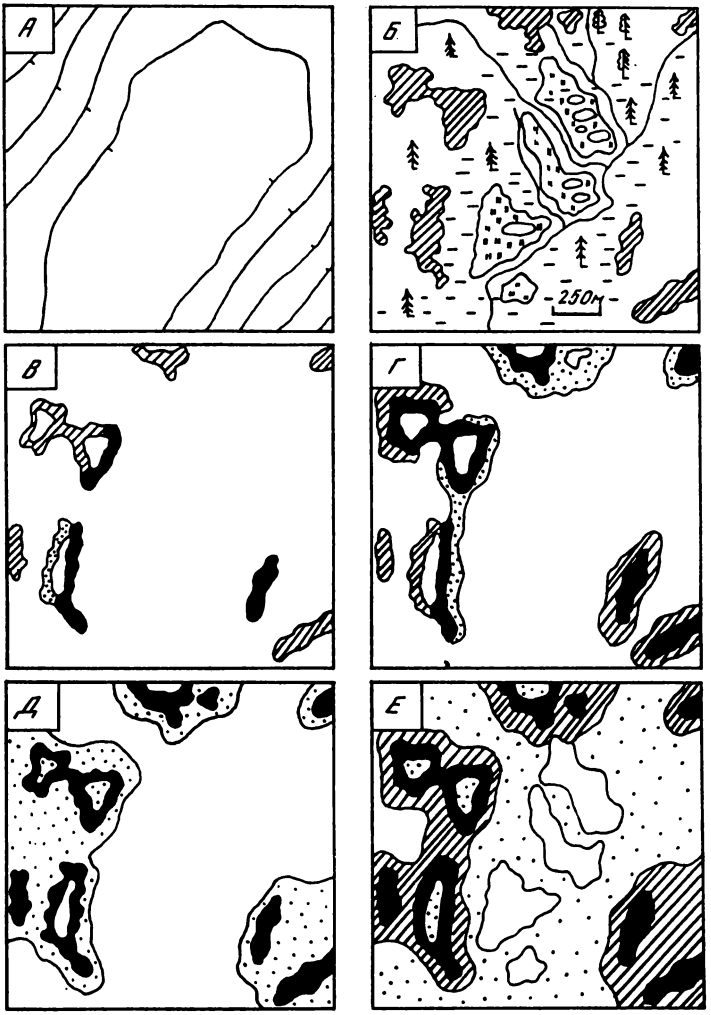


Рис. 1.10. Пространственная структура населения красно-серой и красной полевок в межгорной котловине в подпоясе верхней тайги горно-лесного пояса на высоте 1000 м

А — схема рельефа узлового участка; *Б* — схема размещения различных местообитаний, в центре расположены верховые болота и участки близкого к поверхности залегания вечной мерзлоты; размещение красно-серой полевки: *В* — в годы низкой, *Д* — высокой численности населения вида; размещение красной полевки: *Г* — в годы низкой, *Е* — высокой численности населения. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.6, 1.7

россыпях и в благоприятные годы широко осваивают не только их периферию, но и центральные части [17] (рис. 1.8, *Г*). Явно избегают эти виды открытые пространства подгольцовых лугов. В еловых, березовых и смешанных подгольцовых редколесьях поселяется только неполовозрелый молодняк. И красные, и красно-серые полевки формируют резервации прежде всего в крупноблочных россыпях на крутых склонах.

Поселения рыжей полевки высокой плотности в подгольцовом поясе не обнаружены. В неблагоприятные годы малочисленные группировки рыжей полевки обитают в каменистых россыпях, вблизи заброшенной дороги. Кроме того, часть поселений рыжей полевки приурочена к подгольцовым лугам.

В благоприятные годы происходит расширение заселенных видом зон, но в целом доля заселенной рыжей полевкой территории подгольцового пояса в годы наблюдений не превышала 16%.

Наименее благоприятны для мелких грызунов условия горно-тундрового пояса. В неблагоприятные годы поселения полевок на высотах более 1350 м встречаются крайне редко. В этом отношении изученный нами ключевой участок (рис. 1.9), включающий пять участков крупноблочных россыпей, является сравнительно благоприятным. В самые суровые по погодным условиям годы в его пределах сохраняются четыре поселения красных и красно-серых полевок (рис. 9, *В, Д*), приуроченных к подножьям скалистых останцев. Расселение молодняка из этих поселений не наблюдается.

В благоприятные годы увеличивается плотность в резервациях и на короткое время незначительно расширяются обитаемые зоны. В конце лета возникают временные поселения в каменистых местообитаниях горно-тундрового пояса, приуроченные к зарослям можжевельника и еловым криволесьям. Размещение за пределами россыпей в горных тундрах наблюдалось только в 1980 и 1983 гг., когда были заселены не только все россыпи и кустарниковые тундры, но и часть травяно-моховых тундр.

Определяющее влияние экологической мозаики среды и экзогенных факторов на динамику пространственной структуры и численности грызунов иллюстрируют данные наблюдений на ключевом участке в межгорной долине на высоте 1000 м, в пределах которого, помимо россыпей и таежных стаций, были представлены сфагновые болота с линзами многолетней мерзлоты и озерами (рис. 1.10).

В условиях когда некаменистые стации в котловине заболочены в летнее время и покрыты сплошными наледями с осени и до весны, как красные, так и красно-серые полевки сохраняются только в россыпях и концентрируются на их периферии (рис. 1.10, *В, Г*).

В годы с пониженным против нормы количеством дождей уровень воды в котловине снижается и происходит расселение молодняка из резерваций. Красно-серые полевки равномерно осваивают ближайшую периферию россыпей, а красные полевки формируют временные поселения в лесных стациях, избегая лишь открытых пространств сфагновых болот (рис. 1.10, *Д, Е*).

Во всех местообитаниях при отсутствии условий для расселения полевки оказываются в ситуации вынужденной изоляции. В таких случаях размножение происходит с минимальной интенсивностью и в нем практически не принимают участия прибылые особи [87].

1.5.3. Результаты массового мечения

Эксперименты по мечению полевок в летнее время проводили в 1975—1980 гг. На шести площадках мечения по 1 га проводили отловы живоловками, которые выставляли сеткой по 100 шт. Здесь было помечено более 2 тыс. полевок. На четырех площадках наблюдения вели в течение 3 лет подряд. Оценки подвижности полевок и размеров их индивидуальных участков варьировали в разные годы в довольно широких пределах.

Однако проводившиеся параллельно исследования с применением красителей и радионуклидов показали, что результаты наблюдений на площадках мечения на один-два порядка занижают оценки подвижности и размеры используемой территории. Уже в первые два года массового мечения мы столкнулись с необъяснимыми в рамках классических представлений фактами дальних перемещений "оседлых" обитателей площадок. Было зафиксировано несколько десятков поимок "оседлых" особей за пределами их индивидуальных участков, в том числе на удалении более 1 км — девять случаев, более 3 км — два. В результате мы отказались от отловов на площадках и перешли к экспериментам на территориях порядка 10—400 га.

Важное значение для перехода к изучению "больших" территорий имели и случаи хоминга. Так, пять оседлых красных и семь красно-серых полевок из резервации были помещены в выгородку в базовом лагере за 1 км от места поимки. После нескольких дней содержания загородка была разрушена. На следующий день содержавшийся в загородке самец красной полевки был отловлен в исходной резервации. В течение следующих 5 сут на прежнее место вернулись еще две красные полевки и одна красно-серая.

Первого из вернувшихся зверьков мы в тот же день отнесли на 1 км в противоположную сторону от лагеря, и через сутки он оказался в той же живоловке, что и в первый раз. Этот опыт мы повторили дважды, выпуская зверька в разных местах. В последнем случае он вернулся в свою живоловку с удаления 1,5 км всего за 22 ч. За время этих экспериментов самец потерял в весе 6 г.

Другой эксперимент мы провели с четырьмя отловленными в лагере прибылыми красными полевками (два половозрелых самца, одна половозрелая самка и одна неполовозрелая). В вечерних сумерках этих зверьков отнесли на 500 м от лагеря по четырем разным направлениям и выпустили. На следующее утро они все вновь попали в живоловки, выставленные в лагере.

С 1975 г. мы начали использовать приманку, окрашенную родамином, с последующей регистрацией метки по окрашиванию шерсти, лапок или кишечника полевок и по выявлению окрашенных мочевых меток или фекалий [16].

В одном из первых экспериментов было установлено, что в течение ночи три красно-серых полевки, которые по данным мечения и повторного отлова имели компактные индивидуальные участки, достигли линии с окрашенной приманкой, удаленной от их участков на 500 м, и вернулись на прежнее место в "свои" живоловки. При этом они пересекли или

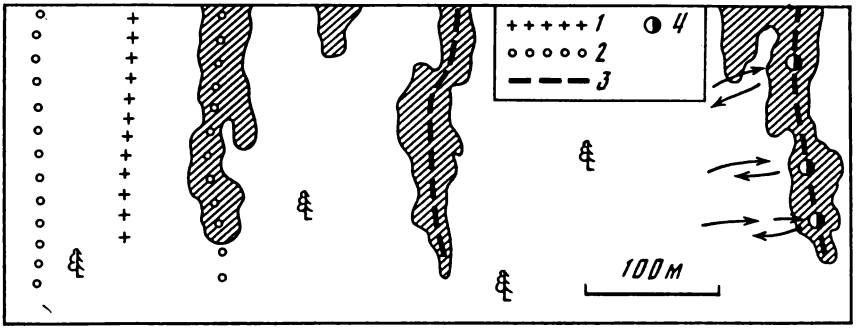


Рис. 1.11. Схема ночного выхода трех оседлых красно-серых (*4*) полевок в направлении линии окрашенной приманки, которая была предназначена для эксперимента по мечению полевок на участке, ограниченном с двух сторон линиями ловушек-давилок

1 — линия окрашенной приманки; *2* — линия давилок; *3* — линии живоловок

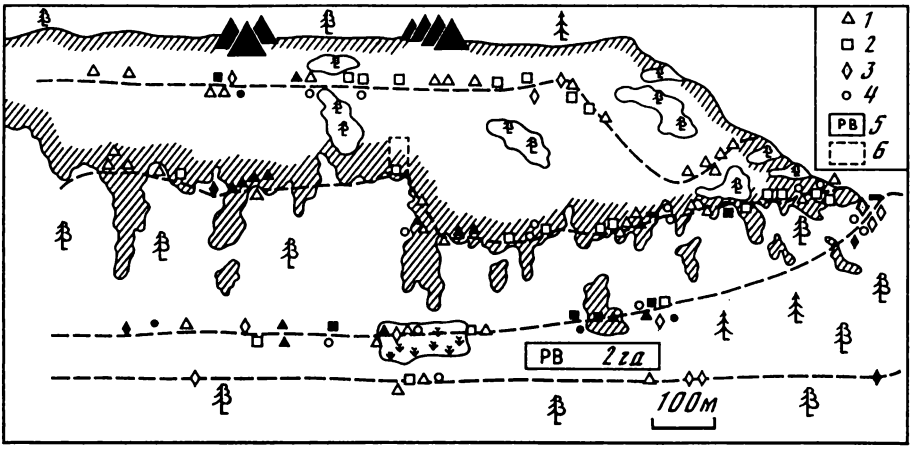


Рис. 1.12. Схема размещения окрашенной приманки (*1*) и места поимок меченых красных (*2*), красно-серых (*3*) и рыжих (*4*) полевок на линиях давилок (*5*) на первые сутки после начала эксперимента

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.6, 1.7

обогнули соседнюю каменистую россыпь с линиями живоловок и линию давилок [16] (рис. 1.11).

В 1978 г. животные были сконцентрированы в каменистых россыпях из-за затопления или переувлажнения некаменистых стаций. Мечение родамином позволило установить, что до 70% обитающих в россыпях полевок регулярно их покидает (вероятнее всего, в целях кормежки), удаляясь на 100—200, а иногда — на 300—500 м. При этих выходах они редко попадают в давилки, установленные в затопленных или переувлажненных стациях (рис. 1.12). Позднее было показано, что вне россыпей лесные полевки передвигаются, как правило, по постоянным ходам, скрытым в подстилке. Если удается обнаружить такие ходы, то установленные в них ловушки отлавливают по несколько зверьков в сутки [89].

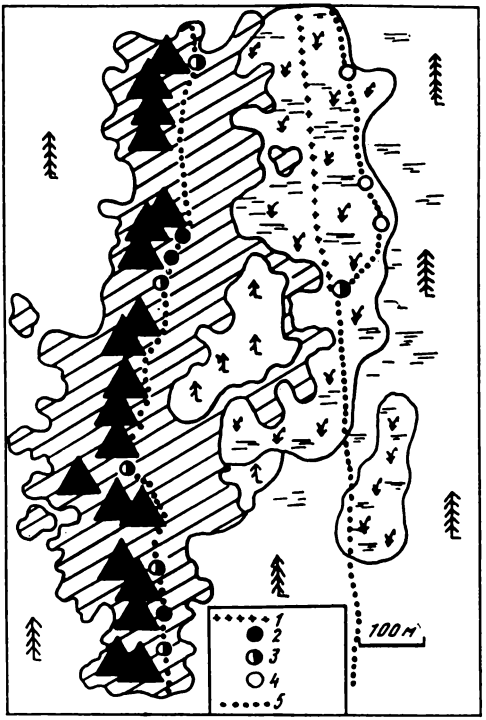


Рис. 1.13. Схема эксперимента по радионуклидному мечению лесных полевок в резервации на высоте 1350 м над ур. моря и последующих отловов во временных поселениях (*1* и *4*) и на вероятных маршрутах расселения (*2* и *3*)

В треугольниках указана доля меченых животных среди всех отловленных на данной трансекте. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.6, 1.7

Родаминовая метка может быть обнаружена лишь в первые несколько суток после мечения. Поэтому с 1979 г. в целях долгосрочного и пожизненного мечения мы стали использовать тетрациклин и радионуклиды. Мечение тетрациклином в наших условиях оказалось более трудоемким, и с 1980 г. основным методом изучения подвижности мышевидных грызунов стало мечение радионуклидами. Итоги исследований обобщены в специальных публикациях [2–4, 89], и далее мы кратко изложим основные результаты.

Для оценки расселения животных радионуклидное мечение было проведено в резервации красных и красно-серых полевок, приуроченной к подножью скальных выходов ключевого тундрового участка (рис. 1.9, *Б*). Во все годы наблюдений в этой резервации отмечалась высокая плотность населения как в зимнее, так и в летнее время. Вокруг резервации в радиусе 1—1,5 км в благоприятные годы формировались временные поселения, но происхождение их обитателей было неизвестно. Для определения этого в пределах резервации на площадке 2 га была разложена приманка с радионуклидами, и через 2 нед после мечения были проведены отловы давилками непосредственно на площадке мечения и на трансектах длиной 500 м во временных поселениях выше и ниже по склону от резервации и вдоль экотонов (рис. 1.13). В зоне мечения и на ее периферии в радиусе до 100 м было поймано 163 красные и красно-серые полевки, среди которых 153 (94%) меченых. Восемь лесных полевок были пойманы на трансекте № 1, в 1 км выше по склону, на границе крупноблочных россыпей и мохово-травяной тундры, где в конце лета регулярно отмечались временные группировки сеголеток. Из них все половозрелые (4 экз.) имели радионуклидную метку из резервации. Наиболее вероятным каналом расселения сеголеток вверх по склону служила граница раздела елового криволесья и мохово-травяной тундры (рис. 1.13). Вдоль границы на удалении от резервации 500—1000 м на

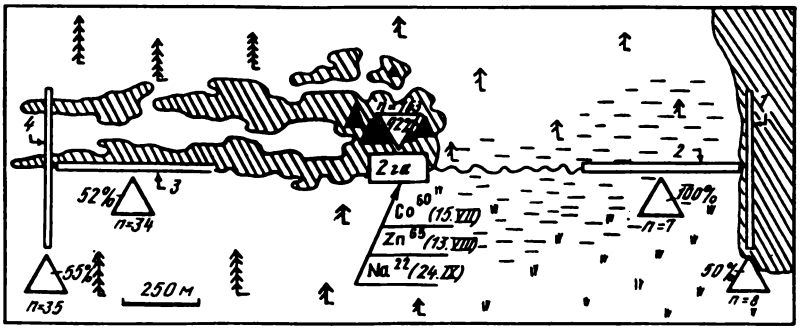


Рис. 1.14. Схема выноса радиоактивной метки из зоны мечения площадью 2 га, расположенной за пределами каменистых россыпей

1 — красная полевка; *2* — красно-серая полевка; *3* — рыжая полевка; 4 — обыкновенная бурозубка; закрашенные обозначения соответствуют меченым особям, незакрашенные — немеченным. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.6, 1.7

трансекте № 2 было отловлено 7 лесных полевок, и все они имели радиометку. В лесу, в 1 км ниже резервации (трансекта № 4), среди 35 пойманных лесных полевок оказалось 18 меченых. Намеченными были в основном неполовозрелые сеголетки, родившиеся, по-видимому, вблизи мест вылова. Вероятным каналом расселения вниз по склону мы считаем узкие каменистые россыпи. Среди отловленных в таких россыпях полевок (трансекта № 3) доля меченых на удалении 500—1000 м от резервации составила 56% (n = 34). На основе этого и аналогичных экспериментов мы пришли к выводу, что выходцы из резервации в течение лета формируют временные поселения на площади, в 100—150 раз большей.

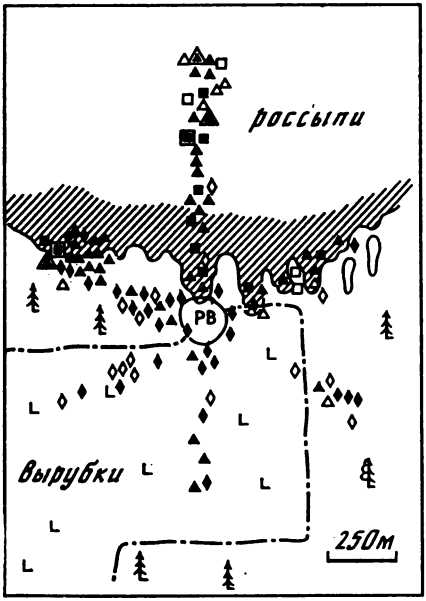
В другом эксперименте радиоактивная приманка была размещена ниже каменистых россыпей на площадке 2 га, на удалении 100 м от ближайшего каменистого участка. Давилки выставили в четыре линии по 100 шт. с интервалом 10 м (рис. 1.14), что соответствует примерно 400 га отлавливаемой территории. Треть отловленных на этой площади полевок и бурозубок в течение нескольких суток побывала на участке мечения. Ранее, по данным отловов живоловками, в тех же россыпях на участке площадью 0,65 га (границы обозначены пунктиром на рис. 14) К.И. Бердюгин [15] констатировал, что среднесуточные перемещения лесных полевок в россыпях колеблются от 5,2 у "оседлых" особей до 15 м в сутки у "мигрантов". Сравнивая результаты радиомечения и эти результаты мы считаем, что оценки подвижности по точкам поимок живоловками отражают тенденции смещения центров индивидуальной активности особей, но не говорят об их фактических территориальных связях.

Эффективным способом установления места рождения расселившихся животных является пренатальное мечение молодняка [2]. Мы провели такое мечение в двух резервациях площадью 3 и 6 га, расположенных в задерненных россыпях в горно-лесном поясе. В июне было помечено однократным подкожным введением остеотропных радионуклидов ^{90}Sr и ^{45}Ca 99 половозрелых самок лесных полевок. В конце лета радиальными

линиями длиной 1000 и 1500 м были проведены отловы расселившихся зверьков. Все 16 радиальных линий начинались в центрах зон мечения. Было отработано 6800 ловушко-суток и отловлено 525 красных, 494 рыжих и 128 красно-серых полевок. 222 пойманных животных имели метку. Доля меченых зверьков закономерно убывала с расстоянием от зоны мечения [2], а максимальная дальность расселения составила у красной полевки 2 км (рис. 1.15).

Дополнительно в одном эксперименте за 1 сут до начала отловов пренатально меченого молодняка с меткой ^{45}Ca на той же самой площади мечения была размещена приманка с меткой ^{32}P. Дальнейшие отловы показали, что из 784 полевок, добытых в ходе эксперимента, 76 имели пренатальную метку ^{45}Co и 27 — метку ^{32}P. Зафиксирован отлов пяти полевок с двумя метками на удалении 1000—1500 м от зоны мечения, что подтверждает вывод о том, что в течение лета прибылые особи расселяются в основном в пределах зоны регулярных суточных перемещений оседлых обитателей резервации [89].

В заключение данного параграфа приведем описание эксперимента по



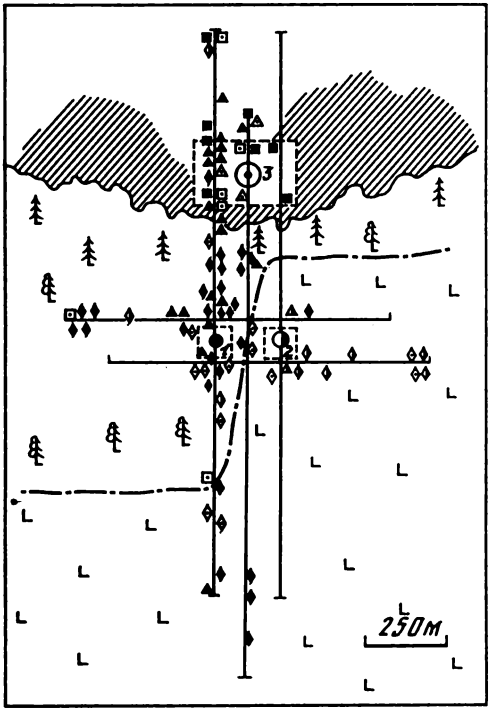


Рис. 1.15. Схема выноса радиоактивной метки из зоны мечения площадью 1 га в пойме горного ручья

Обозначения те же, что и на рис. 1.12, 1.14

Рис. 1.16. Схема комбинированного мечения лесных полевок тремя радионуклидами

1 — в россыпях применен. ^{89}Sr; *2* — в лесу ^{45}Ca; *3* — на вырубке ^{65}Zn

Обозначены места поимок только меченых животных. Остальные обозначения видов те же, что и на рис. 1.12, 1.14

комбинированному мечению для сравнительного изучения использования разными видами полевок разных элементов экологической мозаики. Для этого приманка, содержавшая ^{89}Sr, размещена на 4 га в плотнозаселенной россыпи (рис. 1.6). Одновременно на двух площадках по 1 га на удалении 400 м от россыпей в горной тайге и на вырубке была разложена приманка с ^{45}Ca и ^{65}Zn. Проведенные через 4 сут отловы (расположение линий на рис. 1.6) показали, что из 93 пойманных в россыпях красных и красно-серых полевок ни одна не имела меток по ^{65}Zn с вырубки, 16% животных имели кальциевую метку из леса и только 7,5% — метку по стронцию. Но лесная зона мечения занимала лишь 2% площади лесных угодий в радиусе 500 м от россыпей. Следовательно, кормовые перемещения полевок в россыпях и за их пределы соотносятся примерно как 1:30. Видовые особенности использования пространства проявились в том, что меченные кальцием красно-серые полевки были отловлены только в россыпях, а также в том, что метку по цинку имели в основном рыжие полевки независимо от того, где их отловили — в лесу или в россыпях. Мы считаем, что такой характер выноса меток возможен только при экстенсивном и групповом использовании большей части территории местообитаний для целей кормежки. По-видимому, территориальность проявляется только по отношению к гнездовым участкам и их ближайшей периферии в радиусе нескольких десятков метров.

Установленные параметры подвижности и расселения полевок в значительной мере справедливы и для бурозубок, что, в частности, иллюстрируют данные на рис. 1.14. Позднее были проведены специальные эксперименты по мечению бурозубок в тех же местообитаниях. Схема одного из таких экспериментов приведена на рис. 1.7 [2]. Установлено, что в осеннее время бурозубки покидают вырубки и перемещаются в лес, при этом за 5—9 сут они переселяются на 1—1,5 км. В сходных экспериментах было показано, что такое расстояние бурозубки могут преодолевать в течение 1 сут [2].

Итак, эксперименты по радиоактивному мечению подтверждают представления о характере использования мышевидными грызунами гетерогенного пространства, сформулированные в разд. 1.3. Принципиальное значение экспериментов по радионуклидному мечению состоит в том, что они позволили определить пространственные масштабы, в которых необходимо учитывать миграционные процессы. Сравнение размеров индивидуальных участков полевок и их локальных перемещений показывает, что мы можем не учитывать миграционные процессы при описании динамики численности на изолированном участке размером 100 × 100—200 × 200 м для полевок рода Clethrionomys или 2—5 радиусов индивидуального участка для других видов. При переходе к сплошному ареалу в качестве характерной территории следует рассматривать одну или несколько близлежащих резерваций вместе со всеми временными поселениями, заселяемыми выходцами из этих резерваций. По данным, полученным на Иремеле, у полевок рода Clethronomys это территория размером в поперечнике до нескольких километров. При описании динамики численности популяций на такой территории следует учитывать ее неоднородность и долю участков разного качества.

Теория С.С. Шварца о специфичности когорт, характерные длитель-

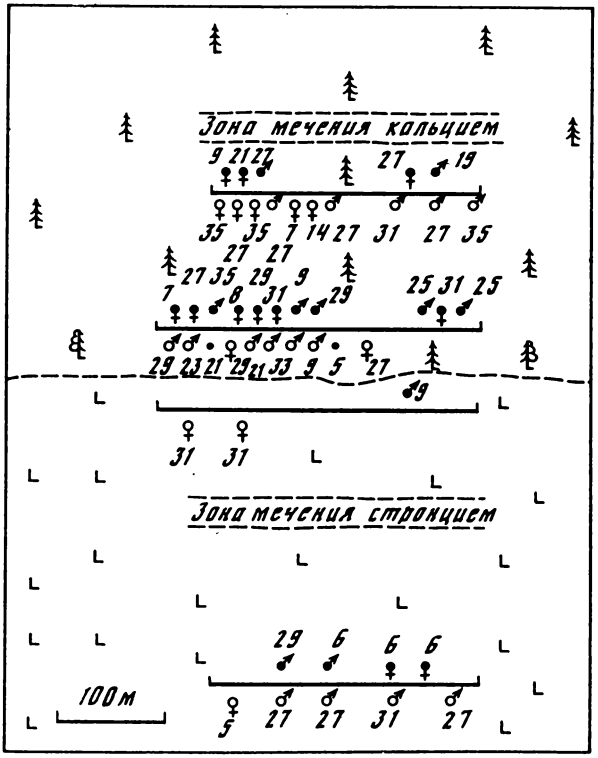


Рис. 1.17. Схема комбинированного мечения лесных полевок тремя разными метками в россыпях, тайге и на вырубке

Обозначения те же, что и на рис. 1.14

ности периода полового созревания и интервала между последовательными пометами и вывод о том, что дальность ежедневных перемещений совпадает с дальностью расселения молодняка, позволяет считать, что характерной единицей времени для описания динамики грызунов в природе является интервал между последовательными генерациями — величина порядка одного месяца. При моделировании (ч. II) мы будем основываться на только что сформулированных представлениях о характерных временных и пространственных масштабах изучаемых явлений.

В разд. 1.2 мы подробно описали объяснение плотностных зависимостей на основе стресс-гипотезы Д. Кристиана. Не менее распространенным, особенно в зарубежной литературе, является объяснение наблюдаемых зависимостей демографических параметров от плотности как следствия изменений генетической структуры популяций — гипотеза Читти [162]. Судьба этой гипотезы достаточно драматична. В течение первых 10 лет после опубликования на основе проверки по результатам косвенных экспериментов она приобрела всеобщую популярность. Однако поставленные в последнее десятилетие прямые эксперименты по проверке гипотезы Читти не подтверждают исходные предположения.

1.6. ГИПОТЕЗА ЧИТТИ

Современная интерпретация гипотезы Читти [268, 373] предполагает, что в популяции присутствуют особи двух фенотипов — "агрессивные" с низкой плодовитостью [А] и "послушные" с высокой плодовитостью (П). А-фенотип характеризуется высокой приспособленностью при высоком уровне плотности и выраженных конкурентных отношениях между особями, но относительно низким репродуктивным потенциалом. У особей П-фенотипа более высокий репродуктивный потенциал и их приспособленность выше при низком уровне плотности. При высокой плотности и явно выраженных конкурентных отношениях они проигрывают в приспособленности особям А-фенотипа. Гипотезой Читти принято называть предположение о том, что колебания плотности популяции и соотношения частот А- и П-фенотипов взаимно обусловлены и не затухают во времени.

Гипотеза Читти четко сформулирована и поэтому сразу после появления была подвергнута тщательной проверке. Прежде всего нуждался в проверке сам факт связи между генетической изменчивостью и изменчивостью демографических параметров популяций. К середине 60-х годов были получены убедительные данные о полиморфизме некоторых видов грызунов по трансферинам — белкам сыворотки крови, имеющим поверхностный электрический заряд и выполняющим функцию переноса железа для синтеза гемоглобина [345]. Количество обнаруженных полиморфных по электрофоретичекой подвижности белковых систем быстро достигло нескольких десятков. Тщательное изучение наследования трансферрина и ряда других белков показало, что для разных видов экспериментальные распределения потомства в F_1 по фенотипам соответствуют теоретическим для аутосомного локуса в предположении кодоминантности аллелей [30, 201, 278, 300]. Легкость экспериментального определения фенотипа и простота формализации привели к тому, что именно на этих генетических системах были предприняты попытки провести проверку гипотезы Читти. К концу 70-х годов изменчивость в популяциях Microtus и Clethrionomys была изучена по примерно 30 изофермента [203, 356]. При этом по двум системам — трансферрину (*Tf*) и лейцинаминопептидазе (*LAP*) — полиморфизм был обнаружен во всех исследованных случаях. По другим полиморфным белкам (эстераза-1, эстераза-4, 6-фосфоглюконатдегидрогеназа и т.д.) [186, 203, 358] результаты менее четкие. Поэтому ниже мы сконцентрируем внимание на полиморфизме по *Tf* и *LAP*, по которым проделана основная экспериментальная работа.

В основном рассматриваемые ниже исследования были построены по одной схеме. В природных условиях в течение нескольких лет проводили мечение и повторный отлов в небольших групах животных. У части особей при этом брали пробы крови (в большинстве случаев прижизненно) и определяли генотип по *Tf*, *LAP* и другим изоферментам. Наблюдаемые изменения численности, демографических параметров и интенсивности роста и развития животных разных генотипов сравнивали с изменями частот самих генотипов и пытались выяснить, имеется ли корреляция между частотами и уровнем плотности или фазой численности популяции и отличаются ли особи разных генотипов по демографическим параметрам и

Таблица 1.4

Связь уровня плотности и частоты аллеля Tf^E для циклической популяции M. ochrogaster, по [203]

Показатель		Фаза численности						
		нарастание				спад		
Коэффициенты корреляции между средней плотностью за 2 нед и частотой аллеля	Самец	0,73	0,59	–0,14	0,61	–0,42, +0,18,	–0,62, 0,02,	–0,90, 0,40
	Самка	0,56	0,67	–0,06	0,10	–0,56, 0,16	–0,02, –0,04	–0,08 –0,67

Таблица 1.5

Демографические параметры особей разных генотипов по *Tf*-локусу для циклической популяции M. ochrogaster, по [203]

Показатель		Фаза численности							
		нарастание			уровень достоверности различий	спад			уровень достоверности различий
		EE	*EF*	*FF*		*EE*	*EF*	*FF*	
Выживаемость особей разных генотипов за 14 дней	Самец	0,82	0,72	0,86	$p < 0,05$	0,65	0,66	0,75	$p > 0,10$
	Самка	0,83	0,85	0,87	$p > 0,10$	0,65	0,69	0,82	$p > 0,10$
Доля молодых самцов, участвующих в размножении и лактирующих взрослых самок	Самец	0,37	0,58	1,00	$p < 0,05$	0,51	0,47	0,68	$p > 0,10$
	Самка	0,51	0,58	0,40	$p > 0,10$	0,42	0,46	0,69	$p > 0,10$
Средняя скорость роста самцов, г/день		0,84	0,59	0,52	$p < 0,05$	0,73	0,90	0,12	$p > 0,10$
Вес взрослых особей		Нет данных				37,0	38,8	44,0	

скорости роста. При этом, как правило, специально проверялось, что воздействие, оказываемое на особей в процессе эксперимента, не влияет на результат. Так, для M. ochrogaster и M. pennsylvanicus взятие крови снижало выживаемость не более чем на 10—15% от контрольного уровня (0,80—0,70 за 2 недели), и снижение выживаемости не было связано с фенотипом особей [201, 203].

В первых же исследованиях было обнаружено, что во многих случаях изменения частот аллелей локусов *Tf* и *LAP* коррелируют с изменениями плотности и демографических параметров изучаемой группы животных. Для примера приведем результаты [203] по анализу полиморфизма по трансферринам (табл. 1.4, 1.5). Анализ изменений генетической структуры и демографии циклической популяции M. ochrogaster авторы приводили в течение 3 лет на четырех участках одновременно. В *Tf*-локусе выделено два аллеля — Tf^E и Tf^F. Как видно из табл. 4,5, и у самцов, и у самок при нарастании плотности частота Tf^E увеличивается, при спаде снижается, а демографические параметры особей разных генотипов отличаются в фазе роста. Получающиеся корреляции подтверждают правомерность рассмотрения гипотезы Читти, но не позволяют определить, является ли изменение частот генотипов причиной изменения численности или изменения генетической структуры популяции лишь сопутствуют изменениям численности.

Экспериментальную проверку этого ключевого для гипотезы Читти момента можно попытаться проводить несколькими способами. Во-первых, принципильное значение имеет динамика частот генотипов в относительно стабильных популяциях. Анализ генетического полиморфизма для стабильных популяций был проделан в двух работах. П. Кон и Р. Тамарин [261] сравнили изменчивость частот генотипов по *Tf* и *LAP* в материковой флуктуирующей популяции M. pennsylvanicus и стабильной островной популяции M. breveri. В стабильной популяции корреляции между изменениями частот аллелей, демографических параметров и плотности популяции не обнаружено, в то время как для флуктуирующей материковой наблюдается обычное снижение частоты аллеля *Tf* с ростом плотности. В работе Н.Р. Воронцова с соавт. [23] приведены колебания частот аллелей локуса *Tf* для сусликов рода Citellus численность которого, как указывают авторы, характеризуется высокой стабильностью. Тем не менее в популяциях разных видос Citellus наблюдались колебания частот аллелей того же порядка, что и во флуктуирующих популяциях — 0,2—0,3 за год. Таким образом, результаты двух работ в этом направлении противоречат друг другу, х' я в последнем случае прямых наблюдений по динамике численности не проводили, а выборки, по которым определяли частоты аллелей, невелики — 10—20 особей.

Прямой проверкой гипотезы Читти являются опыты по формированию групп животных фиксированной генетической структуры и слежение за изменением частот генотипов и численности группы при ее свободном развитии. Если численность групп исходно разной генетической структуры будет меняться сходным образом, то нет оснований считать, что генетическая структура популяции определяет динамику ее численности. Ч. Кребс с соавт. провел два эксперимента подобного типа. В первом из

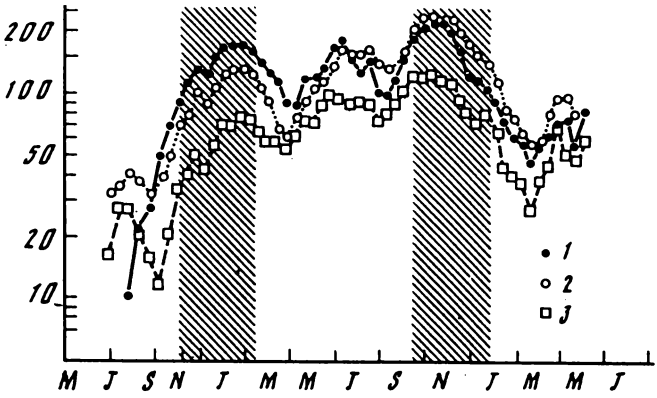


Рис. 1.18. Динамика численности M. townsendii на контрольной площадке (*1*), площадке, с которой были устранены все особи LAP^S/LAP^S (*2*), площадке, с которой были устранены все особи LAP^F/LAP^F (*3*), по: [278]

них [201] в течение 4 мес в природных условиях следили за изменениями частот генотипов по *Tf*-локусу в искусственно сформированных группах с известной генетической структурой. Группы по 10 самцов и 10 самок из лабораторной колонии M. ochrogaster, у которых в *Tf*-локусе выделяются два аллеля — Tf^E и Tf^F, помещали на три разные площадки весной, летом и осенью. Выбор площадки для каждого генотипа проводили по методу латинских квадратов. В каждый из сезонов на одной из площадок помещали особей генотипа Tf^E/Tf^E, на другой — Tf^E/Tf^F, на третьей — Tf^F/Tf^F. Авторы показали, что на значения демографических параметров не влияют ни участок, ни сезон года, в котором была основана группа, ни, что самое важное в нашем случае, генотип особей -основателей. В то же время по оценкам демографических параметров можно было предположить пониженную приспособленность гомозигот Tf^F/Tf^F, что согласуется с низкой частотой этого генотипа в природных популяциях.

Другой эксперимент такого рода был проведен Дж. Ле Дюк и Ч. Кребсом [278] на M. townsendii для белка лейцинаминпептидаза, наследование которого может быть описано в рамках одного локуса с двумя аллелями LAP^F и LAP^S. На рис. 1.18 приведена динамика численности животных на трех экспериментальных участках. На всех участках прижизненно определили генотип по *LAP* всех особей, затем на первом удалили всех особей генотипа LAP^S/LAP^S, а на втором — всех гомозигот LAP^F/LAP^F. В результате, на первом участке частота аллеля LAP^F стала равной 75%, на втором — 25%. На третьем, контрольном, участке частота LAP^F была равна 35%. Как видно из рис. 18, несмотря на исходно разную генетическую структуру, численность животных на трех участках менялась синхронно, и за 3 года иследования во всех случаях прошли фазы роста численности, пика и спада. Более того, для контрольного участка наблюдались обычные корреляции между изменениями демографических параметров и частотой аллеля LAP^F.

Приведенные результаты существенно подрывают веру в возможность

Таблица 1.6

Результаты многократного анализа генотипа по локусам *Tf* и *LAP* для M. ochrogaster, содержавшихся в разных условиях, по [293]

Период отлова	Условия содержания				Размер группы	Число особей, у которых генотип			
	сезон	длительность светового дня, ч	температура, °C			не изменился	изменился по локусам		
			днем	ночью			*Tf*	*LAP*	обоим
II 1978 г.	Зима	10	10	3	11	6	1	2	2
	Весна	12	20	10	8	5	0	3	0
	Лето	15	25	16	9	3	2	3	1
VIII—IX. 1978 г.	Месяц содержания в зимних условиях, затем вновь в летних				13	4	7	0	2

проверки гипотезы Читти по результатам электрофоретического анализа генетической изменчивости. Так же оказалось, что одни и те же данные могут быть истолкованы и как подтверждающие, и как опровергающие гипотезу Читти. М. Джейнс и Т. Уиттам [205] проверили выполнение критерия нейтральности [282] для данных по пяти полиморфным локусам для M. ochrogaster и M. pennsylvanicus, для двух из которых — *Tf* и *LAP* — были ранее показаны корреляции с изменениями численности (табл. 1.4) [203]. Значения критерия хи-квадрат для критерия нейтральности соответствовало уровню значимости $0{,}30 < p < 0{,}50$, т.е. гипотезу о нейтральности наблюдаемых изменений частот аллелей отвергнуть нельзя. Авторы считают, что два противоположных результата, полученных при анализе одних данных, демонстрируют принципиальную важность исходных посылок не только для развития теории, но и для толкования результатов эксперимента.

Окончательный "удар" по надежде проверить гипотезу Читти по данным электрофоретических исследований наносят результаты И.П. Гуляевой, Г.В. Оленева [31] и М. Мак-Говерна и К. Трайси [293]. В обоих работах авторы предположили, что результаты электрофореза могут определяться физиологическим состоянием особи. В [31] показано, что в зависимости от стадии репродуктивного цикла самки (беременность, лактация, неполовозрелость) на электрофореграмме может появляться дополнительная линия, которая может быть принята за аллель локуса *Tf*. В [293] значение физиологического состояния особи для формирования ее электрофореграммы было продемонстрировано еще более явно. Для особей M. ochrogaster, отловленных в середине февраля, в виварии были установлены длительность дня и температура, характерные для зимы, весны и лета, а для особей, отловленных в конце августа — начале сентября в том же месте, поместили сначала в зимние условия на 1 мес, а затем вновь в летние (табл. 1.6). У всех животных через 2 нед в течение 10 нед брали пробы крови и определяли "генотип" по трансферринам и лейцинаминпептидазе. Кроме того, для контроля правильности определения генотипа 10 лабораторных мышей, гомозиготных по аллелю Tf^b,

были посажены в зимние условия на 6 нед. Во всех случаях (каждые 2 нед) данные по электрофорезу по *Tf*-локусу для них не изменялись в течение опыта.

Напротив, результаты анализа генотипа для M. ochrogaster существенно изменились в течение рассмотренного 10-недельного периода (табл. 1.6). При этом в отличие от [31] какого-либо объяснения наблюдаемых изменений авторам сделать не удалось. В любом случае ясно, что к анализу данных по электрофорезу следует подходить с большой осторожностью. По-видимому, верификация гипотезы Читти на основе анализа генотипов по изоферментам невозможна, и в работах последних лет [203, 261] авторы единодушно предлагают искать генетические системы, которые имеют явную связь с демографическими параметрами. Однако неудача с трансферринами заставляет рассмотреть вопрос в более общем плане. Предположим, что нам удастся проводить анализ генетической структуры популяции по каким-либо другим локусам. Какие зависимости демографических параметров популяции от ее генетической структуры могут привести к незатухающим колебаниям численности? Быть может, требуемые для этого соотношения приспособленностей или отдельных демографических параметров А- и П-фенотипов настолько велики, что мы посчитаем их невозможными a priory? Ясно, что ответ на этот вопрос могут дать только модельные исследования гипотезы Читти. Мы рассмотрим их во второй части.

К середине 70-х годов, когда стало ясно, что флуктуации численности популяций нельзя объяснить наблюдаемыми изменениями ее генетической структуры по локусам *Tf* и *LAP* [278], гипотезу Читти стали модифицировать, отказываясь от упрощающего предположения об определении А- и П-фенотипов в рамках простых систем несцепленных локусов с двумя-тремя аллелями. Это представление было заменено на противоположное. М. Смит и др. [362] выдвинули предположение о том, что А-фенотип соответствует особям с высоким уровнем гетерозиготности, а П-фенотип — особям, гомозиготным в большей степени. При низкой численности популяция представляет собой совокупность локальных поселений низкой численности. В фазе депрессии и начала подъема, когда особи из разных демов не скрещиваются, в локальных поселениях сохраняется высокий уровень гомозиготности, который может даже увеличиваться вследствие инбридинга. В результате при низкой численности в популяции сохраняется повышенная частота П-фенотипа. При нарастании численности скрещивание между особями из разных демов повышает уровень гетерозиготности и увеличивается частота А-фенотипа. Приведенные в работах [209, 362] данные подтверждают предположение о положительной связи уровня гетерозиготности по изоферментам (30 белковых систем) с уровнем агрессивности и плодовитостью (рис. 1.19, 1.20). Однако анализ, проведенный в [203], привел к косвенно противоположному результату: уровень гетерозиготности в популяции M. ochrogaster по пяти электрофоретически подвижным локусам снижался с увеличением численности популяции. Значения коэффициента корреляции между уровнем численности и уровнем гетерозиготности по четырем участкам во всех случаях отрицательны: –0,26*, –0,33*, –0,33*, –0,42** (где * — $p < 0{,}05$, ** — $p < 0{,}01$).

В том же исследовании получено, что независимо от фазы численности популяции средняя выживаемость за двухнедельный период ниже для особей с высоким уровнем гетерозиготности [203] (табл. 1.7), причем особенно явно это проявляется на фазе спада, когда согласно гипотезе М. Смита с соавт. [362] гетерозиготы должны иметь преимущества.

Как и выше, эти противоречивые результаты лишь косвенно говорят за или против гипотезы. Ее проверка должна проводиться на генетических системах, имеющих явную связь с демографическими параметрами.

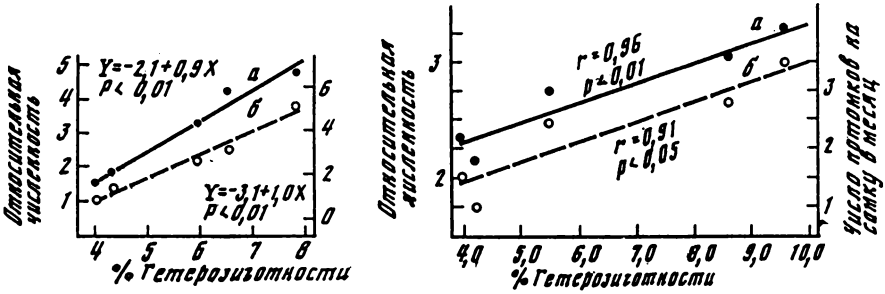


Рис. 1.19. Средний индекс агрессивности (*1*) и доминирования (*2*) в зависимости от уровня гетерозиготности для пяти групп M. ochrogaster из разных географических точек, по: [362]

Рис. 1.20. Относительная численность M. ochrogaster (*1*) и интенсивность размножения самок (*2*) в зависимости от уровня гетерозиготности для пяти групп животных из разных географических точек, по: [362]

В приведенной формулировке гипотеза М. Смита и др. [362] не объясняет причин спада численности популяции. Эта логическая незавершенность была преодолена Ю.К. Галактионовым и др. [24], Э. Чарновым и Дж. Файнерти [157]. В [24] предположено, что повышенная интенсивность размножения контролируется рецессивными аллелями. Тогда в фазе депрессии повышенная скорость роста будет наблюдаться лишь в тех демах, где будет выше доля гомозигот по аллелям "плодовитости", и в среднем по популяции частота аллелей плодовитости в начале фазы роста будет возрастать. С повышением уровня численности и началом интенсивного расселения аллели "плодовитости" перейдут в гетерозиготное состояние, и скорость роста численности снизится, а уровень гетерозиготности повысится. В [24] предполагается, что высокий уровень гетерозиготности уже достаточен для объяснения низкой скорости роста и спада численности.

Э. Чарнов и Дж. Файнерти [157] конкретизируют это предположение и указывают, что спад может быть вызван ухудшением состояния особей с высоким уровнем гомозиготности и высокой плодовитостью за счет агрессии со стороны гетерозиготных особей. В этом случае на гомозиготных особей сильнее будут действовать плохие погодные условия, хищники, болезни, отсутствие корма, т.е. система скрещивания и система контактов в популяции будут одновременно приводить и к повышению уровня гетерозиготности, и к снижению скорости роста численности популяции.

Ясно, что результаты [203, 209, 362] сохраняют свою значимость и при двух последних модификациях гипотезы М. Смита и др. [362]. Кроме того, в рамках гипотез [209, 362] важное значение имеют результаты по изучению генетических различий между оседлыми и мигрирующими особями и наследованию миграционной активности. В обзоре [202] приводится несколько результатов по изучению внутрисемейной изменчивости миграционной активности у полевок рода Microtus. Во всех случаях показано, что особи склонны мигрировать семьями, а изучение генотипов мигрирующих особей по электрофоретическим подвижным белкам в ряде случаев (но далеко не всегда) выявляет различия между резидентами и мигрантами [202, 258]. Однако определить, является ли склонность к миграциям генетически обусловленной характеристикой, в приведенных исследованиях в принципе невозможно.

Б. Расмусон и др. [344] сравнили в лабораторных условиях показатели двигательной активности M. agrestis, взятых из циклической и стабильной популяций. Их результаты говорят в пользу гипотез Ю.К. Галактионова и др. [24] и Э. Чарнова и Дж. Файнерти [157]. Двигательная активность особей из циклической популяции выше, чем у особей из стабильной, а уровень активности потомков в F_1 повторял уровень активности родителей в том случае, если родители были взяты из одной популяции, и находился на промежуточном уровне, если родители принадлежали к разным популяциям. В то же время в [115] показано, что коэффициент наследования агрессивности h^2 у M. townsendii не отличается от нуля.

Анализ наследования максимального веса потомков, скорости роста, веса в возрасте 50 дней, возраста в момент полового созревания и веса в момент полового созревания в лабораторной колонии M. pennsylvanicus провели Р. Бунстра и П. Бог [140]. Для двух колоний, основатели которых были взяты из одной популяции, но в разные годы (отношение уровней плотности 1:6), значения h^2 не превышали 0,2—0,3 и не отличались значимо от нуля. Авторы считают, что такой уровень наследования демографических параметров недостаточен для принятия гипотезы Читти.

В итоге, рассматривая эксперименты по наследованию демографических, поведенческих и онтогенетических характеристик совместно, мы вновь наблюдаем ухудшение или потерю согласия с теоретическими представлениями при переходе от косвенных способов проверки к прямым.

Таблица 1.7

Выживаемость в группах животных M. ochrogaster разного уровня гетерозиготности, по [203]

Фаза	% гетерозиготных локусов из пяти исследованных							
	Самцы				Самки			
	0–20	20–40	40–60	60	0–20	20–40	40–60	60
Подъем	0,79	0,82	0,83	0,74	0,84	0,82	0,85	0,68
n	550	306	95	19	627	170	117	22
Спад	0,65	0,71	0,51	0,55	0,67	0,65	0,62	0,61
n	181	101	79	18	285	119	73	21

Еще одним способом косвенной проверки гипотез, связывающих изменения генетической структуры и плотности популяции, является сравнение поведения животных на разных фазах численности [172, 267, 401]. Ч. Кребс [267] в лабораторных условиях сравнил поведение самцов M. ochrogaster и M. pennsylvanicus, взятых из семи популяций, находящихся на разных фазах динамики численности. Для обоих видов была обнаружена связь между уровнем агрессивности и уровнем численности. Наиболее агрессивными были животные, отловленные в фазе пика. Однако связь между генотипом по трансферринам и уровнем агрессивности в этом исследовании не была обнаружена, т.е. результат согласуется с любой из гипотез эндогенной регуляции. Сходные результаты получены в [172] для самцов и самок M. longicatus, но в [172] и [267] не были учтены такие определяющие поведение характеристики, как возраст и степень половой зрелости животных. Учет этих показателей в [401], проведенный в течение типичного трехлетнего цикла численности, показал, что в течение трех периодов размножения индекс агрессивности был значительно выше, чем в течение двух интервалов между ними, но связи между уровнем агрессивности и фазой численности не наблюдалось. С. Майхок [303] изучил поведение самцов и самок Cl. gapperi в зависимости от принадлежности к той или иной сезонной генерации, участия в размножении и фазы численности, во время которой были отловлены животные. Как и в предыдущей работе, уровень агрессивности поведения был согласован с иерархией, в которой размножающиеся самки доминируют над половозрелыми самцами и неполовозрелыми животными обоих полов. Сравнение данных по годам высокой (1967) и низкой (1977) численности показало, что повышение численности приводит к отбору не "агрессивных", а, напротив, "послушных" особей, т.е. результат прямо противоречит всем гипотезам о связи генетической структуры и динамики численности популяции. В то же время изменения численности и демографических параметров лабораторных группировок Mus musculus, основатели одной из которых были взяты из природы, а основателями другой специально отобраны агрессивные животные, были синхронны в течение четырех циклов численности [418]. Таким образом, последние эксперименты изменяют исходные представления о связи численности и уровня агрессивности на противоположные. В целом, по нашему мнению, генетические гипотезы преувеличивают роль генетической компоненты в определении хода популяционных процессов или, по крайней мере, роль генетически обусловленной изменчивости реакции животных на изменение плотности популяции.

В заключение заметим, что вплоть до 80-х годов практически все исследования по белковому полиморфизму у полевок проводили на видах рода Mirotus, рассматривая, как правило, ситуации без явно выраженной сезонности. В 80-е годы подобные исследования были проведены в популяциях полевок разных видов рода Clethrionomys. Для этих видов связь между частотой аллелей Tf-локуса и уровнем плотности не наблюдается. Изменение частот аллелей трансферринов у полевок рода Clethrionomys скорее связаны с сезонными генерациями животных, чем с плотностью популяции, и наиболее явно наблюдаются при переходе от осени к весне [30, 178, 186, 304]. Можно предположить, что

принадлежность к той или иной сезонной генерации определяет и уровень гетерозиготности у этих видов. Различия по индексам гетерозиготности между особями разных генераций Cl. glareolus обнаружены в [186]. В [180] отмечено увеличение уровня гетерозиготности к концу сезона размножения у совместно обитающих M. arvalis, A. agrarius, A. flavicolus, а С. Майхок и др. [304] обнаружили в популяцих Cl. gapperi повышенную гетерозиготность по трансферрину среди размножавшихся молодых особей данного года рождения.

Таким образом, работа по верификации гипотезы Читти и ее модификаций заставляет предполагать, что эти гипотезы не соответствуют реальным данным. В то же время мы уже указывали, что рассмотренные в экспериментах маркеры не связаны прямо с демографически важными генетическими системами. Поэтому имеет смысл проверить предсказательные возможности генетических гипотез. Во второй части разд. 4.4 мы рассмотрим, насколько оправданы надежды на подтверждение этих гипотез на основе демографически значимых генетических систем.

Глава 2

КОНЦЕПЦИЯ РЕГУЛЯЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА УРОВНЕ СООБЩЕСТВА

2.1. ГИПОТЕЗЫ РЕГУЛЯЦИИ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ, ОСНОВАННЫЕ НА ИХ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ С КОРМОВЫМИ РЕСУРСАМИ

Изучению биоценотической роли мышевидных грызунов посвящено огромное число работ. В качестве основных в них рассматриваются взаимодействия между грызунами, кормовыми ресурсами и хищниками. Наибольшая работа проведена к настоящему времени по изучению взаимодействия между растительноядными грызунами — полевками родов Microtus и Clethrionomys и их кормовыми ресурсами. Рассмотрим основные гипотезы, объясняющие популяционную динамику грызунов на основе их трофических связей:

1) Гипотеза "подрыва кормовой базы" [274]: Повышение численности популяции не сдерживается какими-либо внутренними причинами и продолжается до тех пор, пока не будет превышена кормовая емкость среды. Превышение емкости приводит к подрыву кормовой базы, голоданию и гибели животных. После снижения численности грызунов растительность восстанавливается в течение 1—2 лет. За восстановлением растительности следует подъем численности животных, и цикл повторяется.

2) Гипотеза "восстановления питательных веществ" [337, 353]. Эта гипотеза развита на основе наблюдений за тундровыми сообществами. В год пика численности лемминги потребляют и концентрируют в своем

теле большую часть доступных биогенов (фосфор, азот, кальций, калий, натрий, магний). Снижение плотности растительного покрова из-за выедания леммингами на фазе пика приводит к более глубокому оттаиванию мерзлоты в следующем году. В этом случае растения достигают корнями более глубоких слоев почвы, содержание питательных веществ в которых понижено. В верхних слоях содержание питательных веществ понижено вследствие того, что они сконцентрированы в организмах леммингов. В результате после года пика питательные вещества содержатся в растениях в количестве, недостаточном для нормального размножения и развития животных, что ведет к спаду численности. В течение следующих 1—2 лет гибель животных приводит к восстановлению в почве, а затем и в растительности высокого уровня питательных веществ и новому пику численности леммингов.

3) Гипотеза "отравления токсинами" [194, 196]. Одной из причин того, что ряд видов растений мало используется грызунами, является их токсичность для животных. Кроме того, при высокой численности фитофагов и интенсивном их воздействии на растительность токсины (алкалоиды, таннины и др.) вырабатываются и в предпочитаемых видах корма. В результате при высокой численности животные потребляют в существенной степени токсичные корма, что приводит к ухудшению их состояния, снижению интенсивности размножения и гибели. После снижения плотности грызунов растительность восстанавливается, концентрация токсинов в них понижается и вновь начинается рост плотности животных.

4) Гипотеза "независимой цикличности кормовой базы" [257]. В северных широтах растениям нужно несколько летних периодов для накопления достаточного для цветения уровня питательных веществ. Мышевидные грызуны питаются в основном наземными частями растений, предпочитая генеративные органы, содержащие питательные вещества в наивысшей концентрации. Поэтому период перед цветением и само цветение обусловливают подъем численности животных. В год после пика качество кормов ухудшается и снижается численность травоядных. После этого начинается очередная фаза роста численности в связи с накоплением в растениях питательных веществ для очередного цветения.

Рассмотрим экспериментальные данные за и против приведенных гипотез.

2.1.1. Гипотеза "подрыва кормовой базы"

Возможность подрыва растительноядными грызунами кормовой базы определяется общим уровнем продуктивности используемых угодий и пищевыми предпочтениями изучаемого вида. Кроме того, для проверки гипотезы Д.Лэка [274] необходимо знать ход восстановления растительности после воздействия на нее грызунов.

В большинстве случаев оказывается, что мышевидные грызуны потребляют малую часть общей продукции растительного сообщества. Из данных по 15 литературным источникам, приведенных в обзорах [32, 273], следует, что в естественных местообитаниях грызуны потребляют не

более 3—5% продукции доступной растительности. Лишь для полевок, обитающих в сельхозугодьях, и для леммингов в годы пика численности приводятся величины порядка 20, 50 и даже 90—100% [32, 124, 273, 398, 399]. Типичный уровень потребления растительного корма не снижает, а, наоборот, стимулирует продуктивность травостоя. В обзорах [32, 273] указывается, что 5—10%-ное потребление приводит к увеличению продуктивности на использованном участке в следующий год на величину порядка 50% по сравнению с контролем.

Тщательный эксперимент по оценке воздействия леммингов на тундровую растительность поставил С.П. Кирющенко [47]. В конце года пика численности сибирского и копытного леммингов (1976) на о-ве Врангель на трансекте длиной 100 и шириной 2 м и были отмечены куртины с разным уровнем использования предпочитаемых леммингами видов растительности (от полностью неповрежденных до полностью объеденных). Для сибирского лемминга были выделены осока блестящая Carex pugens, щучка таежная Dischampsia borealis и дюпонция Фишера Dupontia fishery, а для копытного — дриада раздельнолепестная Dryas integrifolia и ива ползучая Salix reptans. Для куртины средней площади при полном уничтожении надземной фитомассы осоки блестящей в год пика численности ее зеленая фитомасса к периоду максимальной вегетации следующего года была в 2,4 раза выше, чем на куртине, на которой зеленые части в год пика не были повреждены. Для щучки таежной зеленая фитомасса на куртине, полностью использованной в прошлом году, была в 1,56 раза выше, чем на неповрежденной. Объеденные участки составляли 28% общей поверхности куртин. Поэтому увеличение продукции этих видов на следующий год на всей трансекте составило 67%.

Для анализа прироста дюпонции Фишера контрольных площадок не закладывали, но в августе 1976 г. запас надземной фитомассы этого вида в воздушно-сухом весе был равен 6,75 г/площадку, а в августе 1977 г. повысился до 11,50 г/площадку. Таким образом, воздействие сибирского лемминга на три предпочитаемых вида растительности в пике численности привело к возрастанию продукции на следующий год.

Для копытного лемминга проективное покрытие дриады в исследованном сообществе составило 31% и надземная фитомасса этого вида в августе 1976 г., июне и августе 1977 г. не отличалась (35—38,5 г/площадку). В период пика численности копытного лемминга кора ивы была повреждена у 53% растений, а доля побегов, имеющих повреждения, у таких растений была равна 58%. Эти повреждения привели к общему снижению фитомассы однолетних побегов ивы после года пика на 22%. В результате автор считает, что воздействие леммингов на травянистую растительность лишь стимулирует ее рост в условиях тундровых экосистем [47]. Кустарничковые и кустарниковые формы несколько снижают прирост в результате воздействия копытного лемминга, но это снижение невелико и несравнимо с размахом колебаний численности этого вида.

Исследование воздействия пашенной полевки на структуру и продукцию луговой растительности было проведено В.А. Давыдовым [32] на Южном Урале. На участке горно-ключевого луга, занятого разнотравно-

снытевой ассоциацией (более 40 видов цветковых растений), в середине июля закладывали экспериментальные площадки, растительность которых в разной степени (от 0 до 60%) стравливалась полевками в течение одного месяца. Доминантами растительного покрова были сныть (Aegopodium podagraria) и клевер средний (Trifolium medium), дававшие около половины фитомассы. Эти растения составляли от 60 до 90% рациона животных. Через месяц после удаления полевок запас биомассы на участках с потравой не зависел от уровня воздействия и колебался в пределах 70—86% от биомассы на контрольных участках. Воздействие на предпочитаемые виды существенно превышало общее и при 40—60% общем уровне составляло 90—95%. Через месяц после потравы биомасса предпочитаемых видов на этих площадках была порядка 10% от их биомассы на контрольной площадке. На следующий год биомасса на экспериментальных участках была выше, чем в контроле, на 10—20%, что согласуется с результатами С.П. Кирющенко [47]. Изменение состава растительности на следующий год сохранялось, но число побегов сныти и клевера было всего в два раза ниже, чем в предыдущем году на тех же участках. При этом увеличивалась интенсивность фотосинтеза поврежденных растений относительно растений без погрызов, а период вегетации интенсивно используемых видов удлинялся.

Итак, мышевидные грызуны употребляют значительную часть растительной продукции лишь в редких случаях. Даже на пике численности потребление, как правило, стимулирует развитие растительности и к следующему году продукция интенсивно используемых видов на эксплуатируемых участках оказывается выше, чем на неэксплуатируемых. При экстремально интенсивной эксплуатации продуктивность предпочитаемых видов снижается. Однако это снижение несравнимо со снижением численности грызунов и поэтому не может быть причиной спада или депрессии.

В описанных экспериментах сохраняется возможность того, что значимое для животных ухудшение состояния кормовой базы не диагносцируется методами оценки продуктивности растительности. Поэтому важное значение приобретают эксперименты по подкормке животных или увеличению продукции растительности на участках, заселенных грызунами. Если спад численности вызывается недиагносцируемым подрывом кормовой базы, то повышение кормовой емкости угодий должно привести к сохранению высокого уровня численности животных на участках с подкормкой на фоне спада на остальной территории.

Для проверки такого предположения было поставлено несколько экспериментов [170, 177, 270, 389], где показано, что добавление кормов на экспериментальные участки не могло остановить спада численности. Однако все эти эксперименты вызвали критику Дж. Батцли [125] в связи с отсутствием контроля хищничества. Действительно, в эксперименте [191], в котором с опытного участка были удалены все хищники, избыток корма и воды предотвратил спад численности M. californicus. Замедлить спад численности за счет манипуляций количеством кормов, уровнем хищничества и плотностью растительного покрова удалось и в эксперименте, проведенном на M. townsendii [391]. Примечательно то, что спад

численности в эксперименте удалось остановить не просто увеличивая количество корма, но улучшая защитные свойства участка (добавляя солому).

Этот результат согласуется с полевыми наблюдениями Э. Бирни и др. [136] по динамике M. ochrogaster в местообитаниях трех разных типов. В поливаемых и удобряемых посадках люцерны численность полевок колебалась от года к году с амплитудой десятикратного порядка, в поливаемых, но не удобряемых культурах численность была стабильной, и средний уровень ее был в 2—3 раза ниже, чем в посадках люцерны. На участках, не используемых для сельскохозяйственных угодий, постоянных поселений животных не было, и они появлялись там только весной, с началом массового расселения.

Сходные наблюдения проведены Т.В. Кошкиной и Ю.С. Коротковым [56] по динамике красной полевки в трех разных условиях местообитания. В коренном лесу численность Cl. rutilus колебалась от года к году примерно с пятикратным размахом, смешанном лесу была в среднем ниже и достаточно стабильна, а на участке, находящемся в пригородной зоне с переуплотненным почвенным покровом, постоянных поселений красной полевки не было.

Чтобы проверить, плотность ли растительного покрова или кормовая емкость угодий определяли численность грызунов [170, 171], меняли кормовую емкость угодий в культурах люцерны, зарослях мятлика и в прерии, соответствующих разной плотности покрытия участков растительностью. Плотности животных на участках с одной плотностью покрытия, но разными уровнями подкормки в период пика относились как 8:4:1 (контроль) для каждого из трех типов местообитаний. Численность на всех участках менялась синхронно и подкормка не остановила спада численности ни в одном случае. Таким образом, кормовая емкость угодий определяет численность животных в пике, но даже избыток корма не может предотвратить спада численности.

В проверке нуждается предположение о том, что корм может лимитировать мелких грызунов зимой, особенно в северных широтах. Б. Хорнфелд [245] суммирует косвенные аргументы в пользу такого предположения, акцентируя внимание в основном на факте повышения количества коры в зимнем рационе полевок рода Clethrionomys. Если считать, что кора не относится к предпочитаемым кормам этих видов [234, 317], то увеличиние ее потребления может служить признаком нехватки предпочитаемых кормов.

Подробное описание зимнего рациона полевок рода Clethrionomys в Центральной Якутии приведено В.М. Сафроновым [91], который также указывает на повышение доли коры в рационе при ухудшении обеспеченности предпочитаемыми кормами у Cl. rutilus и Cl. rufocanus.

Правдоподобным представляется предположение [275] о том, что в зимних условиях очень ограничено используемое мышевидными грызунами пространство, растительность на котором может лимитировать животных, несмотря на большие запасы корма на остальной территории, используемой летом. Нам неизвестны эксперименты по определению взаимоотношений мышевидные грызуны—растительные корма в зимних условиях, но результаты мечения грызунов в зимних резервациях на Урале

[16] подтверждают, что зимой их подвижность резко снижается и это может вызвать локальный дефицит кормов.

В результате описанных наблюдений и экспериментов пришли к мнению, что гипотеза Д. Лэка не объясняет характерные особенности динамики мышевидных грызунов. Во-первых, мышевидные грызуны не могут в существенной степени подорвать свою кормовую базу даже в пике численности; во-вторых, спад численности во всех случаях, кроме одного, не удавалось предотвратить увеличением кормовой базы. В целом, мы считаем, что продукция растительного сообщества может лимитировать грызунов лишь в отдельных случаях, но не может рассматриваться как определяющий фактор их динамики.

Усиленная эксплуатация может не только снизить продуктивность, но и ухудшить свойства предпочитаемого корма и вынудить животных перейти к использованию растений, мало пригодных для питания. Именно это предположение лежит в основе гипотезы отравления токсинами.

2.1.2. Гипотеза "отравления токсинами"

В. Фриланд [194] сформулировал свою гипотезу на основе лабораторных данных Д. Томпсона [400] и полевых данных Дж. Батцли и Ф. Пителки [127] по пищевому предпочтению у M. pennsylvanicus и M. californicus. Первоначально в гипотезе рассматривалось только переключение на малоиспользуемые виды корма в пике численности и сразу после него. Автор отнес к токсичным те виды растений, питание которыми вызывает отрицательные физиологические изменения в организме (в какой концентрации действуют содержащиеся в них токсиканты в работе не указано). Оказалось, что у обоих видов полевок среди десяти наиболее предпочитаемых видов корма лишь один употребляемый M. pennsylvanicus вид относится к токсичным. Среди остальных 36 используемых видов к токсичным относились 27. Если в пике численности животные истребляют предпочитаемые виды почти полностью, то вынужденный переход на второстепенные токсичные виды корма может привести к спаду численности.

Гипотеза Фриланда [194] вызвала резкую критику сразу после появления. В частности, авторы одной из двух использованных в [194] работ указали, что по крайней мере два предположения В. Фриланда необоснованы [128]. Во-первых, неизвестно, насколько токсичны для полевок второстепенные виды корма. Во-вторых, как было показано в предыдущем параграфе, снижение биомассы предпочитаемых видов в период высокой численности не приводит к переходу на питание токсичными видами растений. Как указано [128], на участке, на котором встречался только один из отнесенных В. Фриландом к токсичным видам корма этот вид потреблялся одинаково интенсивно и в год подъема численности, и в год спада. В. Шлезинджер [351] провел сходный с В. Фриландом анализ соответствия списков используемых полевками в пищу видов растений по предпочтению и по токсичности. По [194], все токсичные виды попали в нижнюю часть списка. Однако для данных по пищевому предпочтению из других пяти работ, в которых изучали питание Cl. glareolus, A. flavicolus, M. ochrogaster, а также Sigmodon

hispidus и Geomys bursarius, токсичные виды распалагались в списке, составленном по предпочтению, случайным образом [351].

Более правдоподобной представляется вторая версия гипотезы В. Фриланда, основанная на предположении об отрицательном действии вторичных метаболитов, образующихся в растениях при воздействии на них животных.

К настоящему времени проведено несколько тщательных экспериментов такого рода. Мы остановимся на работах Ж. Бержерона с соавт., которые, по нашему мнению, достаточно ясно освещают современное состояние проблемы.

Изучено воздействие на M. pennsylvanicus экстрактов, приготовленных из пяти предпочитаемых этим видов кормов, которые составляют не менее двух третей его рациона [132]. Ранее было показано, что вторичные метаболиты растений, не употребляемых в нормальных условиях, могут оказывать заметное влияние на физиологию животных [254]. Естественно, нужно пытаться распространить этот результат на интенсивно используемые виды растений. Однако показано, что даже очень высокие концентрации экстрактов из растений, подвергшихся воздействию полевок, не оказывали влияния на скорость роста животных, эффективность использования пищи, относительный вес почек и печени [133]. Был проведен и гистологический анализ тканей печени и почек для определения воздействия на эти органы тех же экстрактов [133]. Оказалось, что на клеточном уровне воздействие обнаруживается, причем связи между наблюдаемой патологией и изменением веса органов нет. Однако и в этом случае негативное действие экстрактов не проявлялось сколько-нибудь существенно на физиологическом состоянии животных.

В конечном итоге вопрос о действии продуктов метаболизма растений на животных упирается в определение их пищевых предпочтений. Для окончательного отказа от гипотезы "токсичности" необходимо доказать отсутствие связи выбора пищи с содержанием в ней токсикантов. В [131] показано, что связи между содержанием в растениях алкалоидов и/или таннинов и использованием этих растений в пищу нет. Ряд видов растений особи M. pennsylvanicus употребляли в пищу независимо от содержания в них вредных химических веществ, а в отдельных случаях животные даже предпочитали виды с повышенным содержанием токсичных соединений одной или обоих групп. Поскольку существуют данные о том, что животные могут выбирать одни виды корма специально для компенсации нежелательного действия токсичных веществ, содержащихся в других видах [195], то нет оснований считать гипотезу отравления токсинами пригодной для объяснения динамики численности мышевидных грызунов.

2.1.3. Гипотеза "восстановления питательных веществ"

Гипотеза Шульца-Пителки "восстановления питательных веществ" возникла при сопоставлении динамики численности леммингов на мысе Барроу и содержания в их кормах основных биогенных элементов — азота, фосфора, натрия, калия, кальция и магния. В экспериментах

Р. Пипера [336] было показано, что содержание этих элементов в растительности на площадках с заметной потравой леммингов выше, чем на контрольных участках. Сходная связь между содержанием натрия в почве и численность полевок наблюдалась Дж. Ауманом [122]. Он сопоставил данные по их численности в различных типах местообитаний с данными по содержанию натрия в почвах соответствующих районов, выделил три качественно разных уровня содержания натрия в почве и по данным 65 работ построил гистограммы обилия животных для каждого уровня. Оказалось, что с увеличением содержания натрия в почве повышается уровень плотности полевки на данной территории. Модальные классы по обилию для трех выделенных уровней содержания натрия в почве равны 10—20, 40—80, 160—320 животных на 1 акр соответственно. М. Голдберг и др. [219] обнаружили, что пищевые предпочтения M. breweri положительно коррелируют с усваиваемостью корма и содержанием в нем кальция, фосфора и азота. Сходные результаты получены на сибирских и копытных леммингах [347].

Существенная роль мышевидных грызунов в круговороте основных элементов минерального питания растений была подтверждена в [32], где показано, что при среднем уровне численности население полевок перераспределяет за сезон порядка 10% содержащихся в растениях азота, фосфора и калия. В этой работе было еще раз продемонстрировано, что после потравы полевками содержание этих элементов в предпочитаемых видах корма возрастает и повышенная концентрация азота, фосфора и калия сохраняется до конца вегетативного периода. Таким образом, содержание биогенов в кормах влияет на численность грызунов. Однако прямой связи между этими переменными, по-видимому нет.

Длительный эксперимент по анализу взаимодействия леммингов и растительного корма провел А. Шульц [354]. Он удобрял участки тундры, используемые леммингами, и в результате продукция и содержание биогенов в кормах на этих участках увеличились в 4—5 раз. Однако повышенное содержание биогенов не привело к повышенной численности на них леммингов. Лишь зимой 1963 г. численность на опытных участках была несколько выше, чем в контроле, но высокий уровень хищничества после схода снега быстро привел к уравниванию численности. В годы высокой численности на удобряемых и контрольных участках было примерно одинаковое количество животных. Ч. Кребс и Дж. Майерс [273] считают, что приведенные А. Шульцом [354] данные по уровню фосфора в кормах и численности леммингов (рис. 2.1) свидетельствуют о том, что несмотря на синхронность изменений, уровень содержания фосфора в кормах не определяет численность леммингов. Они указывают, что на рис. 1 уровень содержания фосфора в растительности одинаков и в годы перед пиком численности, и в годы после пика, что противоречит гипотезе Шульца—Пителки. В [273] отрицается и предполагаемая в [351] связь между содержанием фосфора в кормах и интенсивностью размножения. Для этого по данным [351] построена зависимость доли беременных самок в июле и августе от уровня содержания фосфора в кормах в эти месяцы (рис. 2.2). Как видно из рисунка, низкая интенсивность размножения в 1960 г. и высокая в 1961 и 1962 гг. наблюдались при одном уровне содержания фосфора в кормах. Интенсивность размно-

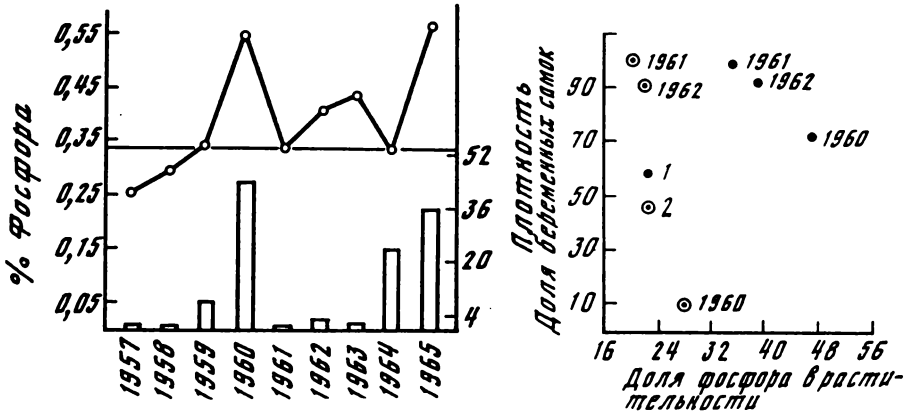


Рис. 2.1. Количество фосфора (в %) в летнем корме Lemmus trimucronatus и плотность леммингов (столбцы) на мысе Барроу, Аляска

Горизонтальная линия отмечает разное количество фосфора в корме до и после пика численности, по: [273]

Рис. 2.2. Зависимость доли размножающихся самок от количества питательных веществ в корме

1 — июльские данные; *2* — августовские, по: [273]

жения, характерная для 1961—1962 гг., сохранилась и в другие годы, когда содержание фосфора в кормах было в несколько раз выше. Сходные результаты получены при изучении динамики M. ochrogaster в полях люцерны, зарослях мятлика и в прерии [171]. Мы уже указывали, что численность животных менялась во всех местообитаниях синхронно и 1972 г. был годом пика численности, а в 1973 г. на всех трех участках численность снизилась как минимум в 20 раз. Однако сколько-нибудь существенных изменений содержания в растительности усваиваемой энергии, белков, кальция, фосфора и натрия от 1972 к 1973 г. не произошло (сравнение проводили для каждого летнего месяца отдельно).

Значительная работа по исследованию связей между плотностью грызунов и их пищевыми ресурсами была проведена в [118]. Авторы в течение 8 лет (два цикла динамики численности) наблюдали за сообществом мышевидных грызунов (доминант — Cl. rufocanus, второстепенные виды — Cl. rutilus, M. oeconomus, A. terrestris) и в каждом году анализировали содержание C, N, P, Ca, Mg, K в растениях предпочитаемых видов в июле. Концентрации биогенов от года к году менялись, но эти изменения не коррелировали с изменениями численности изучавшихся видов. В первом цикле численности максимальная концентрация биогенов наблюдалась в год после пика, когда по теории она должна быть минимальной, а в течение всех 4 лет второго цикла концентрация биогенов оставалась на низком уровне. Авторы считают, что количество биогенов в растительных кормах предпочитаемых видов не связано с численностью грызунов. В их эксперименте обнаружена отрицательная корреляция между концентрацией биогенов и средней температурой воздуха от начала июня до момента взятия проб в июле.

Таким образом, гипотеза восстановления питательных веществ применима лишь для тех ситуаций, когда почти вся растительная продукция может использоваться животными в пищу. Фактически это возможно только для леммингов в тундре, но выше мы уже обсудили опыты А. Шульца [354], относящиеся к такой ситуации.

Итак, несмотря на существующую корреляцию между содержанием питательных элементов в кормах и численность использующих эти корма грызунов, нет оснований считать, что биогены лимитируют рост их численности. Более того, достаточно распространено мнение о том, что повышенное содержание питательных веществ в растениях есть побочное следствие высокой численности животных. Объяснение ему дал еще Р. Пипер [336]: при росте численности животных повышается количество легко разлагаемых отходов в местах обитания, которые быстро усваиваются растениями. Детальное исследование [70] показало, что выделения Cl. rutilus и Cl. rufocanus содержат в 10—100 раз больше микроорганизмов разных групп (аммонификаторов, аэробных азотфиксаторов, гумусоразлагающих и т.д.), чем древесный опад и почва. Продукты жизнедеятельности животных активируют минерализацию растительных остатков. Таким образом, повышение численности грызунов увеличивает и прямо, и косвенно количество питательных веществ для растительности.

2.1.4. Гипотеза "независимой цикличности кормовой базы"

В основе гипотезы о независимой цикличности кормовой базы лежат наблюдения по синхронному изменению биомассы растительности, обилия мышевидных грызунов, промысловых видов птиц, хищных птиц и млекопитающих в Северной Европе. Наиболее представительные данные такого рода приведены в [236] и [245]. В [245] показано, что в течение 1963—1977 гг. в Северной Швеции синхронно менялась численность полевок (всех видов вместе), зайца беляка (Lepus timidus), белой куропатки (Lagopus lagopus), тетерева (Lirizus tetrix), глухаря (Tetrao urogallus) и рябчика (Tetrastes bonasia). За 15 лет наблюдений у каждого из перечисленных видов или групп видов было три пика численности. С запаздыванием на год колебалась численность двух видов хищных птиц — мохноногого сыча (Aegolius funerius) и ушастой совы (Asio otus), обыкновенной лисицы (Vulpes vulpes) и число заболеваний туляремией у людей (рис. 2.3).

Данные по продуктивности растительности в лесах и лесопарках приведены в работе [236], где показаны значимые положительные корреляции между числом цветков и ягод черники (Vacciuium myrtillus) и брусники (V. vitis-idaea) и весенней и осенней численностью полевок M. agrestis и Cl. glareolus в тех же местообитаниях. Наблюдаемая синхронность изменения обилия видов, относящихся к разным трофическим уровням, привела обоих авторов к модификации гипотезы О. Калелы [257], учитывающей роль хищников в динамике мышевидных грызунов. Л. Ханссон [233, 236] и В. Хорнфилд [245] сформулировали гипотезу "динамики трехкомпонентного сообщества" следующим образом.

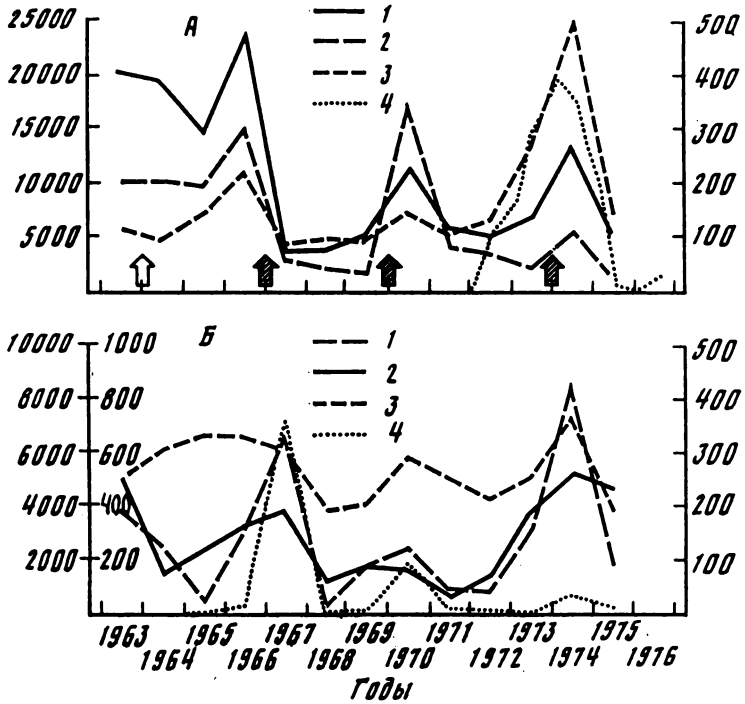


Рис. 2.3. Изменение численности полевок, мелких промысловых видов животных, лис, сов и динамика заболеваний туляремией в Северной Швеции, по: [245]

Стрелками отмечены зимы пиков численности грызунов; штриховка — существенное повреждение полевками лесных угодий. *А*: *1* — заяц-беляк; *2* — белая куропатка; *3* — тетерев, глухарь, рябчик; *4* — полевки. *Б*: *1* — мохноногий сыч; *2* — ушастая сова; *3* — тетерев, глухарь, рябчик; *4* — заболевание туляремией

Рост численности растительноядных грызунов обусловливается повышением количества и качества корма. Повышение численности животных приводит к росту численности хищников, которые из-за меньшей скорости демографических процессов достигают максимальной численности на следующий год после пика жертвы. Спад численности грызунов может быть вызван как прямым воздействием неблагоприятных погодных условий в неоптимальных местообитания, так и недостатком качественных кормов зимой. Высокая численность хищников приводит к дополнительному снижению численности мышевидных грызунов и удлиняет фазу депрессии. При низкой численности жертвы хищники переключаются на другие виды корма, эмигрируют или гибнут. Кормовые условия, пригодные для подъема численности грызунов, формируются раз в 3—4 года. Пресс хищников на них к этому времени незначительный и цикл повторяется вновь. В грубой аналогии инфекционные заболевания можно рассматривать как "хищника".

Обсудим, в первую очередь, исходные предположения О. Калелы о независимой цикличности кормовой базы. Тщательное исследование этого вопроса было проведено на основе девятилетних данных по динамике

цветения и плодоношения 15 видов растений и динамике численности Cl. rufocanus (фоновый вид), Cl. rutilus, M. agrestis, M. oeconomus и L. lemmus в районе Килписярви, Финляндия [275]. Цветение и плодоношение они рассматривали как индикатор качества растительного корма для всех, кроме леммингов, видов мышевидных грызунов. Авторы предлагают различные обоснования предположения О. Калелы [257] о том, что в северных условиях для цветения растение должно несколько лет накапливать питательные вещества. В качестве критерия готовности к цветению они предлагают использовать количество накопленных с года предыдущего цветения эффективных (превышающих +5°С) температур. За период наблюдений по продуктивности растительного сообщества в Квилписярви (1968—1980 гг.) продуктивные годы повторялись 4 раза с промежутками в 3 или 4 года и каждому пику продуктивности соответствовала сумма накопленных эффективных температур, равная 1500—1600°С. При этом интенсивность цветения у десяти массовых видов растений менялась синхронно, а значения коэффициентов корреляции между обилием грызунов и количеством цветков у десяти массовых видов растений положительны, причем три из них значимо больше нуля при $p < 0{,}05$.

К. Лайне и Х. Хентонен [275] считают, что продуктивность растительности определяет численность растительноядных мелких млекопитающих лишь в северных местообитаниях. Их представления согласуются с результатами [325], где показано, что интервал продуктивности, в котором возможно такое определяющее влияние, равен 150—800 г/м^2 в сухом весе. Рассмотренные в [275] ряды наблюдений попадают в этот интервал. Использование суммы эффективных температур как критерия цветения растительности согласуется с увеличением среднего интервала между пиками численности грызунов по мере продвижения к северу от 3 до 5 лет. Чем севернее местообитание, тем в среднем большее время необходимо для накопления одной и той же суммы эффективных температур. Однако в [322] продемонстрирована непригодность критерия суммы эффективных температур для объяснения циклической динамики M. agrestis в Северной Норвегии. По-видимому, этот критерий нуждается в дальнейшей проверке.

Объяснение зависимости между колебаниями продуктивности растительности и численностью семеноядных видов грызунов дано в [250]. Он сопоставил динамику численности полностью семеноядного вида A. flavicolus и частично семеноядного Cl. glareolus с данными по семенной урожайности бука в Восточной Дании за 1969—1978 гг. Оказалось, что во всех случаях высокая осенняя численность рыжей полевки наблюдалась в год следующий за годом высокой урожайности семян (выше 150 ккал/м^2 в пересчете на энергетический эквивалент). В остальные годы численность рыжей полевки была на низком уровне, а семенная продуктивность бука не превышала 15 ккал/м^2 (рис. 2.4). Как видно из рис. 2.4, для A. flavicolus между семенной продуктивностью и численностью животных зависимости нет. То, что зависимость между численностью и урожаем семян наблюдается для Cl. glareolus и не наблюдается у A. flavicolus, объясняется наблюдениями по питанию этих видов [181]. По содержанию в желудках в годы высокой урожайности семян этот вид корма составляет

около 70% у обоих видов, но в годы низкой продукции семена в желудках составляют у A. flavicolus 70%, а у Cl. glareolus лишь 19%. Связь между урожаем семян и численностью была обусловлена тем, что повышенная семенная продукция вызвала зимнее размножение у обоих видов, а в годы низкой продуктивности бука животные зимой не размножались. Характер смертности зимой во все годы был одинаков и не зависел от возможности зимнего размножения. Т. Енсен [250] суммирует данные восьми других работ по динамике численности Cl. glareolus в Восточной и Западной

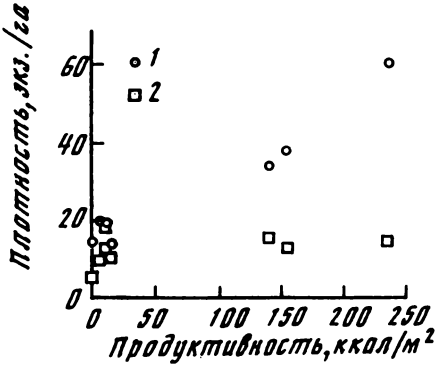


Рис. 2.4. Зависимость между семенной продукцией и плотностью грызунов следующей осенью, по [250]
1 — Cl. glareolus; *2* — A. flavicolus

Европе и во всех случаях высокая продукция семян приводила к интенсивному зимнему размножению и высокой численности популяции этого вида осенью следующего года. Автор приводит аргументы в пользу того, что семенная продуктивность бука определяется климатическими условиями и, таким образом, подтверждает гипотезу О. Калелы [257].

В более поздней работе Т. Енсен [251] указывает на то, что запасание полевками семян бука в тайниках (вдоль ходов под слоем опада) приводит при высокой семенной продуктивности к существенному повышению всхожести запасенных, но неиспользованных семян. В годы низкой семенной продукции запасенные семена съедаются и подрост не формируется. Это подтверждается и анализом возрастной структуры подроста.

В двух работах последних лет гипотеза о независимой цикличности растительности подвергается сомнению. В обоих случаях авторы сравнивают динамику предпочитаемых видов растений на участках, где эти виды интенсивно используются грызунами, и на контрольных участках, где животные устранены. В [118] использование полевками существенно снизило проективное покрытие, биомассу и количество цветков у предпочитаемых видов относительно контроля к концу лета, а по [249] цветение Ranunculus glacialis — интенсивно используемого красно-серой полевкой вида — вызывалось воздействием животных на растения. Таким образом, в обоих случаях авторы считают, что воздействие грызунов было основной причиной колебания характеристик растительных сообществ, но не наоборот.

По нашему мнению, эти результаты не опровергают гипотезу О. Калелы [257], так как они получены на небольших участках с

существенным воздействием грызунов на растительность (потребление 35—50%). Мы уже указывали, что такой уровень потребления скорее исключение, чем правило, и может наблюдаться лишь локально. На территориях в сотни квадратных километров продуктивность растительности определяется, по-видимому, погодно-климатическими причинами и для таких пространственных масштабов данные [250, 257, 275] представляются достаточно убедительными.

2.2. РОЛЬ ХИЩНИКОВ В РЕГУЛЯЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ ГРЫЗУНОВ

Вторая часть гипотезы Ханссона—Хорнфилда указывает на хищников в качестве существенного модификатора структуры популяционных циклов мышевидных грызунов. Исходно воздействие хищников на грызунов рассматривали как одну из причин колебаний их численности. Это представление было основано на наблюдениях по увеличению численности хищников при росте численности жертвы [34, 44, 182]. Рассматривать хищничество как причину спада численности впервые стал, по-видимому, В. Шелфорд [360], который использовал для объяснения колебаний численности норвежского лемминга опубликованные в 30-х годах результаты В.Вольтерра по изучению модели хищник—жертва [21]. Современные представления о модифицирующей роли хищников основаны на работах О. Пирсона [329, 330] и обзоре Ч. Кребса и Дж. Майерс [273].

Воздействие хищников на грызунов зависит от уровня их специализации и подвижности. По структуре рационов М. Андерсон и С. Эрлин [117] выделяют монофагов и полифагов. Монофаги (ласка, сова [183, 184, 410], горностай [60, 187]) приспособлены к питанию именно мелкими грызунами, которые являются их основной пищей. Обилие специализированных хищников тесно связано с обилием жертв и при их высокой численности они часто добывают их значительно больше, чем надо для пропитания. Обилие жертв существенно влияет на интенсивность размножения специализированных хищников [348, 394, 399]. При низкой численности жертв специализированные хищники способны переходить на другие кормовые объекты [116, 184], но их возможности в этом отношении существенно ограничены, особенно в биогеоценозах с низким видовым разнообразием.

Полифаги интенсивно используют мышевидных грызунов при их высокой численности и доступности, но при низкой их численности переключаются на другие виды корма. На территориях с разнообразной фауной численность полифагов мало зависит от численности грызунов. Полифагами по отношению к мелким мышевидным грызунам являются плотоядные млекопитающие — лисы, песцы, куницы, хорьки, барсуки; хищные птицы — вороны, чайки, канюки. На территориях с низким разнообразием альтернативных жертв численность полифагов может флуктуировать в связи с численностью грызунов.

По уровню подвижности хищники естественным образом разделяются на оседлых и кочующих.

Оседлые хищники в силу относительно низкой подвижности (горностай,

ласка) или привязанности к гнездам (совы) не меняют местообитания при снижении численности жертвы, но существенно повышают при этом итенсивность локальных перемещений [184] или переключаются на второстепенные виды корма и снижают интенсивность размножения [363].

Кочующие хищники (хищные птицы разных видов, песцы, лисицы), как правило, мигрируют с территории с низкой численностью жертвы не приступая там к размножению, но могут возвращаться на ту же территорию в случае увеличения обилия грызунов [116]. По некоторым представлениям особи кочующих видов перемещаются до тех пор, пока не встретят территории с высокой плотность жертв. На этих территориях они остаются и размножаются [339].

Воздействие хищников на мышевидных грызунов существенным образом зависит от кормовой специализации и подвижности хищников, обитающих на данной территории. Как правило, в конкретных исследованиях присутствуют хищники всех типов и выделить виды хищников, определяющих динамику жертвы, достаточно трудно.

Наибольшее воздействие на численность грызунов оказывают, как и следовало ожидать, оседлые монофаги — горностай, ласка, домашняя кошка. О. Пирсон [329, 330] и Б.М. Фитцджеральд [187] оценили воздействие плотоядных хищников (в обоих случаях основную роль играли монофаги: в первом — домашняя кошка, во втором — горностай) на популяции M. californicus и M. montanus на протяжении трех и двух циклов численности жертвы соответственно. Годовое изъятие хищникам было в обоих случаях достаточно существенным. По [329, 330], за три цикла численности было изъято 88, 25 и 33% особей соответственно. По [187], в год пика численности хищники использовали около 8% полевок, но в годы подъема численности было ипользовано 25 и 51% соответственно, а в год депрессии — 50% особей. Сходные величины приведены для M. californicus в год высокой численности [273]. Ф. Пителка и др. [339] считают, что хищники используют весь прирост биомассы грызунов на северном побережье Аляски. Однако в работе не приведены данные по численности жертв, что не позволяет окончательно признать мнение авторов. Сходное исследование с четкими оценками численности жертвы, хищников и воздействия хищников на жертву было проведено М. Эрлином с соавт. [342]. Они рассчитали пресс хищников на стабильные популяции M. agrestis и A. silvaticus на территории 40 км^2 в Южной Швеции. На исследуемой территории обитает семь видов хищников-полифагов (лисица, домашняя кошка, обыкновенный сарыч и др.) и три вида стенофагов (горностай, обыкновенная пустельга, ушастая сова). Оценки потребления были сделаны по погадкам, экскрементам, остаткам в гнезде и анализу желудков. Численность хищников оценили по данным мечения, маршрутных учетов и подсчету гнезд.

Авторы показали, что годовое потребление хищниками составляет 91% от численности родившихся за год грызунов. Из них 71% было использовано видами, питающимися грызунами факультативно и 20% — стенофагами. Высокая доля использованных жертв привела авторов [342] к выводу о том, что стабильность популяций обоих видов в исследованном районе обусловлена именно использованием в пищу хищниками всего

прироста численности. При этом основной фактор стабильности обилия жертвы: высокая численность полифагов, которые "снимают" весь прирост в годы нарастания численности и переключаются на другие виды кормов при снижении численности грызунов.

Противоположную ситуацию — взаимодействие хищников с популяциями копытного и сибирского леммингов о-ва Врангель, флуктуирующими со значительной амплитудой [102], изучили Ф.Б. Чернявский и И.В. Дорогой [103]. На участке 60 км^2 были отмечены все гнезда белых сов, поморников, песцов. Кроме того, проводили маршрутные учеты численности негнездящихся видов птиц. Абсолютные учеты леммингов проводили на площадках 0,5—1 га, выставляя избыточное количество давилок на 2—3 сут.

Потребление оценивали по данным анализа погадок, содержимого желудков и энергетическим расчетам.

Исследования проводили в 1976 г. на пике численности леммингов обоих видов. Для трех изученных видов хищников доля леммингов в питании составила 80% и более. Соотношение сибирского и копытного леммингов в рационе каждого вида соответствовало наблюдаемому в природе. В отличие от Южной Швеции на о-ве Врангель хищники в год пика численности не смогли использовать существенную часть продуцируемой биомассы и изменить динамику популяций жертвы. Общее изъятие хищниками в 1976 г. составляло для копытного лемминга 9,3%, а для сибирского — 5,8% общей численности популяции, что согласуется с [187]. Авторы, сравнивая результаты исследований 1976 г. с данными по наблюдениям на о-ве Врангель в 1974—1977 гг., считают, что в год пика леммингов численность хищников на острове была чрезвычайно высока и полученные оценки близки к максимально возможным. В [104] приведены данные по доле изъятия леммингов хищниками в год следующего пика численности — 1980. Эти величины еще ниже, чем в 1977 г.: 1,5% для сибирского лемминга и 6,6% для копытного. При снижении численности леммингов (1977 г.) пернатые хищники мигрировали с острова, за исключением небольшого числа белых сов. Песцы, по мнению авторов, переключились на питание птицами, их яйцами и птенцами, а также падалью и не откочевывали с острова [104]. Анализ питания песцов в апреле-мае 1979 г., в фазе роста численности, показывает, что они успешно охотятся на леммингов, раскапывая их из-под снега. В результате авторы считают, что на о-ве Врангель песцы могут затягивать фазу депрессии и этим объясняют низкую численность сибирского лемминга в 1973—1975 гг.

Влияние хищников на мышей и полевок в течение полного цикла численности было прослежено в [221]. В 1970—1973 гг. на участке площадью 32 км^2 (сельскохозяйственные угодья — 80%, колки леса — 12%) определяли численность хищников и жертв. Участок использовали хищники всех типов: млекопитающие — лиса, домашняя кошка, ласка, куница; птицы — обыкновенный и мохноногий канюки, обыкновенная неясыть, сипуха, ушастая сова. На полях хищники добывали обыкновенную полевку, численность которой колебалась с амплитудой порядка 100 крат; в лесах — рыжую полевку, колебания численности которой порядка 10 крат, желтогорлую и полевую мышь. Все хищники отдавали

предпочтение обыкновенной полевке, если численность ее была достаточно высока. Специализированные хищники отыскивали M. agrestis в станциях переживания в годы ее низкой численности и не меняли рацион, другие хищники меняли спектр питания целиком (куница, неясыть) или частично (лисы, канюки). При обилии обыкновенной полевки (1971 г.) изъятие составляло порядка 10%, в годы депрессии — 90—100%, для рыжей полевки эти величины были равны 20 и 90—100% соответственно, т.е. в данном случае экспериментальные данные полностью согласуются с гипотезой Хансона—Хорнфилда. Заметим, что в данном исследовании полифаги обусловили относительно небольшую часть использования жертвы — до 20% от общего потребления хищниками в период высокой численности.

В годы депрессии хищники не всегда оказывают значительный пресс на грызунов. Оценка убыли от хищничества в популяции M. townsendii в период депрессии, по [138], не превышает 20% общей численности. Однако исследование было проведено на небольшом изолированном лугу, поэтому соотношение численностей хищников и жертвы могло не отражать общей ситуации.

Доля изымаемых животных имеет принципиальное значение для определения роли хищников в формировании популяционной динамики жертвы. Рассмотренные исследования дают крайние варианты: стабильная численность и постоянно высокая эксплуатация (на уровне 90%) либо флуктуирующая численность и малоинтенсивная эксплуатация на фазе пика (менее 10%), но высокая в фазе депрессии (90%). Прямые эксперименты и расчеты подтверждают, что реализовываться могут только такие крайние варианты. Ч. Кребс [266] удалял с открытого участка всех особей M. californicus весом больше чем 40 г, что в отдельных случаях приводило к изъятию половины животных за 2 нед, но не смог остановить нарастание численности. В [272] с огороженного участка удаляли треть взрослых особей M. ochrogaster и M. pennsylvanicus каждые 2 нед, что также не снизило скорость роста численности. Оценки скорости роста численности популяций разных видов грызунов, приведенные в обзоре [273], позволяют оценивать предельное изъятие, не приводящее к снижению численности. Для разных данных эта величина колеблется, но остается в пределах 40—80% в 1 мес, что согласуется с описанными экспериментами.

По-видимому, стабилизация численности мышевидных грызунов за счет хищничества может быть объяснена только при существенной роли факультативных хищников, что хорошо согласуется с [342]. В остальных случаях хищники не могут задержать популяционный рост и "следят" за изменением численности жертвы. Если роль оседлых стенофагов велика, то они могут существенно затянуть и усилить фазу депрессии, в противном случае они, по-видимому, мало модифицируют структуру популяционного цикла.

Для модельного описания воздействия хищников на мышей и полевок необходимо знать зависимость числа жертв, потребляемых одним хищником, от плотности жертвы (кривую функционального отклика). Возможны разные предположения о виде зависимости, но экспериментальные данные такого типа очень скудны и относятся ко всем видам

хищников сразу (рис. 2.5). Как видно из рисунка, ближе всего к истине предположение о постоянном числе жертв, съедаемых хищниками. Мы не будем обсуждать вопрос более подробно, так как строгие экспериментальные данные такого типа для мышевидных грызунов нам известны.

Самостоятельный интерес представляют наблюдаемые синхронные колебания численности мелких млекопитающих (в том числе плотоядных), мелких промысловых видов птиц, хищных птиц и хищных млекопитающих

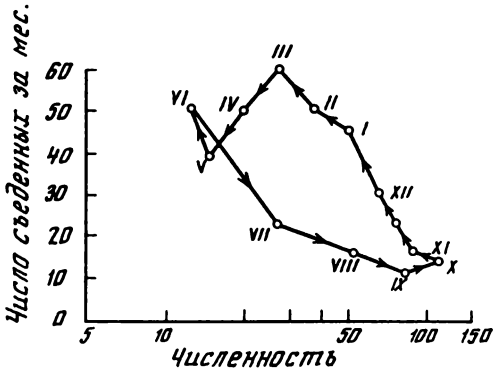


Рис. 2.5. Доля популяции полевок, потребленных хищниками, в зависимости от плотности полевок (по месяцам), по: [342]

на больших территориях площадью сотни квадратных километров и более. Данных такого типа достаточно много [60, 94, 119, 238, 245, 246] (рис. 2.3, 2.6).

Так, по [94], изменения численности горностая на Севере европейской части СССР в период с 1934 по 1975 г. были жестко связаны с изменениями численности мышевидных грызунов, колебания которых с периодичностью в 4 года были детерминированы динамикой урожайности шишек ели, имевшей такую же четырехлетнюю цикличность. В годы после возникновения богатых запасов упавших шишек и обильной высыпки зрелых семян хвойных отмечаются пики численности мышевидных грызунов и последующий рост заготовок шкурок горностая.

Синхронность колебаний на больших территориях нельзя рассматривать как прямое следствие взаимодействий растительность—растительноядные грызуны—хищники, наблюдаемых в локальных экспериментах. Скорее они показывают, что, собственно, остается после "усреднения" этих взаимодействий по факторам, определяющим локальную неоднородность территории: неоднородность ландшафта, почв, растительности, воздействия хищников и т.п. Для разных трофических уровней характерные пространственные масштабы отличаются. Наиболее крупномасштабна мозаичность растительного покрова. Гетерогенность растительности в пределах индивидуального участка грызуна, как правило, велика. В то же время территория, используемая хищником, во много раз больше размеров участков грызунов. Ясно, что рассматривать синхронность колебаний имеет смысл лишь на территории, включающей большее число участков хищников. Именно к таким масштабам

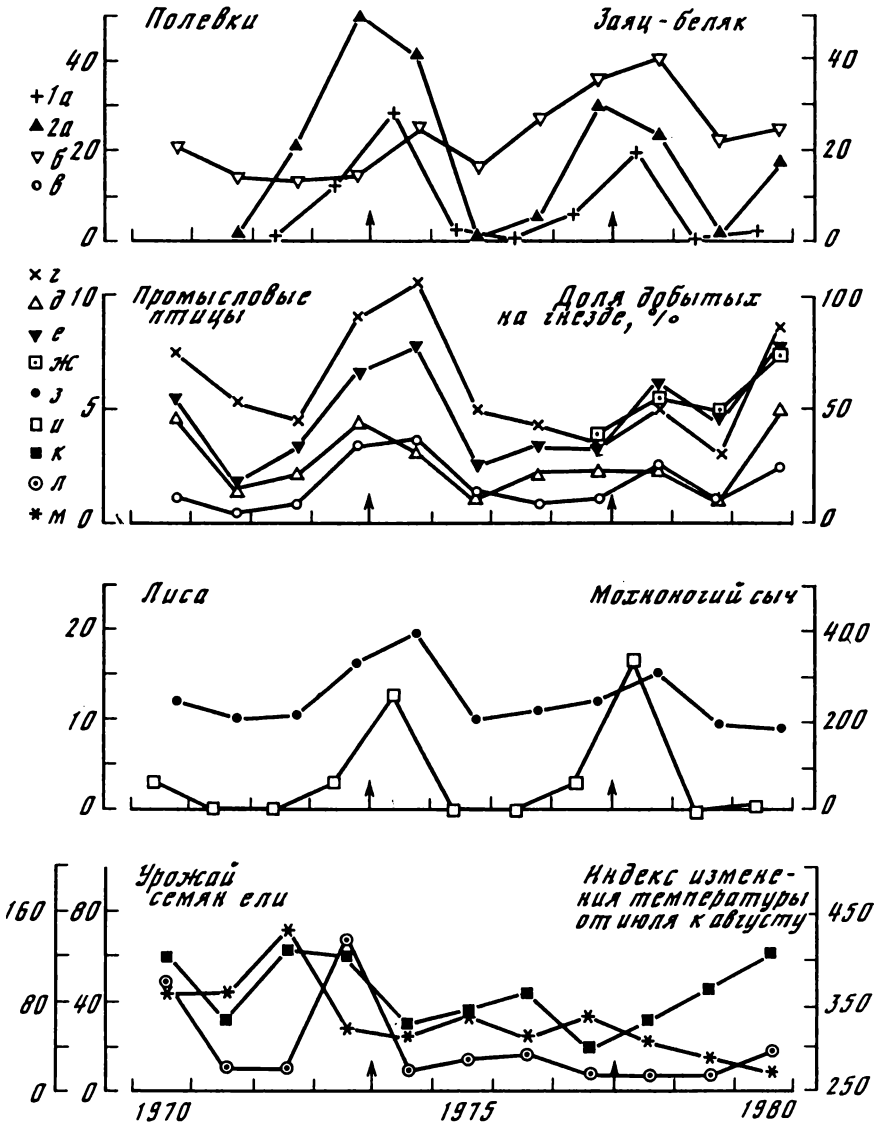


Рис. 2.6. Динамика полевок (все виды вместе) (*а*) (*1* – весной, *2* – осенью); зайца-беляка (*б*); белой куропатки (*в*); тетерева (*г*); глухаря (*д*); рябчика (*е*); пополнение промысловых видов птиц (*ж*); лисы (*з*); мохноногого сыча (*и*); изменение температуры воздуха (*к*); урожайности шишек ели (*л*); урожайности шишек сосны (*м*) в Северной Швеции, по: [246]

Стрелками отмечены зимы со значительным ущербом лесной растительности полевками

относятся цитированные выше данные. В то же время именно большие масштабы подрывают надежду объяснения колебаний на основе уже сформулированных гипотез, которые все относят к "локальному" уровню.

Представляется, что основное значение для объяснения синхронности колебаний на больших территориях будет иметь описание механизмов расселения грызунов в фазе роста численности, механизм переключения хищников-полифагов на другие виды корма при низкой численности жертвы и описание циклов продуктивности растительных сообществ на фоне естественных колебаний погодных условий. Наиболее простым кажется объяснение синхронности колебаний за счет переключения хищников-полифагов на обильные виды корма. В этом случае подъем численности любой жертвы приводит к подъему численности хищника, а дальнейший спад жертвы приводит к усиленному использованию других видов корма и снижению их численности. Такая гипотеза "альтернативной жертвы" была впервые сформулирована в книге Д. Лэка [274] и недавно получила экспериментальное подтверждение [289]. В течение 2 лет на один из двух участков площадью по 615 га вносили подкормку хищникам (собачий корм и туши копытных) в количестве, равном примерно 60% от потребностей обитавших там хищников (хищные птицы, лисы, горностай). Пищей хищников были полевки M. agrestis и Cl. glareolus, яйца и птенцы глухарей, тетеревов и рябчиков. В год пика численности полевок (1974) доля птенцов трех видов птиц была одинакова на обоих площадках — 46% опыт, 41% контроль. В год спада численности полевок (1975) на опытном участке молодняк птиц составил 33%, а на контрольном его не было вовсе.

Таким образом, учет роли хищников требует рассмотрения территорий порядка десятков километров поперечнике, т.е. введение еще одного характерного пространственного масштаба. По-видимому, характерный масштаб временных рассмотрений при учете воздействия хищников на грызунов следует также увеличить с месяца до сезона. Колебания численности жертвы по месяцам вряд ли будут иметь для хищников значение, сравнимое со среднелетним или среднезимним обилием кормов.

2.3. РОЛЬ ЭПИЗООТИЙ В ФОРМИРОВАНИИ ДИНАМИКИ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ

В заключение кратко остановимся на обсуждении роли эпизоотий и конкуренции. Еще в 1962 г. в сборнике "Вопросы экологии" [22] многие авторы пришли к выводу, что воздействие эпизоотий аналогично воздействию хищников, проявляется в локальном масштабе и должно рассматриваться как одно из следствий высокой численности, а не как причина низкой численности. Указанные эффекты эпизоотий были установлены на песчанках [95] в ходе продолжительных 20-летних наблюдений, на обыкновенной полевке по данным наблюдений за 60 лет [71], на степной пеструшке [108].

Влияние эпизоотий может быть достаточно существенным. Под влиянием эктопаразитов возможно значительное снижение выживаемости

в популяциях грызунов. Так, показано, что у M. townsendii в случае заражения эктопаразитами выживаемость в течение 2 нед снижалась с 0,69 до 0,50 как у самцов, так и у самок [138].

Р. Вигер [411], проанализировав обширный материал по влиянию эндопаразитов на популяционую динамику грызунов, пришел к выводу, что наиболее очевидный эффект вызывают печоночные цестоды. Большинство же эндопаразитарных заболеваний выступают как дополнительные стрессирующие агенты и дальнейшие последствия проявляются неспецифическим образом, как и при других факторах стресса.

О росте проявлений стресса у водяной полевки на фоне увеличения числа вирусных, экто- и эндопаразитарных заболеваний свидетельствуют данные [48], где показано, что гельминтозы приводят к учащению случаев резорбции эмбрионов на стадии непосредственно перед спадом численности. Спад происходит при увеличении общей зараженности кишечными гельминтами в 2 раза и тканевыми — в 7 раз по сравнению с фазой роста численности [22].

Паразиты оказывают существенное воздействие и на размножение. В экспериментах с заражением крыс эндопаразитом Tripanosoma lewisi показано, что зараженные в первые 2 нед беременности самки приносили практически нежизнеспособное потомство [359]. Проверить наличие аналогичных эффектов в природных популяциях практически невозможно. Из расчетов следует, что примерно 40% размножающихся самок могут иметь отрицательный исход беременности при максимальном уровне развития данной эпизоотии в популяции. Следовательно, поражение трипанозомами на пике развития данной эпизоотии у пашенной полевки в Норвегии, когда поражено 20% популяции, не может привести к популяционому краху или депрессии численности, так как только 16,7% молодняка в популяции может оказаться нежизнеспособным [411].

С. Михок с соавт. [305] провели 16-летние наблюдения за полевками Microtus pennsylvanicus. В ходе исследований наблюдали резкий спад численности (в 1971 г.), когда за две последних недели марта с площадки мечения в 32 га исчезло 700 полевок (или 96% от числа резидентов). Авторы проанализировали весь комплекс возможных причин этой депрессии и показали, что она не могла быть связана ни с агрессивным поведением животных (так как в это время еще не было признаков начала размножения), ни воздействием местных или кочующих хищников, ни погодными и кормовыми условиями. В результате для объяснения спада была выдвинута гипотеза о том, что предшествовавшее спаду повышение числа контактов и интенсивности миграций, в том числе обмена между ранее изолированными территориальными группировками, привели вначале к нарушению иммунного статуса резидентов, а затем и к вспышке микропаразитарных заболеваний, повлекших за собой наблюдаемый уровень смертности.

Ранее сходные представления были высказаны [210], которые предположили, что катастрофические спады численности у M. pennsylvanicus связаны с иммунными нарушениями, что проявляется в росте почечных патологий и паразитарного поражения печени непосредственно перед началом депрессии.

В целом нам неизвестны специальные исследования по проверке данной или сходных гипотез. По нашему мнению, высказанные в рассмотренных работах предположения о роли эпизоотий в динамике численности объясняют спады численности, происшедшие в сравнительно небольших по территории поселениях и основаны на весьма критических предположениях о быстром и одновременном снижении иммунного статуса у почти всех особей рассматриваемой группы. Для описания на основе этих гипотез популяционной динамики мелких млекопитающих на больших территориях требуется знать механизмы передачи инфекции при миграциях, что пока, по видимому, не изучено.

2.4. ЭФФЕКТ МЕЖВИДОВОЙ КОНКУРЕНЦИИ

Еще в 30-х годах Г.Ф. Гаузе [25] провел наблюдения за совместным развитием близкородственных видов простейших рода Paramecium при культивировании на общей питательной среде и в ограниченном объеме. На основе этих экспериментов им был сформулирован принцип конкурентного исключения, согласно которому два вида не могут длительно сосуществовать, если их развитие лимитируется одним и тем же ресурсом. Для естественных сообществ проверка принципа конкурентного исключения всегда представлялась затруднительной и не проводилась [206]. Но убедительные эксперименты Г.Ф. Гаузе привели к тому, что парадигма о наличии конкурентного исключения утвердилась и для природных сообществ.

Натуральные наблюдения за изменениями численности животных в многовидовых сообществах рассматривались сквозь призму устойчивой убежденности в реальности конкуренции. Соответственно многие результаты интерпретировались как следствия этого, без строгой проверки самого факта конкуренции или без попыток соотнести фактическую интенсивность конкуренции с приписываемыми ей последствиями [206].

Применительно к сообществам мелких млекопитающих к середине 60-годов оформилась гипотеза о вытеснении "сильными" видами "слабых" из наиболее хороших местообитаний и о том, что "слабые" виды вообще выживают только в том случае, если в состоянии выносить условия местообитаний худшего качества за пределами поселений более "сильного" вида [263, 307, 395]. В подтвержение данной версии Дж. Таст [395] приводит данные наблюдений за взаимодействием полевки-экономки и пашенной полевки в Северной Финляндии, из которых он делает вывод о наличии конкурентного вытеснения полевкой-экономкой своего менее сильного конкурента из местообитаний с оптимальным уровнем увлажнения. Однако эти наблюдения можно интерпретировать не как собственно межвидовую конкуренцию, а как одно из следствий территориализма доминирующих особей полевки-экономки, которые при внутривидовой конкуренции вытесняют и субординарных особей своего вида и особей других видов. Точно так же такое же возражение можно отнести и к другим работам, авторы которых делают выводы о наличии межвидовой конкуренции и ее существенном вкладе в динамику численности прежде всего "слабых" видов [54, 222, 263, 312]. Эти и многие другие исследования были использованы П. Грантом для выдвижения

общей гипотезы популяционной динамики сообщества мышевидных грызунов, основанной на вытеснении особями вида-доминанта особей других видов из занятых ими ранее, но пригодных для вида-доминанта местообитания [222].

В ряде более поздних работ [148, 232, 388] дается несколько отличная версия межвидовой конкуренции, суть которой состоит в том, что происходит не вытеснение "слабых" видов, а модификация их динамики. Циклические при отсутствии конкурента популяции становятся нециклическими, средний уровень их численности при этом снижается, и, наоборот, при снятии конкуренции восстанавливается циклическая динамика. Таким образом, влияние конкурентов проявляется так же, как и ухудшение условий обитания, описанное в разд. 3.5.

Работы последних лет [218, 408] в значительной мере подтвердили правильность такой версии. На примере популяционных реакций полевой мыши на конкуренцию со стороны желтогорлой мыши и рыжей полевки [218] и воздействия красно-серой и темной полевок на динамику численности красной полевки [408] было показано, что конкурентного исключения не происходит даже в случаях конкуренции экологически близких видов, хотя и имеет место частичное подавление интенсивности размножения субординатных членов сообществ видами-доминантами.

В середине 70-х годов, одновременно с П. Грантом, была выдвинута концепция У. Конли [172], согласно которой виды конкурируют за свободную территорию и преимущество получают те виды, особи которых способны быстрее и в большем количестве освоить свободное пространство и подготовить таким образом условия для резкого наращивания репродуктивного потенциала. При этом свободную территорию занимают первые достигшие ее особи независимо от видовой принадлежности. Эмпирическим обоснованием этой концепции были наблюдения за взаимодействием двух видов рода Microtus, населяющие горное плато на высоте 2600 м над ур. моря в штате Нью-Мексико (США) [172]. Концепция У. Конли [172] не привлекла существенного внимания. Между тем она существенно упрощает описание динамики численности грызунов в сообществах, так как делает возможным использование представлений о плотностно-зависимой регуляции численности на внутрипопуляционном уровне.

Более ясные результаты по межвидовой конкуренции были получены для условий пустынных сообществ, где наблюдается жесткий дефицит пищи [163, 192, 343]. Так, М. Прайс [343] на примере четырехвидового сообщества грызунов семейства Heteromydae в пустыне Аризоны показал, что выполняются основные следствия теории межвидовой конкуренции: происходит разделение дефицитных пищевых ресурсов и ресурса пространства, закономерно меняется численность и пространственная структура популяций в случае искусственного устранения конкурентов, снижается численность при искусственном обострении дефицита пищи и укрытий. Вместе с тем и в критических условиях пустыни полного конкурентного исключения не наблюдается, а межвидовая конкуренция ослаблена за счет видоспецифичности микроместообитаний.

По [163], наоборот, условия обитания на опытных участках улучшали за счет их полива,что повышало уровень обеспеченности пищей и укры-

тиями. Как и следовало ожидать на основе представлений о межвидовой конкуренции, в изучаемом трехвидовом сообществе было зафиксировано ее ослабление.

В пустынях пищевая конкуренция проявляется и между таксономически далекими группами животных. Описана конкуренция между семеноядными грызунами и муравьями [143, 314]. Удаление с экспериментальной площадки грызунов приводило к увеличению численности муравьев на 70%, а удаление муравьев влекло за собой увеличение численности грызунов на 20%, а их биомассы — на 30%. Удаление с экспериментальных площадок всех особей крупных видов грызунов рода Dipodomys при сохранении доступа на них мелких грызунов родов Perognatus, Peromyscus, Reithrodoutomys и Onychomys в течение последующих 8 мес привело к росту численности семеноядных мелких грызунов на этих площадках в 3,5 раза при неизменном уровне численности всеядных. Следует заметить, что даже в крайних случаях полного устранения ранее доминировавшего конкурента биомасса субординатных видов увеличивается на гораздо меньшую величину, чем составляла биомасса его конкурента до начала эксперимента [314].

В настоящее время все бо́льшую популярность приобретает представление о том, что в реальных сообществах велика роль межвидовых различий в выборе микроместообитаний и в потребностях, что определяет пространственную структуру и динамику популяций в существенно большей мере, чем собственно конкурентное вытеснение. К такому выводу, в частности, пришел А. Миллимяки [319], анализируя влияние конкуренции на пашенную полевку, Х. Хенттонен с соавт. [239] на примере сообществ лесных и серых полевок северной тайги и др. [110, 121, 179, 253, 415].

В результате мы считаем, что экспериментальные подтверждения межвидовой конкуренции между семеноядными видами получены для жестких условий пустынь, тогда как для многих других случаев ее наличие, по-видимому, лишь постулируется, но не доказывается.

Это положение констатировал Т. Флеминг [188], который указал на то, что четкие доказательства межвидовой конкуренции как фактора динамики численности популяций есть только для условий пустынь и полупустынь. Из 55 пар потенциальных конкурентов у 30 установлено отсутствие конкуренции, и их пространственная дифференциация при совместном обитании объясняется врожденными различиями в выборе микробиотопов [192]. Для 16 пар доказано, что под влиянием конкуренции происходит смещение зон обитания, а для 10 других пар — полное отсутствие конкуренции при совпадении метообитаний. Авторы приходят к выводу, что межвидовая конкуренция может проявляться в эволюционно молодых сообществах, тогда как в ходе коэволюции конкурирующих видов вырабатываются взаимные адаптации, направленные на ослабление и даже устранение конкуренции как экологически значимого фактора популяционной динамики. Ранее это мнение было высказано [352] и с ним согласуются данные многих авторов [212, 217, 223, 260, 310, 311], которые пришли к выводу о том, что динамика численности популяций совместно обитающих видов мелких млекопитающих не зависит от межвидовой конкуренции. Это не отрицает

установления отношений господства—подчинения между особями разных видов по типу внутривидовой конкуренции со всеми дальнейшими следствиями для популяционной динамики, связанными, например, с механизмами плотностнозависимой регуляции. Следовательно, можно сделать вывод о том, что для объяснения динамики численности популяций на больших территориях и со значительной амплитудой ее колебаний по годам концепция межвидовой конкуренции не играет первостепенной роли. Укажем в заключение, что модели динамики мышевидных грызунов, учитывающие конкуренцию между видами, нам неизвестны.

Глава 3

ДЕЙСТВИЕ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ И СТАТИСТИЧЕСКОЕ ПРОГНОЗИРОВАНИЕ РЯДОВ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

3.1. СТРУКТУРА РЯДОВ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ ГРЫЗУНОВ

Для анализа гипотез регуляции численности Rodentia необходимо понять структуру рядов их популяционной динамики. Попытаемся оценить внутреннюю периодичность этих рядов, связь изменений численности с изменениями внешних факторов, долю случайной компоненты и возможность статистического прогнозирования численности грызунов.

Вопросы подобного типа изучаются теорией временных рядов [1]. Для корректного применения ее результатов требуется достаточно длинный период наблюдений (несколько десятков временных точек). Для грызунов ряды такой длины чрезвычайно редки. С учетом сезонности изучаемых процессов ряды наблюдений по их динамике, сделанных в один и тот же момент времени, не превосходят, как правило, 10—15 лет [237], а в большинстве случаев наблюдения ведутся три или четыре года. Поэтому излагаемые ниже результаты во многом основаны на априорных предположениях.

Прежде всего попытаемся понять, можно ли предсказать численность популяции в текущем году на основе достаточно длительного ряда наблюдений, сделанных ранее, т.е. могут ли ряды динамики грызунов быть описаны при помощи авторегрессионных моделей. Если это удастся, то предсказывать численность популяции можно будет не зная механизмов регуляции только на основе предыдущих наблюдений.

Для мышевидных грызунов этот вопрос подробно рассмотрен в работах В.М. Ефимова и Ю.К. Галактионова [38, 39], основанных на данных по заготовке шкурок водяной полевки A. terrestris в Омской, Новосибирской и Тюменской областях в 40—80-е годы. Анализ рядов заготовок показывает, что в каждом из них автокорреляция при сдвиге на 7—8 лет значимо больше нуля. Поэтому авторы ограничили рассмотрение предыстории процесса восемью годами. Для обработки данных использовался метод

главных компонент, который был применен к отрезкам рядов динамики, включающих вместе с индексом численности в данном году индексы численности за восемь предыдущих лет. Опуская детали математического анализа, отметим, что авторам удалось выявить в некоторых рядах данных по заготовкам закономерные изменения с периодом 5—10 лет. Один из удачных примеров приведен на рис. 3.1. Как видно на рисунке, в плоскости второй и третьей компонент точки, соответсвующие значениям индексов численности, в последовательные годы расположены по спирали. Авторы приводят на рисунке прогноз численности на 2 года (1981, 1982). Прогнозируемые значения достаточно близки к реальным данным, хотя количественного сравнения не приведено. Анализ заготовок по другим областям показывает, что подобный прогноз может быть дан не во всех случаях.

В нескольких работах предпринята попытка выявить строго периодические компоненты в рядах динамики грызунов. Тщательная сатистическая обработка данных с этой точки зрения выполнена в [207, 208]. Работа основана на оригинальных данных по 20-летним наблюдениям за численностью M. californicus на двух огороженных участках, допускающих миграцию особей (рис. 3.2). Площадь каждого из исследованных участков 1,6 га, они отстоят друг от друга на 1,1 км и разделены грядой холмов. Отловы производили в ловчие конуса, расставленные на периферии участка, осмотры которых проводили раз в 2 мес. Данные по отловам конусами коррелировали ($r = 0{,}89$, $p < 0{,}01$) с данными по отловам живоловками, которые проводили 3 раза в год. Кроме оригинальных данных, анализируется цикличность восьми рядов численности, приведенных в литературе.

Для анализа использовались две статистические модели, реализация которых выглядит как "периодические" процессы. Первая из моделей — строго периодический процесс со случайной аддитивной добавкой, т.е. в ней предполагается, что значение численности популяции в году t ($t = 0, 1, 2, \ldots$) может быть представлено в виде

$$x_t = \mu + A \cdot \cos(\omega t + \varphi) + e_t\,, \qquad (1)$$

где x_t — индекс численности в году t; μ — средний индекс численности за рассмотренный интервал времени; A — амплитуда колебаний численности; ω — частота ($T = 2 \cdot \pi/\omega$ — период колебаний в годах), e_t — случайная компонента с нулевым средним.

Другой моделью, часто применяемой для описания процессов периодического типа, является авторегрессия второго порядка

$$z_t = \theta_1 \cdot z_{t-1} + \theta_2 \cdot z_{t-2} + e_t\,, \qquad (2)$$

где $z_t = x_t - \mu$, а θ_1, θ_2 — параметры, причем $\theta_1^2 + 4\theta_2 = C < 0$. Не уточняя строго, укажем, что через значения θ_1 и θ_2 можно вычислить "псевдопериод" процесса (2) (максимум спектральной плотности), которому можно придавать тот же смысл, что и значению T для (1).

Для данных по двум исследованным участкам и по восьми литературным источникам авторы оценили параметры обеих моделей. Адекватность описания оценивали по значениям коэффициента детерминации r^2. Про-

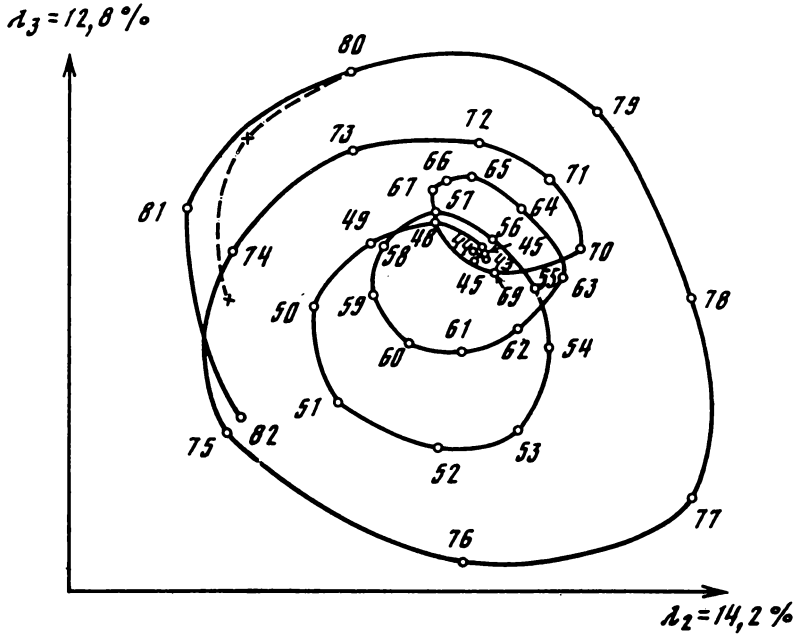


Рис. 3.1. Численность водяной полевки в Омской обл. в пространстве двух первых главных компонент

x — предсказанные значения для 1981 и 1982 гг., по: [38]; цифры на рисунке — численность по годам

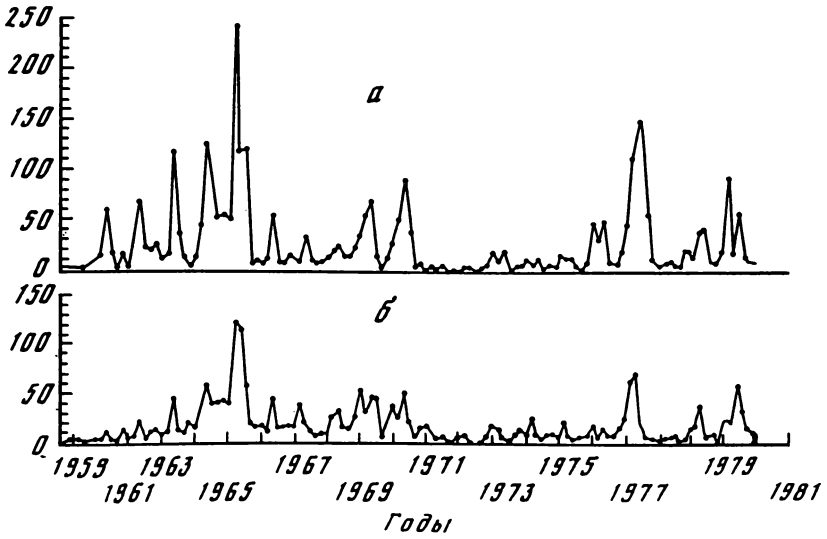


Рис. 3.2. Динамика численности M. californicus на двух экспериментальных площадках (*а*, *б*), по: [208]

веряемая нулевая гипотеза состояла в том, что ряд индексов численности случайный, т.е. для первой модели $A = 0$, а для второй $\theta_1 = \theta_2 = 0$.

Заметим, что авторы отказываются от преобразований исходных данных (например, логарифмирования), которые часто применяются при нормализации распределений индексов численности. Использование преобразований объясняется обычно тем, что в рядах индексов численности популяций, в том числе полученных авторами (рис. 3.2), часто встречаются "выбросы" в область высоких значений. Эти выбросы приводят к существенным отличиям распределений индексов численности от нормального распределения и затрудняют применение стандартных методов анализа временных рядов. Авторы оправдывают свой отказ от применения преобразований тем, что биологические гипотезы относятся именно к исходным данным, а не преобразованным значениям. Поэтому и анализировать следует именно исходные данные. Результаты анализа десяти рассмотренных рядов динамики приведены в табл. 3.1.

Как видно из таблицы, оценка периода колебаний для модели (1) меняется в широких пределах, а оценка амплитуды достаточно консервативна и близка к единице. Для (1) лишь в одном случае коэффициент детерминации отличается от нуля на высоком уровне значимости. Поэтому представление о строгой периодичности рассмотренных рядов не может быть принято.

Существенно лучше данные могут быть описаны при помощи авторегрессии второго порядка. На 5%-ном уровне значимы четыре коэффициента детерминации, а оценка псевдопериода колеблется в пределах 4,36—6,22 года, что существенно ближе к привычным представлениям о повторяемости пиков численности грызунов.

Низкие значения коэффициента детерминации для (2) показывают, что она также не объясняет существенную часть изменчивости рассмотренных рядов динамики. Поэтому естественно пытаться объяснить остав-

Таблица 3.1

Результаты анализа данных по моделям (1) и (2), по: [207]

Модель					Ссылка
(1)			(2)		
период, годы	амплитуда	r^2	псевдопериод	r^2	
19,00	0,71	0,34	6,22	0,36*	[207]
6,33	0,75	0,31	6,51	0,34*	[207]
6,50	0,82	0,26	4,38	0,39	[360]
4,29	0,93	0,45***	4,38	0,36**	[53]
3,50	0,93	0,36	5,00	0,32	[353]
3,33	1,38	0,44	5,28	0,36	[385]
13,00	0,55	0,58	5,61	0,76***	[284]
6,00	1,10	0,28	4,99	0,10	[338]
4,25	1,18	0,35	4,36	0,20	[239]
5,67	0,70	0,27	5,00	0,33	[239]

* $p < 0,05$.
** $p < 0,001$.
*** $p < 0,0001$.

Таблица 3.2

Значения коэффициентов корреляции между показателями солнечной активности и состоянием кормовой базы по: [208]

Показатель	Проективное покрытие	
	Hypochoeris glabra	многолетняя травосмесь
Индекс глобальной солнечной активности	–0,78***	–0,58**
Дневная интенсивность солнечной радиации на частоте 2800 Гц	–0,82***	–0,59*
Число пятен в день	–0,51*	–0,69**

Примечание. Обозначения те же, что в табл. 3.1.

шуюся изменчивость за счет действия погодных условий и/или кормовой базы. Такой анализ был проведен для оригинальных данных авторов [208]. Они взяли ряды метеорологических факторов, которые могут иметь значение для динамики численности M. californicus (среднемесячные показатели минимальной температуры и влажности воздуха, минимальная температура почвы, число дней с минимальной температурой воздуха ниже нуля и т.п.) и рассмотрели их корреляции с рядами остатков, полученных по модели (2) для рядов динамики M. californicus.

Лишь одно значение коэффициента корреляции между минимальной температурой почвы в августе и численностью M. californicus в июле–августе было достаточно высоким. Для первого ряда эта величина равна –0,73 ($p < 0,001$), а для второго $r = -0,66$ ($p < 0,02$). Все остальные корреляции незначимы при $p = 0,05$. В итоге учет температуры почвы позволяет объяснить уже 70—75% общей изменчивости рядов динамики полевок.

Оставшуюся изменчивость рядов индексов численности авторы пытаются объяснить за счет влияния биотических факторов. Для этого они оценили значения коэффициентов корреляции между необъясненной компонентой рядов динамики полевок и параметрами, характеризующими состояние кормовой базы M. californicus — общей продуктивностью растительного сообщества за лето, и долей проективного покрытия для каждого из шести предпочитаемых M. californicus видов растений в марте и июне. Для обоих поселений достаточно высокими оказались корреляции между обилием полевок и общей продуктивностью (0,63** и 0,59*), общим покрытием всех видов овсянницы (–0,56* и –0,67**) и проективным покрытием Hypochoeris glarba (0,73** и 0,59*) в марте. В итоге автокорреляция, погодный фактор и характеристики кормовой базы объясняют около 90% изменчивости рядов динамики численности M. californicus на обоих участках.

В попытке объяснить полученные зависимости индексов численности от продуктивности растительного сообщества и погодных условий, опосредованных действием некоторых общих факторов, авторы обращаются к показателям глобальной солнечной активности, которые не раз привлекались для объяснения динамики грызунов [68]. Для изученных участков корреляции между индексами обилия и тремя показателями солнечной активности (табл. 3.2) достаточно велики и находятся в

интервале –0,46* ... –0,51*. Также значительны и достоверны корреляции между этими показателями и проективным покрытием двух наиболее коррелирующих с обилием M. californicus групп растительности (табл. 3.2).

Не вдаваясь в подробное рассмотрение, заметим, что механизмы опосредованного влияния показателей солнечной активности на численность животных могут предполагаться различными, но использовать их для прогнозов пока не удается.

Работа [208] позволяет сформировать исходное представление о роли трех наиболее часто привлекаемых для объяснения динамики численности мышевидных грызунов факторов. Если принять, что факторы действуют аддитивно, то вклад авторегрессионной компоненты оказывается порядка 40%, климатических факторов — 40%, биотической компоненты — 10—15%. Авторы считают, что их исследование проведено в условиях, где климатические факторы оказывают лимитирующее влияние на полевок. Ниже мы рассмотрим подобную работу анализирующую данные, полученные на территориях, на которых действие факторов среды представляется не столь существенным [90].

Исследование характера периодичности и размаха годичных флуктуаций численности полевок рода Clethrionomys проведено в [240]. Для большого количества литературных данных авторы оценили периодичность рядов годичной динамики полевок по спектральной плотности, а оценку размаха колебаний численности — по значению коэффициента S:

$$S = \sqrt{\sum_{i=1}^{n} (\log N_i - \overline{\log N_i})^2/(n-1)}\,, \qquad (3)$$

где $\log N_i$ — десятичный логарифм индекса численности популяции; n — число лет наблюдений. Приведем значения S для нескольких рядов:

ряд	S
1, 100, 1, 100, 1, 100 ...	1
1, 10, 100, 1, 10, 100 ...	0,82
1, 10, 1, 10, 1, 10 ...	0,50

Индекс S вычислять существенно проще, чем спектральную плотность, однако он хорошо качественно оценивает тип популяционной динамики — стабильный или флуктуирующий. По 35 исследованным рядам было показано, что если значение S превышало 0,5, то в 91,4% случаев доминирующая периодическая компонента в ряду имела период 2,5—5 лет, т.е. соответствовала "стандартной" 3—4-летней цикличности. При $S < 0,5$ почти во всех рядах доминировали компоненты периода, меньшего 2,5 лет, т.е. ряды динамики не были циклическими в обычном понимании. При этом флуктуирующие и стабильные популяции лучше различаются по данным осенних учетов, чем по данным весенних (табл. 3.3).

Табл. 3.3 составлена по 13 рядам, для которых были известны и весенняя, и осенняя оценки численности.

Поскольку легко оцениваемый индекс S очень привлекателен, для проверки цикличности рядов авторы проверили устойчивость оценок S по рядам, в которых было более 15 временных точек. Для этого в них случайным образом выделили по десять отрезков длиной 3, 4, 5 ... 10 лет

Таблица 3.3

Индекс *S* и его среднеквадратичное отклонение для рядов динамики численности, построенных по весенним и осенним наблюдениям по: [240]

Период	Тип популяции			
	циклические		нециклические	
	S	*SD*	*S*	*SD*
Весна	0,62	0,15	0,32	0,05
Осень	0,76	0,08	0,24	0,10
Среднее в год	0,62	0,08	0,24	0,08

и по этим десяти рядам оценивали среднее значение *S* и его среднеквадратическое отклонение (рис. 3.3). Как видно на рисунке, для правильного представления о характере динамики численности надо иметь временные ряды "длиной" как минимум 5 лет. Для более коротких рядов велика возможность не уловить колебательный характер динамики численности популяции.

Соответствие результатов спектрального анализа и анализа значений индекса *S* очень важно. Для применения спектрального анализа необходимы достаточно длинные ряды, а для оценки достоверности вклада той или иной периодической составляющей необходимы существенные априорные представления о закономерностях изменения численности популяции. Как правило, ни одно из этих требований не может быть удовлетворено в каждом отдельном исследовании. Проведенное сравнение показывает, что по крайней мере для "длинных" рядов большое значение *S* более чем в 90% случаев позволяет делать заключение о 3—4-летней периодичности ряда динамики численности популяции. В то же время стандартные трехлетние ряды наблюдений недостаточны для различения стабильных и циклических популяций. Как видно на рис. 3.3, для исследованных "длинных" рядов по трехлетним отрезкам могут быть сделаны любые заключения — стабильные популяции можно принять за флуктуирующие, и наоборот. Примеры изменения представлений о типе популяционной динамики можно найти даже в классических исследованиях [150, 159].

Возможность оценки типа популяционной динамики на основе простых индексов типа *S* позволяет провести анализ размаха колебаний численности грызунов в зависимости от географического положения популяции и условий зимовки (толщины снежного покрова) [237]. Для 45 рядов динамики двух широко распространенных в Европе видов Cl. rutilus и M. agrestis в [237] оценено значение индекса *S* и коэффициента вариации численности *CV*. Последний, по мнению авторов, позволяет описывать размах флуктуаций численности популяций, так же как и *S*, но в меньшей степени зависит от способа оценки численности. Коэффициент ранговой корреляции Спирмена между рядами значений *S* и *CV* и широтой местности и условиями зимовки приведены в табл. 3.4. Выделить влияние каждого из трех рассмотренных показателей отдельно вряд ли возможно, так как широта местности и два остальных параметра коррелируют (коэффициент

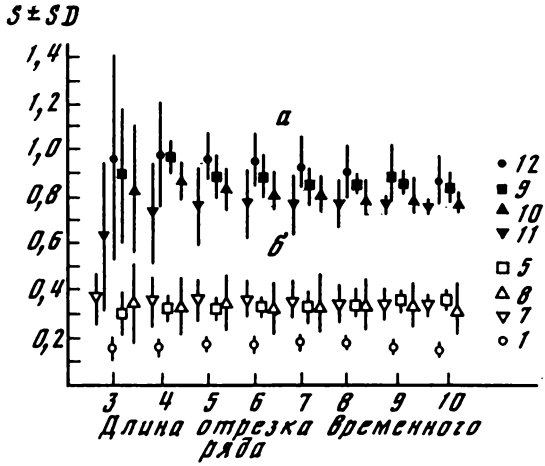


Рис. 3.3. Оценки значения *S* и *SD* по отрезкам 15-летних рядов динамики грызунов в зависимости от длины отрезка для четырех циклических (*а*) и четырех стабильных (*б*) популяций, по: [240]

Цифры — номера рядов из 13, использованных в табл. 3.3

корреляции широты местности с длительностью снежного периода $r = 0{,}96^{***}$, а с толщиной снежного покрова — $r = 0{,}82^{***}$). Наглядное представление об изменении размаха колебаний двух рассматриваемых видов в Фенноскандии дают средние значения индексов цикличности для трех выделенных авторами широтных зон — до 59, 59—61 и выше 61° с.ш. (табл. 3.5). Авторы рассматривают в качестве дополнительного показателя цикличности популяционной динамики наличие летних снижений численности, достаточно часто отмечаемых для флуктуирующих популяций.

Таким образом, для Фенноскандии при движении к северу возрастают флуктуации и чаще наблюдаются летние спады численности. Для данных по динамике рассматриваемых видов в Европе и североамериканских данных по Cl. gapperi и разным видам Microtus явных градиентов цикличности авторам показать не удалось. Одной из причин этого авторы считают, что все исследования были выполнены южнее 58° *N* и в местообитаниях существенно более гетерогенных, чем в Фенноскандии. Для данных по Британским островам, европейской части СССР и Польши значения *S* и *CV* были в тех же пределах, что и для самой южной из трех выделенных в Фенноскандии зон и не превышали следующих значений: $S = 0{,}35$, $CV = 0{,}76$.

Таким образом, статистический анализ рядов динамики мышевидных грызунов подтверждает, что они демонстрируют все типы популяционной динамики. Поскольку предполагаемый тип динамики численности является одним из факторов, обусловливающих выбор популяции для изучения, мы не можем по литературным данным оценить долю "флуктуирующих" и "стабильных" популяций. Тем не менее можно считать, что и тех, и других достаточно много.

Таблица 3.4

Коэффициенты корреляции между значениями индексов цикличности *S* и *CV* и условиями местообитания (Фенноскандия, данные по численности в пределах 55—68° с.ш.), по: [237]

Вид	Показатель условий местообитания	Коэффициент корреляции с	
		индексом *S*	индексом *CV*
Полевка			
рыжая	Широта	0,62***	0,63***
	Длительность снежного периода	0,64***	0,68***
	Максимальная толщина снежного покрова	0,65***	0,70***
пашенная	Широта	0,61***	0,67***
	Длительность снежного периода	0,60***	0,64***
	Максимальная толщина снежного покрова	0,57***	0,65***

Примечание. Обозначения те же, что и в табл. 3.1.

Таблица 3.5

Средние значения индексов цикличности и доля группировок с летними снижениями численности для трех выделенных широтных зон, по: [237]

Вид	Зона	Средний индекс		Наличие спада	
		S	*CV*	нет	есть
Полевка					
рыжая	1 < 59° *N*	0,22	0,44	6	1
	2 < 59—61°*N*	0,47	0,78	4	3
	3 > 61° *N*	0,52	0,92	4	13
пашенная	1 < 59° *N*	0,30	0,61	6	0
	2 < 59—61°*N*	0,53	0,97	2	6
	3 > 61° *N*	0,62	1,14	1	9

Существенная часть изменчивости рядов динамики грызунов может быть объяснена авторегрессионными моделями. В некоторых случаях на их основе можно дать приемлемый прогноз численности популяции.

Рассмотрим теперь попытки прогнозирования численности популяций полевок на основе построения регрессионных моделей, учитывающих выделенные выше факторы популяционной динамики.

3.2. ВЛИЯНИЕ ПОГОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ И ПРОГНОЗ ЧИСЛЕННОСТИ НА ОСНОВЕ РЕГРЕССИОННЫХ МОДЕЛЕЙ

Для того чтобы построить статистический прогноз численности, надо выбрать переменные, характеризующие состояние популяции, кормовой базы и климатических условий. При этом нет никакой гарантии того, что мы не упустим другие важные факторы, например обилие хищников. С переменными, характеризующими численность популяции, дело "по необходимости" обстоит достаточно просто. Информация по обилию грызунов, как правило, очень ограничена и характеризуется индексами

численности весной и/или осенью. Характеристика состояния кормовых ресурсов также ограничена, как правило, данными по продуктивности и/или проективному покрытию массовых видов. Что касается климатических факторов, то такой вынужденной однозначности, как правило, нет. В этом случае естественный способ обоснования выбора переменных — использование для построения регрессии лишь части данных и проверка построенного прогноза на неиспользованных данных. Это не было сделано в работе В.И. Волкова, И.Е. Ершова [20]. Поэтому полученную зависимость обилия красно-серой полевки в Приамурье от количества осадков летом можно рассматривать только как предполагаемую. Опишем результаты [20].

Пусть y — процент попаданий на 100 л.с. в августе-октябре данного года; x_3 — процент попаданий на 100 л.с. с января по март; x_4 — процент попаданий на 100 л.с. в ноябре-декабре предыдущего года, x_5 — сумма осадков в мм в мае-сентябре предшествующего года. Для рассматриваемого района механизмы плотностной регуляции, по-видимому, не играют существенной роли, т.е. осенняя численность популяции хорошо прогнозируется по значению численности весной:

$$y = 2{,}5035 \cdot x_3 - 6{,}6919 \quad (r = 0{,}925,\ S_e = 0{,}382). \tag{4}$$

Уравнение (4) имеет легко понятный смысл — обилие грызунов в конце сезона размножения линейно зависит от обилия перед его началом. Заметим, что коэффициент регресси, равный 2,5, в этом случае можно рассматривать как оценку кратности прироста численности за период размножения.

Часто необходимо давать прогноз обилия грызунов по данным предыдущего года. Для красно-серой полевки в Приамурье соответствующее уравнение регрессии имеет вид

$$y = 0{,}6583 \cdot x_4 + 0{,}0296\, x_5 - 12{,}4341 \quad (r = 0{,}814,\ S_e = 0{,}513). \tag{5}$$

Таким образом, зависимость между индексом обилия в конце данного периода размножения и количеством осадков летом прошлого года достаточно тесная. Ошибка прогноза S_e не превышает величину порядка 0,5, т.е. ширина 95%-ного доверительного интервала для прогноза не превышает 2,5%. Остается пожалеть о том, что авторы не проверили устойчивость получаемых результатов.

Такая проверка была проведена в [33] при построении прогноза численности большой песчанки на Баканасской равнине.

В ней по первым 17 из 21 года наблюдений (1956—1977 гг.) была построена прогностическая таблица, входами которой являлись значения климатических факторов — годовая сумма осадков, характер ветров в октябре-феврале и демографических характеристик — доля молодых в мае, среднее максимальное количество эмбрионов на 100 взрослых самок в пике осенней численности и др. Выходом таблицы было качественное описание изменения уровня численности осенью следующего года.

Для четырех последних лет, использованных для проверки, были получены следующие прогнозы изменений численности большой песчанки [33]:

Изменение	1974 г.	1975 г.	1976 г.	1977 г.
Прогнозируемое	неопределенное	уменьшение	увеличение	увеличение
Фактическое	–0,9 ос./га	+ 1,2 ос./га	+ 5,9 ос./га	+ 1,8 ос./га

Мы считаем, что приведенный в табл. 3.6 прогноз вполне приемлем, а сам подход может служить первым этапом на пути к построению развитой модели динамики большой песчанки типа рассмотренной в [64] (см. гл. 4).

Подробный анализ обширных данных по связи индексов обилия животных с климатическими факторами проведен в работах М.И. Саулича с соавт. [90] и С.В. Васильева с соавт. [18, 19]. Они провели выбор климатических переменных для использования в уравнениях регрессии и проверили прогностическую силу моделей на данных по общественной полевке в Азербайджане и по обыкновенной полевке в Калининградской обл. Их работа, по нашему мнению, может во многих отношениях служить образцом корректного построения регрессионных моделей прогноза численности мышевидных грызунов. Опишем ее более подробно.

В обоих случаях обилие животных авторы характеризуют двумя способами. Во-первых, используется стандартный показатель — процент попаданий на 100 ловушко-суток; во-вторых, применяется предложенный И.Я. Поляковым [84] коэффициент заселенности (КЗ):

$$КЗ = S_1Б/S\,, \qquad (6)$$

где S_1 — площадь заселенной территории; S — площадь обследованной территории; Б — средняя или средневзвешенная плотность жилых нор на заселенной территории. Оба показателя тесно коррелируют (r = 0,87—0,96).

Рассмотрим сначала результаты построения прогнозов для общественной полевки. Данные по обилию этого вида имелись для периода в 30 лет (1941—1971 гг.) в виде балльной оценки (от 1 до 5). Низший балл соответствовал депрессии численности, высший — пику. В этом и во всех остальных случаях значения всех использованных переменных сначала были преобразованы по формулам вида $x' = a\log(x + b) + c$ или $x' = a\,10^{b\cdot x} + c$ для устранения асимметрии распределения показателя, а затем линейным преобразованием $x'' = Sx' + 50$ приводились к одному и тому же интервалу изменения от 0 до 100.

Мы уже отмечали, что преобразование переменных затрудняет содержательное толкование предлагаемых регрессионных уравнений. К сожалению, авторы не пытались сравнить их с линейными аппроксимациями.

Оценку качества аппроксимации авторы проводили на основе множественного коэффициента корреляции R и его достоверности. Устойчивость построенных регрессионных моделей оценивали на основе сравнения прогноза с данными, которые не были использованы при его построении. При выборе независимых переменных для построения уравнений регрессии проверяли все возможные регрессии и оставляли те переменные, которые приводили к минимальной стандартной ошибке прогноза.

Для данных по M. socialis [90], полученных в двух географических

зонах — предгорной и низменной, — минимальную ошибку прогноза дает уравнение

$$y = 35{,}49 + 0{,}32\,x_2 - 0{,}42\,x_4 - 0{,}32\,x_6 + 0{,}42\,x_7 + 0{,}30\,x_9\,, \qquad (7)$$

где переменные и примененные к ним преобразования указаны в табл. 3.6.

Коэффициент корреляции между фактической и вычисленной на основе (7) оценкой численности равен 0,809 (рис. 3.4).

Авторы провели тщательную проверку устойчивости предлагаемого регрессионного прогноза. Для этого они в разных вариантах отбрасывали данные по некоторым годам наблюдений, прогнозировали численность на основе уравнений, построенных по данным оставшихся лет, и сравнивали прогноз на годы, не использованных в расчетах, и фактические наблюдения за эти годы. Отбрасывание одного или двух из 31 года наблюдений (как тех, которые прогнозировались по остальным годам лучше всего, так и тех, которые предсказывались наихудшим образом) не меняли существенно параметры регрессионного уравнения (7). Также несущественными были изменения, полученные при отбрасывании первых шести и последних шести лет наблюдений. Наиболее интересны результаты разделения ряда на две части — до 1958 г. (17 лет) и остальные 13. Авторы считают, что ряд наблюдений по численности M. socialis в Азербайджане не является однородным. В 50-е годы указывают они, произошедшие перемены в сельском хозяйстве привели к существенным изменениям структуры местообитаний этого вида. Действительно, регрессии, построенные по одному из отрезков, дают плохой прогноз для отрезка данных, не использованных при расчетах. Корреляция между реальными данными 1959—1971 гг. и предсказанными для этого периода по регрессии, построенной по данным 1942—1958 гг., равна 0,228. Корреляция между данными 1959—1971 гг. и их аппроксимацией на основе регрессии, построенной по этим данным, равна 0,927. Для 1942—1958 гг. коэффициент корреляции в этом случае снижается с 0,849 до 0,599.

Таблица 3.6

Обозначение регрессионных переменных и их связь с исходными показателями, по: [90]

Зона	Переменная	Преобразование
	Численность, балл	$10{,}35 \log(x + 3{,}60) - 8{,}29$
Предгорная	x_2 — ГТК* в V—VI мес прошлого года	$11{,}0 \log(x + 0{,}80) - 3{,}52$
	x_4 — продолжительность периода с температурой воздуха ниже 5°С	$2{,}02 \cdot 10^{0{,}0036\,x} - 4{,}21$
Низменная	x_6 — ГТК V—VI мес прошлого года	$23{,}20 \log(x + 1{,}20) - 4{,}65$
	x_7 — ГТК IX—X мес прошлого года	$3{,}90 \log(x + 0{,}12) + 1{,}02$
	x_9 — отклонение температуры XII—II мес от средней	$4{,}45 \cdot 10^{0{,}017x} - 4{,}86$

*ГТК — гидротермический коэффициент, $\text{ГТК} = \dfrac{\text{количество осадков за рассматриваемый период}}{\text{средняя температура за рассматриваемый период}}$

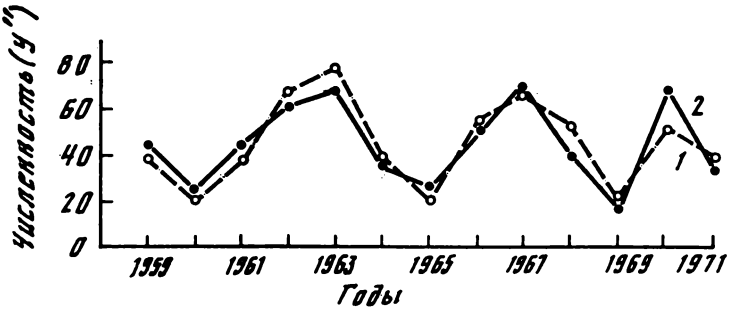


Рис. 3.4. Фактические (*1*) и предсказанные (*2*), по: [7] оценки численности M. socialis в Азербайджане, по: [90]

Применение регрессионных методов к прогнозу численности обыкновенной полевки в Калининградской обл. привело к существенно менее определенным результатам. Авторы указывают, что в этом случае не удается выделить небольшое число факторов, определявших численность в той степени, в которой она определялась пятью климатическими факторами в Азербайджане. Сравнение двух ситуаций приводит их к выводу, что худшие возможности регрессионного прогноза обыкновенной полевки обусловлены тем, что рассматриваемая зона является оптимумом ареала этого вида. Они считают, что в оптимуме ареала обилие полевок зависит от бо́льшего числа погодных факторов по сравнению с периферией (если вообще ими определяется). Мы относим трудности прогноза в этом случае на большую роль механизмов эндогенной регуляции численности (см. гл. 1). В оптимуме ареала плотностные механизмы регуляции могут по-разному проявляться на разных участках, и поэтому возможность прогноза для больших территорий ограничена. По-видимому, в такой ситуации не удастся, как в [208], выделить вклад факторов разного типа.

Оригинальная идея была использована при регрессионном описании динамики численности M. agrestis А. Миллимяки с соавт. [320, 321]. Они учли в уравнениях регрессии еще один параметр — число лет, прошедших с момента предыдущего пика численности, и построили отдельно уравнения для данных, полученных через 1, 2, 3, 4 лет и более после последнего пика. При этом они предположили, что уравнения для четырех групп данных могут отличаться лишь свободными членами. В результате для предсказания численности пашенной полевки в Фенноскандии получены уравнения вида

$$y = -0{,}023 \cdot x_1 - 0{,}02 \cdot x_2 - 0{,}026\, x_3 + \begin{cases} 3{,}99 \text{ для 1 года после пика} \\ 3{,}10 \text{ для 2 лет после пика} \\ 4{,}38 \text{ для 3 лет после пика} \\ 4{,}49 \text{ для 4 лет после пика} \end{cases} \qquad (8)$$

$$R = 0{,}71, \quad p < 0{,}01, \quad S_e^2 = 0{,}73 .$$

Здесь x_1 — ГТК июня-июля в прошлом году; x_2 — температура октября прошлого года; x_3 — температура мая прошлого года.

Для предсказания численности рыжей полевки не имеет значения время, прошедшее с момента последнего пика, но существенное влияние оказывает район наблюдений. Уравнения прогноза имеют вид

$$y = -0{,}028x_2 - 0{,}027x_3 + \begin{cases} 2{,}10 & \text{для Финляндии} \\ 4{,}05 & \text{для Скандинавии} \end{cases} \qquad (9)$$

$$R = 0{,}75, \quad p < 0{,}01, \quad S_e^2 = 0{,}72.$$

В обоих случаях для построения моделей были использованы данные за 1971—1976 гг., а проверку построенных прогностических уравнений проводили по данным 1977 и/или 1978 гг. Как видно на рис. 3.5, для пашенной полевки прогноз удовлетворительно совпадает с реальными данными в том случае, если в течение 1976 и двух прогнозируемых годов не было высокого уровня численности популяции. Если в 1976 г. численность была высокой, то по регрессии (8) в 1977 г. численность должна снижаться. Если этого не происходит, то прогноз не соответствует действительности (рис. 3.6, Сз, Фз). Для рыжей полевки прогноз согласуется с реальными данными существенно хуже, чем для пашенной. Авторы предполагают, что причина этого в меньшей зависимости численности лесных видов от факторов среды из-за стабильной кормовой базы и большей сохранности убежищ при изменении погодных условий. В целом, приведенные регрессионные уравнения объясняют около 50% изменчивости рядом динамики изученных видов, что согласуется с описанными выше результатами для других видов.

Интенсивное исследование и моделирование динамики численности M. agrestis предпринято с целью предсказания численности этого вида французской службой защиты растений. Основой для построения прогностических уравнений послужили данные многолетних наблюдений Спитца с соавт. [365, 366, 367, 369]. Ниже (см. гл. 5) мы опишем модель динамики сообщества грызуны—растительность, построенную на основе этих данных. Более простой подход для прогноза численности пашенной полевки основан на анализе соответствия изменений факторов среды и численности полевок [369]. Подход близок к использованному в [33], но реализован в существенно более простом (а потому и пригодном для практического применения) виде. На основе слежения за легко регистрируемыми факторами среды определяется, будет ли возможно размножение в данном месяце. Если размножение возможно, то принято, что численность популяции за месяц возрастает в 2 раза. Если размножения не происходит, то считается, что численность снижается в 0,55 раз с пределами от 0,45 до 0,60. Автор утверждает, что такой простой подход дает вполне приемлемый прогноз в 80% случаев.

В целом, анализ результатов позволяет считать, что для больших территорий (область, административный район) возможен прогноз среднего уровня численности в данном году в зависимости от действия небольшого числа абиотических факторов и одного-двух показателей обилия животных в некоторый предшествующий момент времени.

Значительная изменчивость факторов, на основе которых делается прогноз, приводит к тому, что предсказывать численность можно на

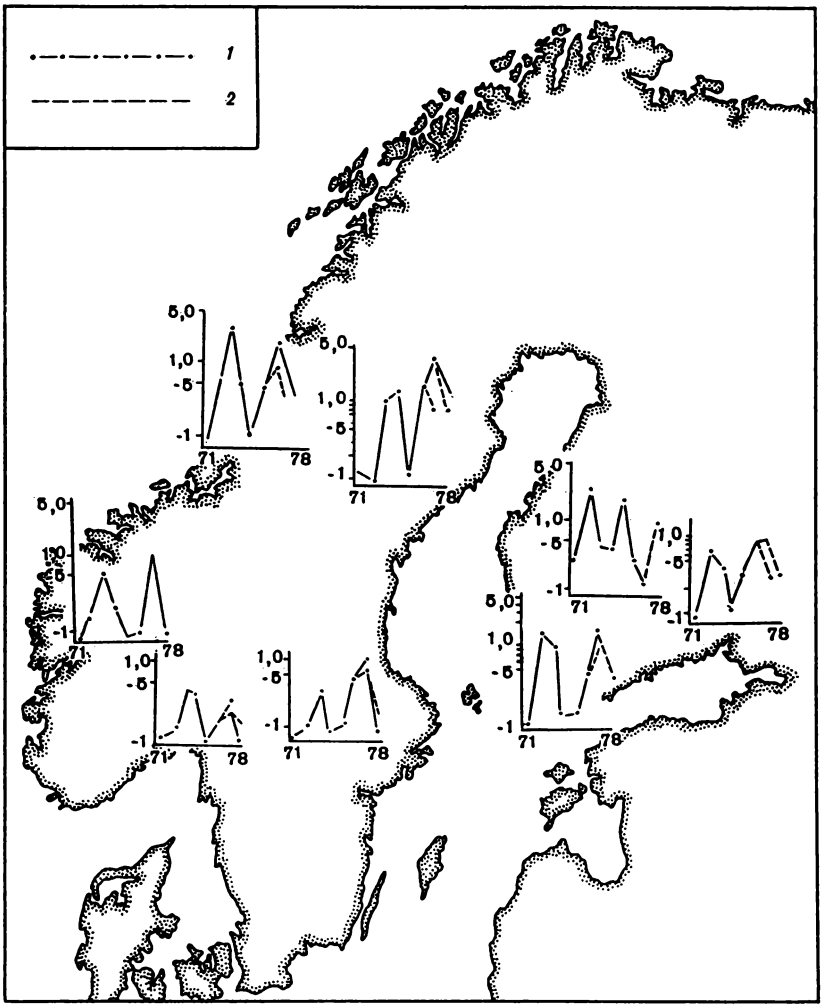


Рис. 3.5. Фактические (*1*) и предсказанные (*2*) изменения численности M. agrestis в 1977 и 1978 гг. в восьми географических районах Скандинавии, по: [321]

следующий год, но не далее. Как указывает Ф. Спитц [368], такой краткосрочный прогноз экономически оправдан. Проведенные им оценки показывают, что в условиях Франции правильный прогноз экономит порядка 150 франков/га в год (по данным за 60-е годы).

Мы считаем, что важные с хозяйственной точки зрения территории имеют характерный масштаб порядка десятков километров в поперечнике. Эта величина превышает выделенные в рамках представлений предыдущих глав. Реальным подходом к прогнозированию численности мышевидных грызунов в этом случае является, по-видимому, подход, основанный на построении моделей регрессионного типа. Основная

проблема при этом — выявление погодных факторов, коррелирующих с численностью прогнозируемого вида. Как видно из приведенных в главе результатов, эти факты достаточно сходны в разных районах, но вопрос о том, существуют ли общие для географических зон, типов местообитаний или видов животных факторы или факторы в каждом случае надо определять заново, пока не ясен. Этот вопрос ключевой и его решение не только практически значимо, но и позволит ответить на вопрос о принципиальной возможности предсказания численности на основе реально доступных данных.

Регрессионные и сходные с ними модели, рассмотренные в этой главе, не конкретизируют механизмы регуляции численности мышевидных грызунов. Если такие модели и отражают реальные закономерности, то незнание механизмов их реализации приходится компенсировать существенным увеличением экспериментальных данных и невозможностью обобщения результатов на другие ситуации. Построение моделей на основе или с учетом описанных в гл. 1—3 гипотез позволяет надеяться на устранение этих принципиальных недостатков.

Часть II

МОДЕЛИ

Глава 4

МОДЕЛИРОВАНИЕ МЕХАНИЗМОВ ЭНДОГЕННОЙ РЕГУЛЯЦИИ

Гипотезы плотностно-зависимой регуляции естественным образом приводят к моделям с зависимыми от плотности демографическими параметрами. При этом необходимо уточнить ряд существенных моментов.

1. От плотности каких групп животных зависит каждый из интересующих нас параметров.

Для территориальных видов этот вопрос решается обычно двумя путями. Одни исследователи предполагают, что популяционные параметры зависят от плотности животных, имеющих индивидуальные участки, другие считают, что на популяционную динамику влияют животные, способные к размножению, но не имеющие индивидуальных участков вследствие, например, заполнения емкости среды. И для территориальных видов, и для видов, использующих пространство иным образом, часто рассматривают зависимости параметров от общей плотности популяции. Как увидим ниже, биологически важные следствия разных способов введения плотностных зависимостей сходны.

2. Зависят ли демографические параметры от плотности в текущий или в предшествующий момент времени, от средней плотности за какой-либо временной интервал, т.е. как именно предыстория влияет на демографию популяции.

Как правило, принято считать, что демографические параметры зависят от плотности в некоторый конкретный предшествующий момент времени. Более сложные зависимости не рассматриваются.

3. Каковы характерные размеры пространства, плотность на котором влияет не демографию группы. В частности, важно ли значение плотности только на занимаемой группой территории или надо учитывать плотность на некоторой большей площади. Наши выводы об объяснительной и прогностической силе гипотез будут основаны на соглашениях по этим вопросам, которые, как правило, не рассматриваются при формулировке биологических гипотез [375]. Нет надежды и на получение экспериментальных данных как в связи с методической сложностью необходимых экспериментов, так и в связи с тем, что постановка экспериментов требует принятия соглашений по вопросам подобного же типа [375].

По-видимому, единственный возможный подход в этом случае состоит

в явном или неявном применении принципа Оккама. В соответствии с ним мы начнем рассмотрение с самых простых моделей и попытаемся без чрезмерных усложнений перейти к моделям, качественно или, по возможности, количественно объясняющим наблюдаемые в природе и экспериментах явления. Мы не будем противопоставлять различные подходы: как указывал В.Феллер, "разные модели могут описывать действительное явление с различной степенью приближения и простоты" [100]. В моделях, не учитывающих пространственную структуру популяции, мы будем пользоваться терминами "плотность" и "численность" как синонимами.

4.1. МОДЕЛИ, НЕ УЧИТЫВАЮЩИЕ ПОПУЛЯЦИОННУЮ СТРУКТУРУ

Рассмотрим в этом параграфе локальные (или точечные), т.е. не учитывающие миграции и неоднородность используемой территории модели, в которых предполагается, что динамика популяции может быть описана единственной переменной — общей численностью. Такие модели, как правило, недостаточно обоснованы с содержательной точки зрения, но позволяют получить интересные результаты.

Заметим прежде всего, что при отсутствии сдерживающих факторов рост численности потомков одной пары идет в геометрической прогрессии. Впервые это отметил, по-видимому, Д.Лэк [274], который указывает, что данные по росту численности лабораторной колонии M. arvalis по месяцам очень хорошо аппроксимируются решением уравнения

$$N_{t+1} = R \cdot N_t, \tag{1}$$

при $R \cong 2{,}6$/мес.

Гипотезы плотностно-зависимой регуляции предполагают, что при высокой плотности популяции кратность прироста численности $R = N_{t+1}/N_t$ снижается. При непрерывном описании кратности прироста численности соответствует удельная скорость роста $r = dN/N \cdot dt$, часто называемая

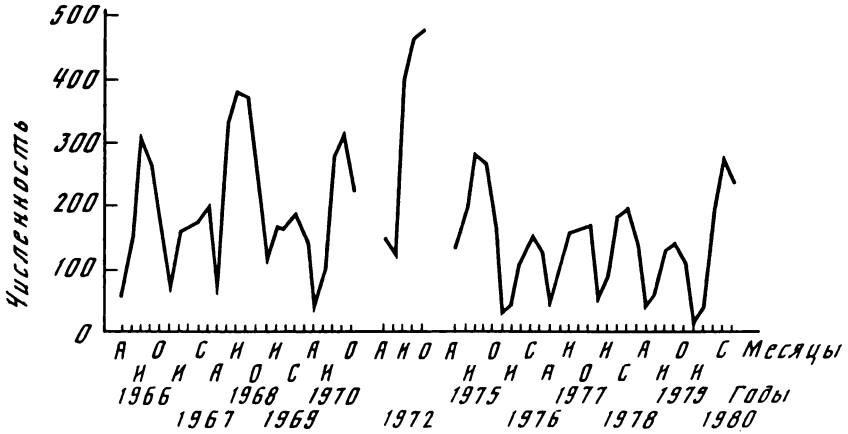


Рис. 4.1. Изменения численности рыжей полевки на острове по годам
А — апрель; *И* — июнь; *С* — сентябрь; *О* — октябрь, по: [150]

"мальтузианским параметром". Мы будем пользоваться обоими этими показателями в зависимости от способа формализации временного хода процесса (дискретного или непрерывного).

В гл. 1 мы рассмотрели ряд наблюдаемых в эксперименте зависимостей популяционных параметров от плотности, каждая из которых приводит к снижению кратности прироста численности при увеличении плотности. Нам извесно две работы, в которых сделаны попытки обоснования этих механизмов. В одной из них объясняется наблюдаемое

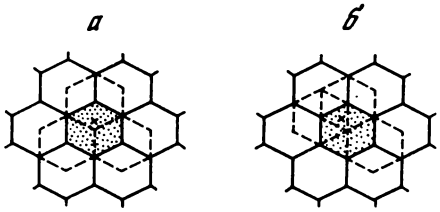


Рис. 4.2. Модельные представления о характере использования территории самками Cl. glareolus, по: [151]

Сплошная линия — границы участков половозрелых самок; пунктир — границы участков неполовозрелых самок; *а* — равномерное распределение центров участков неполовозрелых особей — участок половозрелой самки покрывается тремя участками неполовозрелых; *б* — произвольный тип распределения — для покрытия участка необходимо большее число участков неполовозрелых особей

в природе изменение числа размножающихся самок (NM) в зависимости от общей плотности островной популяции (N) рыжей полевки [151]. Зависимость построена по данным многолетних наблюдений за динамикой Cl. glareolus на острове площадью 4 га (рис. 4:1). При малой плотности популяции ($N < 150$) число половозрелых самок прямо пропорционально общей плотности самок. При $150 \leqslant N \leqslant 300$ число половозрелых самок примерно постоянно, а при $N > 300$ их число убывает с ростом плотности. Зависимость NM от N при $N \leqslant 300$ легко объяснима: при низкой плотности на острове имеются свободные гнездовые участки, и созревающие животные их занимают. После того, как все пригодные для размножения участки заняты (что соответствует для данного острова численности порядка 150 особей), дальнейшего роста числа половозрелых особей не происходит. Менее ясно снижение числа размножающихся самок при $N > 300$. Для объяснения этого эффекта Г.Буяльска предположила, что половозрелая самка может размножаться только тогда, когда ее участок перекрывается не более чем четырьмя участками неполовозрелых особей. Тогда при достаточно высокой плотности неполовозрелых особей часть исключается из размножения.

Для проверки такого представления автор построила имитационную модель использования территории самками Cl. glareolus. В модели принято, что индивидуальные участки особей суть равные правильные шестиугольники, центры которых находятся в углах треугольной сетки (рис. 4.2), т.е. каждый участок может пересекаться не более чем с шестью соседними. Каждая самостоятельная особь "захватывает" участок, выбирая его из свободных, случайным образом, но те

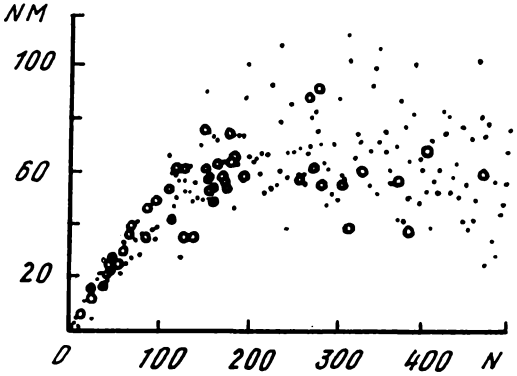


Рис. 4.3. Эмпирические и модельные результаты по зависимости плотности размножающихся самок от общей плотности, по: [151]

половозрелые животные, участки которых перекрываются участками трех и более неполовозрелых особей, исключаются из размножения. Имитируя "захат участков" при разной плотности самок, несложно получить зависимость числа размножающихся самок от общей плотности модельной популяции.

Аппроксимация данных, полученная в модели, представляется вполне удовлетворительной (рис. 4.3). Принципиально то, что близкая к наблюдаемой зависимость получена в предположении о том, что помехи для размножения создают только неразмножающиеся животные. Это предположение положено в основу нашей модели динамики численности мышевидных грызунов в гетерогенном пространстве (см. 4.3) и хорошее согласие теории и эксперимента, полученное в [151], может рассматриваться как обоснование такого подхода.

В модели И.Е.Бененсона и Е.Л.Сафроновича предполагается, что особи взаимодействуют не прямо друг с другом, а с некоторым "сигнальным полем", которое интерпретируется как "запаховое поле". В модели принято, что особи перемещаются на отрезке по точкам с целыми координатами и оставляют в точках, в которых они находятся, "запаховые метки". Если особь посетила данную точку на данном временном шаге, то интенсивность метки в этой точке увеличивается на 1, если не посетила, то уменьшается в S раз ($S > 1$). За один временной шаг можно перейти в соседние левую или правую точки или остаться на месте. Вероятности перехода особи из точки с номером n в точки с номерами $n - 1$, n или $n + 1$ определяются соотношением в этих точках своих и чужих меток. Чем больше в какой-либо из этих трех точек значение своей метки и чем ниже значение максимальной из меток остальных особей, тем больше вероятность выбрать эту точку в качестве положения на следующем шаге. Мы не будем приводить точные формулы, но укажем, что такое описание приводит к тому, что особи "притягиваются" точками, в которых они были недавно и которые на последних временных шагах относительно редко посещались другими особями.

Индивидуальным участком особи в модели считается совокупность точек, в которых значение их собственной метки превосходит некоторый

порог ρ. Показано, что описанная схема опосредованного взаимодействия между особями через поле меток приводит к уменьшению размера индивидуального участка при увеличении плотности (рис. 4.4). Полученная зависимость хорошо согласуется с описанными в гл. 1 данными Н.Н.Окуловой и др. [76].

Два приведенных исследования явно недостаточны для объяснения наблюдаемых зависимостей популяционных параметров от плотности. В настоящее время мы может только принять феномен плотностной зависимости и какое-либо из его объяснений, приведенных в гл. 1, и изучать популяционные модели при разных способах введения зависимости R или r от плотности.

Заметим прежде всего, что при непрерывном описании предположение о линейном убывании удельной скорости роста с ростом плотности приводит к классическому логистическому уравнению

$$dN/N \cdot dt = r\,(1 - N/K). \qquad (2)$$

Как хорошо известно, любое решение (2) стремится к равновесному $N(t) \equiv K$, т.е. простейшего предположения о линейном убывании удельной скорости роста недостаточно для описания колебаний численности мышевидных грызунов в природе.

В то же время уравнение (2), по-видимому, вполне пригодно для моделирования некоторых простых ситуаций. Так, в [335] оно использовано для объяснения эффекта Кребса — повышенной плотности грызунов в изолированных группах относительно групп, обитающих на открытых территориях [265]. Сам Ч.Кребс предполагал [265], что эффект вызван невозможностью миграции, и это предположение реализовано в модели А.Ломницкого [290] (см. гл. 5). К.Петрусевич [332] предположил, что эффект Кребса обусловлен равной интенсивностью контактов в изолированной и открытой группах, и в [335] реализовано именно это предположение. Рассуждения авторов [335] основаны на двух посылках: смертность особей за единичный временной интервал пропорциональна числу контактов за это время, и число контактов особи за любой

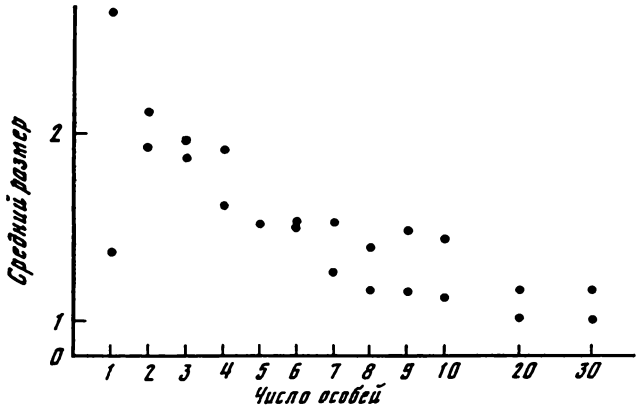


Рис. 4.4. Зависимость среднего размера участка от плотности особей при двух разных наборах параметров

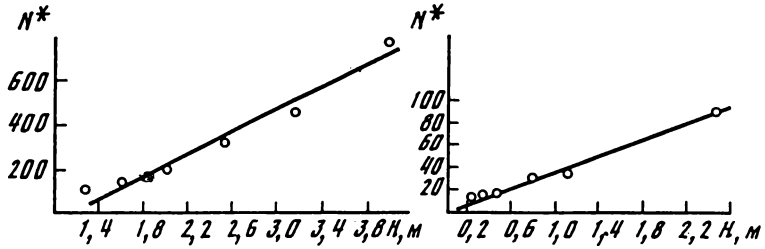


Рис. 4.5. Зависимость между рановесной плотностью группы белых мышей и линейным размером занимаемой территории для двух ситуаций, по: [335]

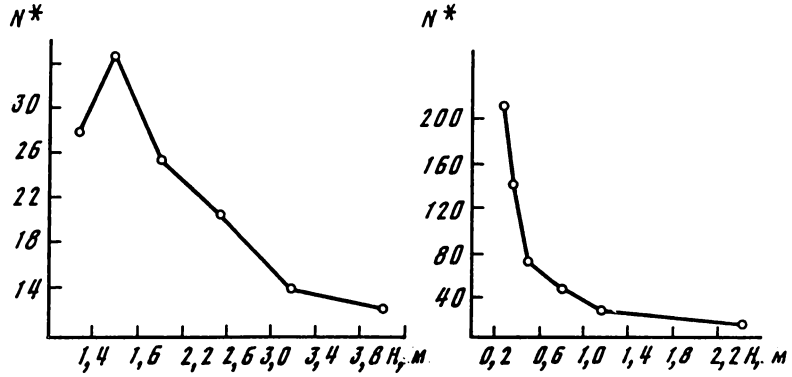


Рис. 4.6. Зависимость между равновесной плотностью белых мышей и площадью занимаемой территории для двух ситуаций, по: [335]

временной интервал пропорционально длине пути, пройденного особью за это время.

Пусть L — длина пути, пройденного особью за единичный интервал времени; H — линейный размер рассматрваемого участка; N — число особей на нем. Для малого участка ($L > H$) при перемещении на расстояние L встречаются все остальные ($N - 1$) обитателей. Поэтому число контактов особи за единичный интервал времени равно $(L/H) \cdot (N - 1)$, а общее число всех контактов за этот интервал $(L/H) \cdot (N - 1) \cdot N \cong L \cdot N^2/H$.

Прирост численности к концу временного интервала равен числу родившихся особей минус число погибших, которое, соглавно предположениям, пропорционально числу контактов. Отсюда

$$N_{t+1} - N_t = b \cdot N_t - k \cdot L \cdot N_t^2/H. \qquad (3)$$

Здесь b — число потомков, производимых особью за единичный интервал времени; k — коэффициент пропорциональности, длительность временного интервала принята равной единице.

Хорошо известно, что при $b < 2$ решение (3) стремится к равновесному $N_t = N^* = b \cdot H/k \cdot L$ [105]. Рассмотрим пока случай $b < 2$, обоснованность которого обсудим ниже. Тогда при $L > H$ получаем,

что равновесная численность изолированной группы увеличивается прямо пропорционально линейному размеру территории H. Этот результат хорошо согласуется с экспериментальными данными по содержанию в вольерах белых мышей [332] (рис. 4.5). Заметим теперь, что площадь территории (S) пропорциональна ее линейному размеру, т.е. $S = \alpha H^2$. Отсюда при $L > H$ равновесная плотность равна $b \cdot \alpha/k \cdot L \cdot H$, т.е. убывает обратно пропорционально размеру территории, что также наблюдается в эксперименте (рис. 4.6) [332].

Для перехода к случаю $L \leqslant H$ зметим, что при $L = H$ стабильное значение плотности равно $b\alpha/kL^2$. Естественно предположить, что для участка, размер которого больше длины пробега за единицу времени ($L < H$), равновесная плотность такая же, а число контактов за единицу времени уже не убывает с увеличением размеров территории. Но тогда при $L < H$ $b\alpha/kL^2 > b\alpha/kLH$, т.е. плотность на замкнутой территории, поперечник которой меньше длины пробега, больше чем на территории с поперечником больше длины пробега. Именно подобная зависимость предполагалась Ч.Кребсом [265]. Модель объясняет ее возникновение снижением частоты контактов при увеличении размеров участка.

Демография белых мышей изучена достаточно хорошо (см. Приложение) для того, чтобы дать разумную оценку коэффициента размножения b. Значение b не превышает двух при длительности временного интервала месяц и меньше. Мы считаем, что смертность животных не может зависеть от числа контактов за более долгий срок, и поэтому предположение о том, что $b < 2$, справедливо. Заметим, что зависимость $N^* = bH/kL$ при нашей интерпретации параметров модели (3) справедлива для участков, линейный размер которых меньше линейного размера территории, посещаемой особями за единицу времени. Если единичный интервал времени равен, к примеру, неделе, то эффект Кребса должен наблюдаться на территориях, посещаемых за неделю, т.е. достаточно больших.

Для того чтобы в моделях стали возможны все встречающиеся в природе режимы популяционной динамики — стабилизация численности, колебания разных типов, — необходимо усложнять их структуру. При этом, конечно, принципиально важно адекватное отражение биологических представлений. Начнем с популярной работы Р.Мая [301]. На основе подробных данных В.Шелфорда [360] он построил модель динамики численности леммингов D. groenlandicus; Р.Мэй использовал для описания динамики леммингов уравнение Хатчинсона — логистическое уравнение с запаздыванием.

В этой модели предполагается, что удельная скорость роста численности в момент t линейно зависит от численности не в текущий, как в (1), а в некоторый предшествующий момент времени $t - \tau$, т.е. что

$$dN/Ndt = r(1 - N(t - \tau)/k). \qquad (4)$$

Ясно, что, как и в (2), каких-либо специфических для грызунов зависимостей в (4) не учитывается.

В отличие от решений логистического уравнения решения (4) не обязательно стремятся к равновесному $N(t) \equiv K$. Это справедливо

Таблица 4.1

Зависимость размаха и периода колебаний периодических решений (4) от значений параметров, по: [301]

$r \cdot \tau$	N_{max}/N_{min}	Период цикла/τ	$r \cdot \tau$	N_{max}/N_{min}	Период цикла/τ
1,57	1	–	2,00	42,3	4,40
1,60	2,56	4,03	2,20	178	4,71
1,80	11,6	4,18	2,40	1040	5,11

лишь при $r \cdot \tau < \pi/2$. При $r \cdot \tau > \pi/2$ существует глобально устойчивое периодическое решение с периодом и амплитудой, зависимыми от произведения $r \cdot \tau$ (табл. 4.1), т.е. независимо от начальных условий численность популяции будет колебаться (подробнее см. [51]). Рассмотрим интерпретацию параметров r и τ.

В исходной интерпретации запаздывание τ равно средней длительности полового созревания. Для D. groenlandicus длительность полового созревания — величина порядка 1–2 мес. [360] и значение r за этот временной интервал не превышает 1,2–1,5. Следовательно, $r \cdot \tau < 1{,}5 < \pi/2$, т.е. решение (4) при таком r стабилизируется и колебания численности леммингов объяснить не удается.

Р.Мэй выбирает значения r и τ из соображений наилучшей аппроксимации экспериментальных данных, а K полагает равным средней численности по годам. Полученное значение τ существенно превышает длительность периода полового созревания у D. groenlandicus и равно 0,72 года ($\tau \cong 9$ мес). Значение r при этом равно 3,33 за год и произведение $r \cdot \tau = 2{,}54$. Период колебаний численности при этих значениях параметров r и τ равен 3,86 года, а отношение максимальной численности к минимальной порядка 10^3 (см. табл. 4.1). Как видно на рис. 4.7, согласие решения (4) и экспериментальных данных вполне удовлетворительное. Тем не менее надежды на хорошее (пусть даже недостаточно объяснимое) описание других данных по динамике мышевидных грызунов уравнением (4) значительно уменьшаются при рассмотрении его использования в [416] для красно-серой полевки. Они использовали то же значение τ, что и Р.Мэй, — 0,72 г, а значение r оценили в предположении, что численность популяции в течение лета растет экспоненциально, т.е. что $N_A = N_S e^{rt}$, где N_S — индекс численности в начале лета; N_A — индекс численности в конце лета; t — длительность лета (3,5 мес).

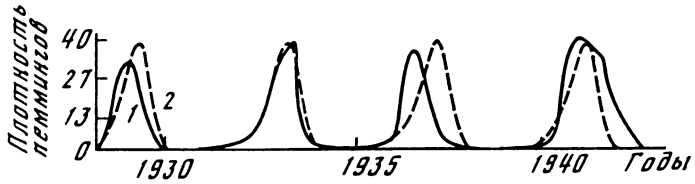


Рис. 4.7. Данные [360] по динамике численности лемминга (*1*) Dicrostonyx groenlandicus и аппроксимирующее их решение уравнения (4) (*2*), по: [301]

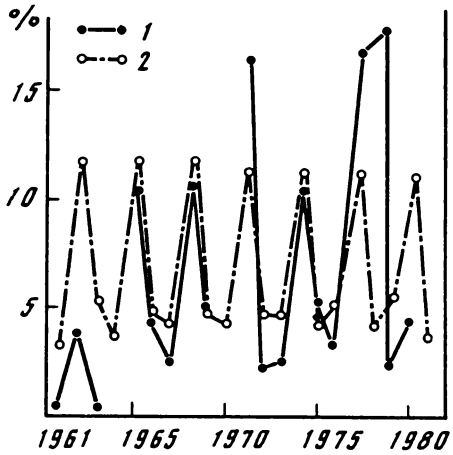


Рис. 4.8. Данные по динамике численности красно-серой полевки и аппроксимирующее их решение уравнения (4), по: [416]

1 — фактические; *2* — по модели

Значение r было получено усреднением данных по 10 из 21 года наблюдений и равно 2,238/мес. Значение K оценено как средний индекс численности за все годы наблюдений и равно 6,91. В итоге уравнение динамики численности Cl. rufocanus имеет вид

$$dN/Ndt = 2{,}238 \cdot (1 - N(t - 0{,}72)/6{,}91).$$

Начальный индекс численности $N(0)$ принят равным 2,54. Реальная и модельная динамики индексов численности приведены на рис. 4.8. Согласие их существенно хуже, чем при сравнении данных [360] и описания Р.Мэя [301].

Возвращаясь к использованию (4), заметим, что независимо от качества аппроксимации данных необходимо содержательно истолковать использование 9-месячного запаздывания. Сам Р.Мэй [301] пытался объяснить такое значение τ длительностью интервала между окончанием предыдущего и началом следующего периода размножения в районе, где были получены экспериментальные данные. Но коль скоро (4) справедливо, то не только скорость роста численности весной зависит от численности предыдущей осенью, но и скорость роста численности осенью зависит от численности 9 мес назад, т.е. зимой, что вряд ли можно объяснить. Остается еще одна возможность содержательной интерпретации значений τ, существенно бо́льших срока полового созревания, — принять значение τ, равным году. Такую величину запаздывания τ существенно проще истолковать содержательно. Действительно, при $\tau = 1$ год можно считать, что численность популяции в начале данного периода размножения определяет численность популяции в начале следующего, что "автоматически" ведет к зависимости численности в любой момент времени от численности год назад.

Именно такая величина запаздывания рассматривается в модели Д.Стирзакера [384]. При выводе уравнений динамики численности автор

предположил, что скорость роста популяции зависит не только от значения ее численности в некоторый момент $t - \tau$, но и от численности популяции хищников, а именно

$$dN/dt = h\,(N(t-\tau), t) - b \cdot P(t),$$

где $N(t)$— это численность популяции жертвы в момент t; $P(t)$ — численность популяции хищников в момент t. Предположим теперь, что численность популяции хищников также определяется численностью популяции жертвы в некоторый момент времени $t - \theta$, т.е. $P(t) = f(N(t-\theta), t)$. Тогда

$$dN/dt = h\,(N(t-\tau), t) - b \cdot f\,(N(t-\theta), t). \qquad (5)$$

Подробный анализ уравнения (5) проведен автором при τ равном θ и равном одному году с учетом периодического внешнего воздействия. Периодическое внешнее воздействие естественно вводить, добавляя к правой части (5) слагаемое вида $F \cdot \cos(\omega t)$. Здесь F — амплитуда внешнего воздействия; $T = 2\pi/\omega$ — его период. Жертвуя математической строгостью, вкратце опишем результаты.

Во-первых, у (5), так же как и у (4), имеются устойчивые периодические решения при $F = 0$, т.е. численность популяции может колебаться при отсутствии внешнего воздействия. Период этих колебаний меньше 4 лет. Во-вторых, если внешнее воздействие имеет период 4 года, т.е. $T = 4$ ($\omega = 2\pi/T = \pi/2$), а его амплитуда F превышает некоторое критическое значение, то у (5) возникают устойчивые вынужденные четырехлетние колебания. Их амплитуда существенно больше, чем амплитуда внешнего воздействия F, т.е. малое внешнее воздействие возбуждает большие колебания численности популяции. Если внешнее воздействие имеет период 1 год (смена сезонов), то амплитуда индуцированных им годичных колебаний на порядок меньше, чем у колебаний, индуцированных четырехлетним воздействием. Эти результаты позволяют Д.Стирзакеру объяснять наблюдаемые у грызунов трех-четырехлетние колебания большого размаха существованием внешнего периодического фактора небольшой амплидуты, действующего с периодом 4 года. Если амплитуда колебаний внешнего фактора становится меньше критической, то система переходит к собственным колебаниям, период которых меньше 4лет, а амплитуда невелика. При достаточно больших F внешнее воздействие возбуждает четырехлетние колебания большой амплитуды. Таким образом, мы наблюдаем то периодические четырехлетние колебания большого размаха, то колебания меньшего периода и размаха. К сожалению, из работы невозможно определить, насколько реальны те значения параметров, при которых справедливы описанные результаты.

Сходны по форме, но более реалистичны по предположениям модели, описанные в [377] и [8, 9]. Рассмотрим сначала модель Н.Х.Стенсета и Б.И.Антонсена [377].

Пусть $N(t)$ — плотность способных к размножению самок в момент t; p — доля фактически размножающихся самок; $q \cdot \Delta t$ — смертность; $b \cdot \Delta t$ — плодовитость (число потомков) размножающихся самок за

интервал Δt; S — выживаемость молодняка за период от момента зачатия до момента полового созревания. В этом случае численность способных к размножению самок в момент времени $t + \Delta t$ равна $N(t + \Delta t) = N(t) + 0{,}5 \cdot S \cdot N(t - T) \cdot b \cdot p \cdot \Delta t - q \cdot \Delta t \cdot N(t)$, где T — длительность интервала от момента зачатия до момента полового созревания. Отсюда

$$dN/dt = 0{,}5 \cdot S \cdot b \cdot p \cdot N(t - T) - q \cdot N(t). \quad (6)$$

Авторы предположили, что удельная смертность линейно возрастает с ростом текущей плотности $N(t)$, т.е. $q = q\ (N(t)) = q_0 + q_S \cdot N(t)$, а доля размножающихся самок линейно возрастает с ростом плотности в момент $t - T$, т.е. $p = p\ (N(t - T)) = p_0 + \pi \cdot N(t - T)$. То, что p зависит от $N(t - T)$, а не от $N(t)$, основано на предположении о том, что доля размножающихся самок зависит от плотности в момент зачатия, а интервал времени между последовательными пометами примерно равен длительности полового созревания. Подставляя эти зависимости в (6), получаем описание динамики численности способных к размножению самок

$$dN/dt = 0{,}5 \cdot b \cdot S \cdot (p_0 + \pi \cdot N(t - T)) \cdot N(t - T) - (q_0 + q_S \cdot N(t)) \cdot N(t). \quad (7)$$

Авторы изучают локальную устойчивость ненулевого равновесного решения (7) $N(t) = N^* = (0{,}5 \cdot b \cdot S \cdot p_0 - q_0)/(q_S + 0{,}5 \cdot b \cdot S \cdot \pi)$. Она определяется значениями $\alpha = (q_0 + 2 \cdot N^* \cdot q_S) \cdot T$ и $\beta = 0{,}5 \cdot (2 \cdot \pi \cdot N^* - p_0) \cdot b \cdot S \cdot T$. При $\alpha > 0$ решение $N(t) \equiv N^*$ неустойчиво и возможны незатухающие колебания численности периода $\leqslant 4 \cdot T$ (что в нашем случае составляет примерно 4–8 мес). При $\alpha < 0$ возможны колебания любого периода, в частности длительностью несколько лет. Однако $\alpha < 0$ лишь при $q_S < 0$, т.е. только в том случае, если с ростом численности выживаемость взрослых особей повышается. Авторы пытаются указать такие условия, но их объяснения очень искусственны. У (7) существование устойчивого цикла возможно и при наличии устойчивого равновесия, т.е. при $\alpha \geqslant 0$. Такая возможность не рассматривалась авторами вовсе. Мы считаем, что из результатов [377] к реальной ситуации применим лишь вывод, что при естественной интерпретации параметров период колебаний не превышает величины порядка полугода. Этот результат согласуется с известным для уравнения Хатчинсона, но получен в существенно более правдоподобных предположениях.

В более общем виде вопрос о размахе колебаний численности в одномерных моделях рассмотрен И.Е.Бененсоном [8, 9], в тех же предположениях, что и в [377], но для дискретного времени. Уравнение для динамики численности способных к размножению самок имеет в [9] вид

$$N_{t+1} = (R(N_t) \cdot \delta(N_t) + 1) \cdot \gamma(N_t) \cdot (N_t) = f(N_t) \cdot (N_t), \quad (8)$$

где $R(N_t)$ — число детенышей женского пола, приходящихся на одну размножающуюся самку; $\delta(N_t)$ — выживаемость молодняка за один временной шаг; $\gamma(N_t)$ — выживаемость взрослых за это время.

Для сравнения с предыдущей работой укажем, что $0{,}5Sbp = R\delta$, $\gamma = 1 - q\Delta t$. В отличие от [377] явной аналитической формы зависимости R, δ, γ

от (N_t) не предполагается. Принято лишь, что $R(N_t)$, $\delta(N_t)$, $\gamma(N_t)$ монотонно убывают с ростом (N_t).

Единичный временной шаг в модели имеет тот же порядок, что и величина запаздывания T в предыдущем уравнении и равен длительности беременности плюс длительность полового созревания. В [9] доказано, что небольшая амплитуда колебаний характерна для (8) независимо от конкретного вида функций $R(N_t)$, $\delta(N_t)$ и $\gamma(N_t)$. В зависимости от вида функций $R(N_t)$, $\delta(N_t)$ и $\gamma(N_t)$ в установившемся режиме (при $t \to \infty$) численность популяции либо стремится к постоянной величине, либо колеблется. В последнем случае отношение максимальной численности популяции к минимальной не превосходит величины $A = (R_0\delta_0 + 1)\gamma_0/(R_\infty\delta_\infty + 1)\gamma_\infty$, где R_0, δ_0, γ_0 — предельные значения функций $R(N_t)$, $\delta(N_t)$ и $\gamma(N_t)$ при $t \to \infty$, т.е. при очень низкой плотности, а R_∞, δ_∞, γ_∞ — предельные значения при $t \to \infty$ (при очень большой плотности).

Как указано в гл. 1, по результатам экспериментальных исследований можно принять, что выживаемость взрослых животных не зависит от плотности, т.е. $\gamma = \text{const}$. В этом случае $A = (R_0\delta_0 + 1)/(R_\infty\delta_\infty + 1)$. Если принять, что $R_\infty = \delta_\infty = 0$, то известные оценки параметров R_0 и δ_0 [12] дают значение $A < 3{,}5$. Таким образом, колебания численности не могут быть особенно велики при любых зависимостях интенсивности разножения от плотности популяции.

Для того чтобы в модели возникали колебания, необходимо, чтобы функции $R(N_t)$ и $\delta(N_t)$ достаточно сильно менялись при изменении плотности популяции. Достаточное условие отсутствия колебательных решений имеет вид

$$df/dN > -2/(\gamma_0(R_0\delta_0 + 1) \cdot N^*) \tag{9}$$

для всех N из интервала $(\gamma_\infty(R_\infty\delta_\infty + 1) \cdot N^*, \gamma_0(R_0\delta_0 + 1) \cdot N^*)$.

Итак, наблюдаемые зависимости демографических параметров от плотности в классе моделей, оперирующих с общей численностью популяции, не могут привести к флуктуациям численности большой амплитуды. Примем в качестве гипотезы, что такое утверждение справедливо и для более общих описаний и рассмотрим его справедливость на моделях, учитывающих возрастную, иерархическую и пространственную структуру популяции.

4.2. МОДЕЛИ, УЧИТЫВАЮЩИЕ ВОЗРАСТНУЮ И ИЕРАРХИЧЕСКУЮ СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦИИ

При учете популяционной структуры основой для описания динамики численности являются модель Лесли [280, 281]. Если популяционные параметры выделенных структурных групп не зависят от плотности, то в первом приближении численность каждой структурной группы популяции возрастает (убывает) в геометрической прогрессии, как и при описании (1).

Рассмотрим сначала использование моделей, не учитывающих действие механизмов плотности регуляции.

С.С.Шварц с соавт. [107] рассмотрели модель динамики численности

популяции, разделенной на когорты (гл. 1). Целью исследования было определение роли разных когорт в формировании популяционной структуры. В разных вариантах расчетов рассматривались четыре или пять когорт, отличающихся по числу детенышей в пометах и выживаемости. От плотности параметры модели не зависят. Все демографические характеристики были оценены по данным полевых экспериментов по изучению динамики лесной мыши A. silvaticus в год спада численности. Поэтому численность модельной популяции и каждой отдельной генерации убывала от года к году в геометрической прогрессии, уменьшаясь за год примерно в 3 раза. Основное внимание в работе уделено рассмотрению стабильной возрастной структуры популяции. В частности, при различных предположениях о ходе демографических процессов летом (перерывы в летнем размножении, раннее прекращение размножения и т.д.) наблюдаемые в модели изменения популяционной структуры качественно сходны с наблюдаемыми у M. oeconomus в Субарктике [86]. Вместе с тем в работе результаты моделирования излишне абсолютизируются. Например, делается вывод о том, что любое исследованное изменение демографических параметров приводит к перестройке популяционной структуры. Такой вывод справедлив лишь для моделей с независимыми от плотности параметрами. Поэтому его нельзя переносить на реальные ситуации.

Сходная модель рассматривалась нами [13, 17] для сравнения чистой кратности прироста численности за год популяций красной полевки Cl. rutilus и лесного лемминга Myopus schisticolor, занимающих сходные биотопы, но различающихся по интенсивности размножения. В условиях горного массива Иремель (Южный Урал),где велись наблюдения за демографией обоих видов, численность красной полевки колеблется с периодом 3 года, а численность лесного лемминга меняется очень мало. Для каждого вида мы оценивали чистую кратность прироста численности за год R. Если эта величина близка к 1, то численность популяции меняется мало, если популяция колеблется, то в годы подъема численности $R > 1$, а в годы спада $R < 1$. Для лесного лемминга следовало ожидать именно $R \cong 1$, так как его численность мало менялась в годы наблюдений. Длительность периода размножения у обоих видов в условиях Иремеля не превосходит 4 мес, поэтому в модели учитывались перезимовавшие особи, их потомки (когорта K_1). а также когорты K_2 и K_3. Информации по выживаемости каждого вида мы не имели и поэтому приняли, что выживаемости особей одних и тех же возрастных групп у обоих видов равны. При равенстве параметров размножения и гибели необычная система определения пола у лесного лемминга [213] приводит к сдвигу соотношения полов в пользу самок (до уровня примерно 0,6:0,4) и, следовательно, к потенциально большему значению R для этого вида. Однако у лесного лемминга на месяц более короткий период размножения, чем у красной полевки, и ниже доля участвующих в размножении самок летних генераций. В итоге, несмотря на избыток самок, при равных параметрах выживаемости значение R за год у лесного лемминга примерно в 2 раза ниже, чем у красной полевки. Более того, при правдоподобных значениях выживаемости (80–90% в 1 мес для размножающих-

ся особей и 40–60% в 1 мес для молодняка) кратность прироста численности за год у M. schisticolor близка к 1, т.е. численность популяции за год действительно не может возрасти или снизиться сколько-нибудь существенно. Для красной полевки при той же выживаемости $R \cong 2$, и численность этого вида колеблется по годам.

Описанные в гл. 1 механизмы плотностно-зависимой регуляции прямо интерпретируются в рамках моделей, учитывающих популяционную структуру.

В наиболее общем виде рассмотрение роли плотностных механизмов регуляции следует вести, не задавая параметрического вида плотностных зависимостей. Этот подход был впервые реализован А.Н.Колмогоровым [262] при изучении модели типа хищник–жертва и в настоящее время очень популярен [83]. Нами были рассмотрены эффекты двух наиболее часто наблюдаемых зависимостей (см. Приложение): снижение доли беременных среди половозрелых самок и увеличение смертности молодняка при увеличении плотности половозрелых самок. Наиболее простой вариант модели мы уже рассмотрели в предыдущем параграфе. Теперь опишем более сложную модель, выделив в популяции неполовозрелых и половозрелых особей. Обозначим символом $x(t)$ численность неполовозрелых, а $y(t)$ — численность половозрелых особей в популяции в момент времени t, α — доля способных забеременеть половозрелых самок; δ — выживаемость неполовозрелых особей; ε — доля созревающих неполовозрелых особей, γ — выживаемость половозрелых особей. Все параметры рассматриваются за один временной шаг, равный средней длительности беременности (20–30 дней). Пусть R — среднее число детенышей в помете. Примем, что $\alpha = \alpha(y_t)$, $\delta = \delta(y_t)$ и функции $\alpha(y_t)$ и $\delta(y_t)$ монотонно убывают с ростом y_t, т.е. при увеличении плотности половозрелых особей доля участвующих в размножении самок и выживаемость молодняка монотонно убывают. По Г.Буяльской [150], естественно считать, что при низкой численности популяции $\alpha(y_t)$ и $\delta(y_t)$ практически постоянны, а затем начинают ощутимо убывать. В принятых предположениях динамика численности популяции в течение периода размножения может быть описана следующей системой уравнений

$$\begin{aligned} x_{t+1} &= \delta(y_t)\,\varepsilon x_t + R\,\alpha(y_t) y_t, \\ y_{t+1} &= \delta(y_t)\,(1-\varepsilon)\,x_t + \gamma y_t. \end{aligned} \tag{10}$$

Хорошо известно, что при выборе разных $\alpha(y_t)$, $\delta(y_t)$ в моделях типа (10) могут быть реализованы разные динамические режимы. Решения могут стабилизироваться, стремиться к устойчивым колебаниям разных периодов, возможны также апериодические колебания разной амплитуды (хаос) [105, 327]. Однако можно доказать, что независимо от конкретного вида зависимости доли размножающихся самок и выживаемости молодняка от плотности размножающихся особей у любых решений (10) амплитуда колебаний невелика. Точные оценки приведены в работе (9). Их значения при $R = 3$–4, $\alpha(0) = 1$, $\delta(0) = 0{,}6$–$0{,}8$, $\alpha_\infty = \delta_\infty = 0$ приводят к соотношению максимального и минимального значений плотности попу-

ляции, равному 3–5, независимо от значения ε. Таким образом две рассмотренные зависимости не могут привести к существенным колебаниям численности видов, занимающих небольшие ограниченные территории. Более того, колебания численности изолированной группы возможны в рамках принятых предположений только при достаточно резком изменении доли размножающихся самок или выживаемости молодняка при изменении плотности половозрелых особей. В известных экспериментах при изменении плотности эти параметры меняются достаточно медленно (Приложение), и учет в модели близких к наблюдаемым $\alpha(y_t)$, $\delta(y_t)$ приводит к стабилизации численности группы.

При учете зимнего перерыва в размножении введение в модели зависимостей популяционных параметров от плотности может в принципе привести к колебаниям весенней плотности большой амплитуды. Размах колебаний численности весной зависит от описания зимней смертности и определяется, в основном тем, какие особи могут пережить зиму. По этому вопросу в литературе единого мнения нет. В ряде работ предполагается, что до следующего сезона размножения могут дожить только особи последней когорты, в других случаях утверждается, что пережить зиму могут только ни разу не размножавшиеся в данном году особи и т.д. (гл. 1). Эти представления достаточно близки и при медленном изменении параметров при изменении плотности приводят к стабилизации численности во всех случаях. Однако при чутких зависимостях параметров от плотности в течение периода размножения вполне правдоподобные описания зимней смертности могут обусловить колебания численности любого размаха. Рассмотрим крайний пример. Пусть до следующей весны могут дожить только особи последней (для определенности третьей) когорты. Несложно вообразить ситуацию, в которой к моменту формирования этой когорты плотность настолько высока, что самки вообще не участвуют в размножении. В этом случае третья когорта не формируется, и к следующей весне популяция исчезнет. Приведенное рассмотрение предельно утрированно, но показывает необходимость достаточно подробного описания зимней смертности, что вряд ли может быть реализовано в рамках аналитических моделей.

Рассмотрим более подробные имитационные модели, которые учитывают различия в смертности животных разных когорт. В рассматриваемых ниже моделях принято, что все дожившие до весны особи равнозначны. В таком предположении численность популяции в начале следующей весны целиком определяется численностью в начале весны данного года. Обозначим численность популяции в начале весны года T символом N_T. Для решения вопроса о характере годичной динамики численности в модели нам будет достаточно знать зависимость

$$N_{T+1} = RF(N_T) \text{ [11]}. \tag{11}$$

Стохастическая модель динамики численности популяции, в которой действуют механизмы эндогенной регуляции размножения, а зимняя выживаемость особей разных генераций различна, изучена в работе [11]. Рассмотрим эффект следующих механизмов.

1. Увеличение средней длительности интервала между последовательными пометами у размножающихся самок.

2. Увеличение смертности неполовозрелых особей.

3. Увеличение средней длительности интервала времени между моментом рождения и переходом в группу размножающихся особей (длительности полового созревания).

В модели животные разделены на восемь групп: 1) детеныши, зависящие от матери; 2–3) неполовозрелые самостоятельно существующие самцы (самки); 4–5) половозрелые самцы (самки), не участвующие в размножении; 6) размножающиеся самцы; 7) беременные самки; 8) яловые в данный момент самки, способные к размножению.

Оценки демографических параметров были взяты из работ Т.В. Кошкиной с соавт. [53, 56]. Для имитации естественной изменчивости параметров они заданы в модели не в виде средних величин, а в виде дискретных распределений. Случайные колебания параметров имитировали по методу Монте-Карло [96]. Случайная изменчивость демографических параметров учитывалась в модели для того, чтобы проверить, остаются ли возможные эндогенные колебания заметными на ее фоне. Ранее на этой же модели было показано, что случайные колебания демографических параметров при одних и тех же начальных условиях обусловливают примерно 40% изменчивости численности популяции в течение года [40], поэтому колебания численности считали существенными только тогда, когда они превышали эту величину. Использованные при расчетах значения параметров приведены в табл. 4.2. В модели учитывали емкость среды, которую задавали через критическую плотность размножающихся особей. Эта величина ($N_{кр}$) была принята равной 90 экз., что для ситуации, в которой были получены оценки демографических параметров, соответствует рассмотрению изолированного участка площадью 4–5 га [56]. Итак, до начала следующего периода размножения могут дожить только особи, родившиеся после 25 июля.

Обозначим символом N_t плотность размножающихся особей в момент t. При $N_t \leqslant N_{кр}$ значения параметров не менялись, при $N_t > N_{кр}$ смертность неполовозрелых особей за день возрастала в λ_t раз, средний возраст, в котором наступает половое созревание, увеличивается на τ_t дней, средняя величина промежутка между пометами увеличивается на θ_t дней, где $\lambda_t = 1 + 0{,}001\ (N_t - N_{кр})$, $\tau_t = N_t - N_{кр}$, $\theta_t = N_t - N_{кр}$. Как видно, зависимости демографических параметров от плотности были специально выбраны предельно "чуткие", т.е. малые изменения плотности приводили к резким изменениям плотностно-зависимых параметров.

В то же время получающиеся при модельных расчетах значения длительностей межродового промежутка, периода полового созревания и выживаемости молодняка не превышали указанных в работах Т.В.Кошкиной с соавт. [53, 56] диапазонов изменчивости этих параметров.

В работе Т.В.Кошкиной [56] для популяции черневой тайги предгорьев Салаирского кряжа отмечаются две из трех рассмотренных зависимостей: замедление полового созревания и увеличение длительности промежутков между пометами при повышенной плотности. Введение их в модель привело к статистически значимым колебаниям плотности модельной популяции, качественно совпадающим с динамикой индексов относительных

Таблица 4.2

Значения демографических параметров, принятые при расчетах на модели

Параметр		Значение				
Период размножения (интервал, в течение которого самка может забеременеть)		130 дней, с 10.05 по 20.07				
Интенсивность включения самок в размножение весной (с 10.05 по 30.05)	Дата Вероятность покрытия к данному моменту	15.05 25%	20.05 70%	25.05 90%	30.05 100%	
Срок беременности		20 дней				
Распределение пометов по величине	Величина помета Доля пометов данной величины	1–5 10%	6 20%	7 35%	8 20%	9–10 15%
Доля самок среди новорожденных		50%				
Минимальный срок полового созревания		22 дня				
Интенсивность полового созревания	Возраст в днях Вероятность созреть к данному возрасту	32 50%	42 90%	52 100%		
Вероятность покрытия яловой самки	Время с момента перехода в группу яловых Вероятность покрытия за это время	2 25%	3 60%	4 80%	5 95%	6 100%
Вероятность гибели для особей разных групп в течение периода размножения	Номер группы Вероятность гибели	1–3 70% за 21 день	4–5 20% в 1 мес	6–8 8% в 1 мес		
Вероятность гибели зимой		8% в месяц				

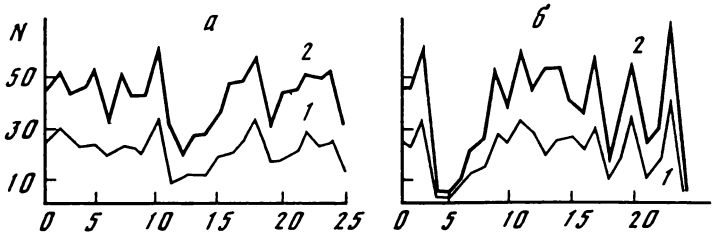


Рис. 4.9. Динамика плотности модельной популяции по годам

а — зависимость скорости полового созревания и длительность промежутка между пометами от плотности; *б* — зависимость длительности промежутка между пометами от плотности; *1* — плотность самок перед началом размножения; *2* — общая плотность популяции перед началом размножения

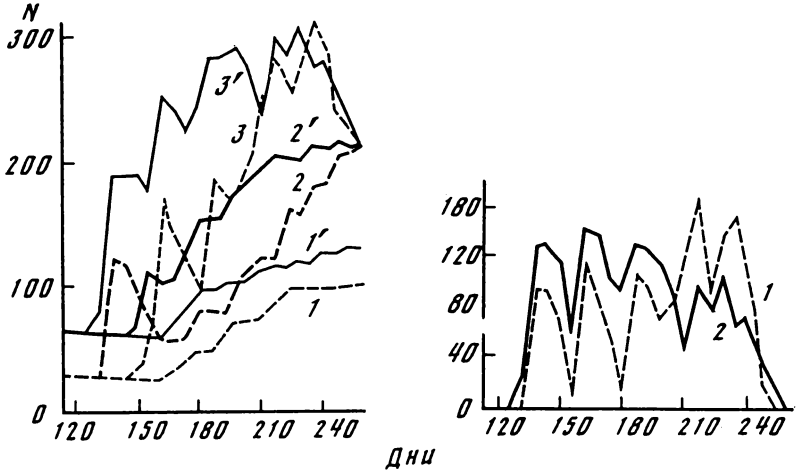


Рис. 4.10. Динамика плотности размножающихся особей (*1, 1'*),особей старше 14 дней (*2, 2'*) и общей плотности (*3, 3'*)

Весенняя плотность популяции: *1—3*— низкая; *1'—3'* — высокая

Рис. 4.11. Динамика плотности особей моложе 14 дней в модели

Весенняя плотность: *1* — низкая; *2* — высокая

уловов, приведенных в [56] для участков черневой тайги и смешанного леса (рис. 4.9). Как и в полевых исследованиях, наиболее изменчива плотность перезимовавшей части популяции. В рассматриваемом варианте она колебалась от 19 до 67 особей. Максимальная плотность особей более чем двухнедельного возраста (т.е. тех, которые попадаются в ловушки) варьировала от 70 до 250 особей. При этом максимальная плотность коррелирует с весенней только при низкой весенней плотности, что соответствует наблюдениям в природе [78].

Для того чтобы понять причины возникновения в модели таких флуктуаций численности, рассмотрим модельную динамику численности в годы, в которых плотность самок к началу периода размножения принимает минимальное, максиамльное и промежуточное значения (рис. 4.10). При относительно низкой весенней плотности самок (до 15 экз.) емкость среды

не превышается в течение всего лета, плотностные зависимости не проявляются и максимальная плотность пропорциональна весенней, а все пять сезонных когорт, возможных при введенной длительности периода размножения, отчетливо проявляются в кривой годичной динамики (рис. 4.10, 4.11) [41].

В случае, если весенняя плотность самок превышает 30 экз., критическая плотность достигается вскоре после начала размножения особей из K_0. После этого во второй и последующих когортах рождается относительно меньше детенышей, чем при более низких весенних плотностях (рис. 4.10, 4.11), а сами генерации проявляются относительно хуже. К концу периода размножения доля особей из K_3 в популяции составляет 15–20% (против 50–60% при низкой весенней плотности). Поскольку в модели принято, что до следующей весны могут дожить только особи, родившиеся во второй половине лета [106], то при высокой осенней плотности в текущем году весенняя плотность к следующему году падает в 2 раза (например, при переходе от года 10-го к году 11-му или от года 18-го к году 19-му (рис. 4.9)).

В промежуточном случае (15–30 самок весной) момент заполнения емкости среды существенно варьирует. Поэтому весенняя численность следующего года может быть разной при сходных режимах динамики в текущем году (рис. 4.12, *а, б, в*). При этом уровень максимальной плотности не связан с весенней. Большая вариабельность популяционных параметров, введенная в модель, приводит к значительной изменчивости промежутка между последовательными годами пиков численности. В тех вариантах модели, в которых наблюдаются флуктации плотности, с дос-

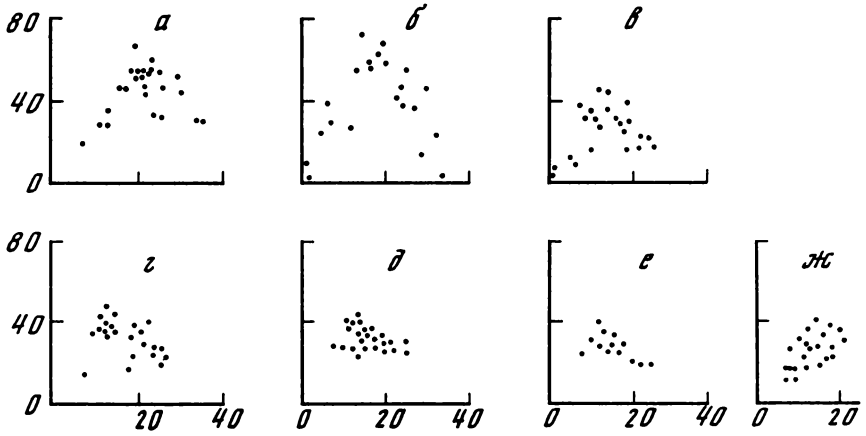


Рис. 4.12. Зависимость плотности популяции весной следующего года от плотности популяции весной текущего года для модельных вариантов

От плотности зависят: *а* — промежуток между пометами и скорость полового созревания, $N_{кр}$ = 90; *б* — промежуток между пометами, $N_{кр}$ = 90; *в* — все три рассматриваемых параметра, $N_{кр}$ = 90; *г* — скорость полового созревания и смертность молодняка, $N_{кр}$ = 90; *д* — смертность молодняка, $N_{кр}$ = 90; *е* — промежуток между пометами и скорость полового созревания, $N_{кр}$ = 45; *ж* — промежуток между пометами, $N_{кр}$ = 90; смертность особей в группах 4—8 увеличена в 1,5 раза

таточной определенностью предсказывается лишь спад плотности после года пика (рис. 4.12, *а*, *б*, *в*, *г*).

Как указывалось в гл. 1, изучение динамики численности в природных и искусственных популяциях обнаруживает различные сочетания трех введенных зависимостей популяционных параметров от плотности. Результаты изучения их роли приведены на рис. 4.9 *б* и рис. 4.12. Видно, что флуктуации численности сохраняются и даже увеличиваются в случае учета зависимости от плотности промежутка между последовательными пометами у размножающихся самок. В варианте, в котором учитывалась только эта зависимость, за 24 года счета наблюдались три пика численности с промежутками в 14,3 и 3 года, а размах колебаний весенней плотности от 2 до 70 особей, общей — от 10 до 262.

При введении механизмов регуляции, изменяющих параметры неразмножающейся части популяции (смертность особей первой–пятой групп и скорость полового созревания молодняка) колебания сохранились, но размах их существенно уменьшился. Учет зависимости от плотности только выживаемости молодняка приводит к стабилизации весенней плотности (рис. 4.12, *ж*, *з*).

Для изучения влияния на размах колебаний уровня критической плотности мы снизили $N_{кр}$ до 45 особей в варианте, в котором от плотности зависят скорость полового созревания и промежуток между пометами. В результате весенняя плотность колебалась в интервале 18–38 особей, что близко к размаху случайных флуктуаций (рис. 4.12, *и*).

Таким образом, введение зависимости от плотности промежутка между пометами и скорости полового созревания приводит при достаточно высоком уровне критической плотности к флуктуациям весенней плотности. Зависимость от плотности смертности молодняка приводит к стабилизации весенней плотности от года к году, а совместно с другими зависимостями уменьшает амплитуду возникающих колебаний.

Заметим, что существенное влияние на режимы модельной динамики оказывает введенное в модель ограничение на максимальную длительность жизни особей. В модели до начала следующего сезона размножения могут дожить лишь особи, родившиеся после 25 июля, т.е. максимальная длительность равна половине летнего сезона в год рождения плюс следующие зима, лето и еще одна зима. Если сдвигать выделенную дату переживания ближе к концу сезона размножения, то, как мы рассматривали в утрированном примере выше, амплитуда колебаний возрастает, а если к началу сезона размножения, то уменьшается. Дата переживания выбрана нами 25 июля на основании того, что в этом случае мы можем учесть два указанных выше предположения: переживают зиму особи, не размножавшиеся в данном году, или особи последних когорт.

Размах колебаний плотности, полученный в модели, особенно варианты на рис. 4.9, хорошо согласуются с описанными для черневой тайги предгорьев Салаирского кряжа, послужившей нам источником исходных данных. Как и в природной популяции, при расчетах на модели существенно варьирует весенняя плотность, а уровень плотности осенью оставался, как в природе [78], примерно постоянным от года к году.

Получающиеся зависимости численности популяции в начале года $T + 1$

от численности в начале года T (рис. 4.12) позволяют объяснить, почему в разных популяциях, обитающих в местообитаниях с мало меняющимися от года к году внешними условиями, могут наблюдаться разные типы динамики численности. Мы уже указывали в разд. 4.1, что при $F(N_T)$, имеющих "горб", у уравнения (11) существуют три типа траекторий, сменяющих друг друга с ростом значения R. При малых R значение N_T стабилизируется, затем начинает колебаться с периодом и амплитудой, растущими с увеличением R, а дальнейшее увеличение R приводит к хаотическому режиму — колебаниям, амплитуда которых также возрастает с ростом R, но период которых непостоянен [92]. Получающиеся в численных экспериментах функции $F(N_t)$ имеют максимум внутри промежутка изменения и убывают к его концам (рис. 4.12, *а, б, в, г*). Значение параметра R, при котором происходит изменение типов траекторий, зависит от конкретного вида функции $F(N_T)$,который определяется введенными зависимостями популяционных параметров от плотности. В частности, при учете в модели зависимости от плотности промежутка между пометами пороговое значение R минимально среди всех вариантов.

Итак, уравнение (11) описывает популяционную динамику с помощью двух различных по своей природе параметров: чистой относительной кратности прироста плотности от весны до весны, отражающей максимально возможный при данных условиях внешней среды репродуктивный потенциал популяции, и $F(N_T)$ — функции, отражающей зависимость демографических параметров популяции от плотности в течение периода размножения. Условия местообитания определяют значение R. В результате при одних и тех же механизмах плотностно-зависимой регуляции могут наблюдаться разные типы динамики численности. В менее благоприятных условиях среды из-за повышенной смертности, сокращения периода размножения и т.п. значение R может находиться в области, соответствующей стабилизации плотности перед началом размножения. При улучшении условий в системе возникают колебания, период которых варьирует из-за изменений среднего значения R.

Подобное объяснение хорошо согласуется с экспериментальными данными. В черневой тайге в оптимальных для красной полевки условиях и во вторичных смешанных лесах, где условия близки к оптимальным, наблюдаются 3–5-кратные колебания весенней плотности. В островном лесу из-за повышения общего уровня смертности полевок [56] коэффициент R чистого относительного прироста за год был ниже, чем в черневой тайге, и можно полагать, что наблюдаемые малые изменения весенней плотности не были обусловлены плотностно-зависимыми механизмами. Это подтверждается расчетами на модели. В варианте, где коэффициенты смертности половозрелых особей увеличены в 1,5 раза относительно указанных в табл. 4.2, колебания весенней плотности отсутствуют при введении плотностно-зависимых механизмов регуляции.

Подобным образом можно объяснить и полевые наблюдения других авторов, рассмотренные в гл. 2. В частности, в [136] получено, что при улучшении кормовых и защитных условий местообитания наблюдаются три типа динамики M. ochrogaster: непостоянные поселения, характерные для плохих условий, поселения с низкой стабильной плотностью и

поселения с более высоким средним уровнем плотности, колеблющимся от года к году, а в [171] показано, что амплитуда колебаний плотности M. ochrogaster увеличивается при переходе от дикой прерии к зарослям пырея и посадкам люцерны.

Эти результаты позволяют предположить, что наблюдающиеся в природе значения чистого относительного прироста за год порождает все три типа траекторий уравнения (11), и эта модель может описывать динамику весенней численности изолированного локального поселения полевок. В ней R определяется условиями внешней среды в данном году, а характер зависимости популяционных параметров от плотности в течение периода размножения — $F(N_T)$ — постоянный год от года. Такое описание объясняет возникновение в популяции колебаний плотности при достаточно длительном сохранении благоприятных условий и ее стабилизацию при их ухудшении, а также различные типы динамики популяций одного вида в разных биотопах.

Рассмотрим роль случайных колебаний параметров в определении динамики модельной популяции. Для выяснения эффекта собственно механизмов регуляции мы рассмотрели детерминистский вариант описанной модели. В нем структура популяции упрощена: учитываются только две группы особей — размножающиеся и неразмножающиеся, которые разделены на возрастные классы.

От плотности в модели зависят средняя длительность срока полового созревания θ, средний интервал между последовательными пометами τ и средняя выживаемость молодняка δ. Эти величины меняются при изменении плотности по тем же формулам, что и в предыдущем рассмотрении:

$$\begin{aligned} \theta(N_t) &= \theta_0 + \max(N_t - N_{кр}, 0), \\ \tau(N_t) &= \tau_0 + \max(N_t - N_{кр}, 0), \\ \delta(N_t) &= \delta_0 + 0{,}001 \cdot \max(N_t - N_{кр}, 0), \end{aligned} \tag{12}$$

где N_t — плотность размножающихся особей в момент времени t; θ_0, τ_0, δ_0 — средние значения параметров θ, τ, δ при плотности популяции меньшей емкости среды.

Анализ результатов модельных расчетов в целом привел к тем же результатам, что и стохастический вариант модели. Однако нижний предел весенней плотности во всех случаях не ниже 15 особей и поэтому размах колебаний весенней плотности не превышает трех крат. На этом основании мы считаем полученное в стохастическом варианте модели значение весенней численности, равное 2 экз., случайным выбором (см. рис. 4.9).

Рассмотрение детерминистского варианта выявляет еще один принципиальный момент, который не мог быть обнаружен ранее. На рис. 4.13 приведена зависимость плотности в начале текущего лета N_{T+1} от плотности в начале предыдущего лета N_T для рассмотренных значений параметров. Как видно, при изученных "чутких" зависимостях параметров от плотности зависимости эти негладкие и немонотонные — небольшие изменения N_T приводят к существенным изменениям в значениях N_{T+1}

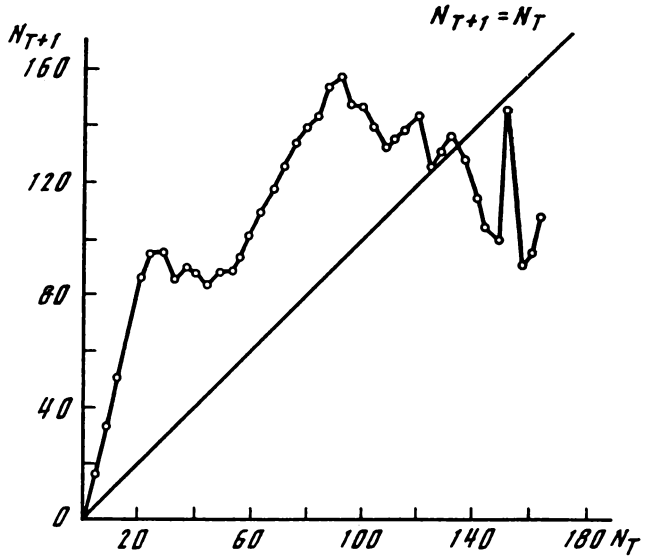


Рис. 4.13. Зависимость численности перед началом размножения в году $T + 1$ от численности перед началом размножения в году T для детерминистского варианта модели

(рис. 4.13). Причины их возникновения мы рассмотрим несколько позже. Негладкость и немонотонность зависимости $N_{T+1} = R \cdot F(N_T)$ содержательно означает, что при "чутких" обратных связях точно предсказать численность изолированной группы на следующий год нельзя даже при знании всех плотностных зависимостей и отсутствии случайных колебаний параметров.

Очень сходна с описанной модель Н.Х.Стенсета и др. [380]. В ней также учитываются три возможных механизма плотностной регуляции: увеличение длительности межродового интервала, длительности полового созревания и смертности неразмножающихся особей при увеличении плотности популяции. В модели учитываются только самки, которые разделены на те же группы, что и в [11]: 1) находящиеся в гнезде (Y), 2) не имеющие участков молодые животные (X), 3) животные в "процессе" созревания (N_s), 4) беременные самки (N_p), 5) сексуально активные, но не беременные в данный момент самки (N_{np}). В каждой группе животные разделены на возрастные классы по времени нахождения в группе. Временной шаг модели — 10 дней. Животные 3–5 групп могут обладать непересекающимися индивидуальными участками. Емкость среды интерпретируется как максимально возможное число участков размножающихся самок на единице площади и поэтому предполагается ограниченной.

В отличие от предыдущей начало размножения весной в модели [380] зависит от весенней плотности популяции и при повышении плотности к фиксированному сроку начала размножения добавляется величина $T_w = a_2 \cdot X/K$, где X — общая плотность в конце зимы, когда все особи неполовозрелые; K — емкость среды, $a_2 > 0$. Обозначим индексом i i-той

возрастной класс. Учет ограниченной емкости среды формализован в модели следующим образом. Если

$$\sum_{i=1}^{i_{max}} N_p^i + \sum_{i=1}^{i_{max}} N_{np} + \sum_{i=1}^{i_{max}} N_s^i < K,$$

то животные из старшего возрастного класса группы X переходят в младший возрастной класс группы N_s; если это условие не выполняется, то время нахождения в группе X (длительность полового созревания) увеличивается на величину , $T_{sa} = \min(a_2, T_1)$, где

$$T_1 = a_2 \left(\sum_{i=1}^{i_{max}} N_s^i + X \right) / \left(K - \sum_{i=1}^{i_{max}} N_p^i - \sum_{i=1}^{i_{max}} N_s^i \right).$$

Интервал между последними родами и началом следующей беременности (T_a) определяется как

$$T_a = \min(\max(1, T_2), 50), \text{ где } T_2 = a_2 \left(\sum_{i=1}^{i_{max}} N_p^i + \sum_{i=1}^{i_{max}} N_{np}^i \right) / K.$$

Выживаемость нетерриториальных особей в модели снижается с ростом плотности, но конкретный вид зависимости не указан. В модели принято, что величина помета и выживаемость особей, обладающих индивидуальными участками, от плотности не зависит. Результаты модели описаны достаточно кратко, но основной результат тот же, что и в [11]: стабилизация численности в одних вариантах или колебания с амплитудой не более 2–2,5 крат — в других (рис. 4.14).

В рассмотренных моделях влияние внешних условий авторы учитывали в неявном виде, рассматривая различные значения популяционных параметров. В работе В.Н.Лопатина, М.Р.Д.Магомедова [64], которые построили модель динамики численности популяции малого суслика в полупустыне, сделана попытка явного учета качества кормовой базы. Рассмотрены следующие зависимости, которые оценены по реальным данным. Уменьшение доли размножающихся особей с ростом плотности

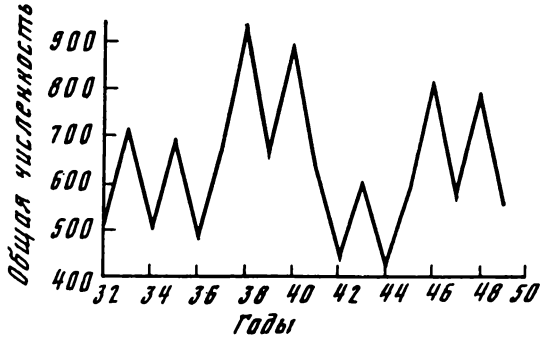


Рис. 4.14. Динамика численности модельной популяции,по: [380]

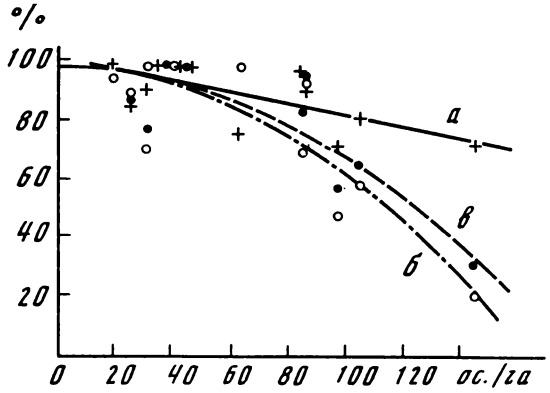


Рис. 4.15. Зависимость плодовитости самок от плотности популяции, по: [64]
а — взрослые самки старше одного года; *б* — самки в возрасте до года; *в* — все самки вместе

популяции

$$p = 98{,}1 - 0{,}003\ n_b^2 \pm 1\ (r = -0{,}88 \pm 0{,}15), \qquad (13)$$

где p — доля участвующих в размножении животных; n_b — общая плотность популяции после выхода из спячки (рис. 4.15).

Заметим, что для данных [64] доля участвующих в размножении взрослых особей (старше одного года) не коррелирует с их плотностью ($r = 0{,}42 \pm 0{,}28$). Не коррелирует с плотностью популяции и плодовитость животных ($r = 0{,}21 \pm 0{,}31$). Выживаемость молодняка за лето (υ) рассматривается в работе как функция от числа молодых животных, приходящихся на единицу корма, и количества корма как такового:

$$\upsilon = 100/(6{,}06 \cdot 10^7 \cdot (n_j/100 \cdot h)^{6{,}47} + (1 - \exp(-2{,}64 \cdot 10^{-3} \cdot h))^{-1} \pm 4{,}9, \qquad (14)$$

где n_j — число родившихся в данном году молодых; h — урожай корма за текущий год (ц/га). Коэффициент корреляции исходных данных и значений выживаемости, вычисленных по (14), очень высок — $r = 0{,}99 \pm 0{,}05$. Зависимости выживаемости υ от числа родившихся молодых при разных h приведены на рис. 4.16. На рисунке ясно, зачем выбрана громоздкая форма (14): при малых плотностях выживаемость почти постоянна, а затем убывает. При этом чем выше кормообеспеченность, тем выше критическое значение плотности, при которой выживаемость начинает быстро убывать.

Как и следовало ожидать, число животных, залегающих в спячку (n_3), пропорционально урожаю корма в данном году (рис. 4.17):

$$n_3 = 15{,}6 \cdot h - 30{,}3 \pm 47{,}8\ (r = 0{,}85 \pm 0{,}23), \qquad (15)$$

Число вышедших из спячки животных коррелирует с урожаем кормов предыдущего года:

$$n_b' = 6{,}86hp - 13{,}5 \pm 17{,}7\ (r = 0{,}88 \pm 0{,}20). \qquad (16)$$

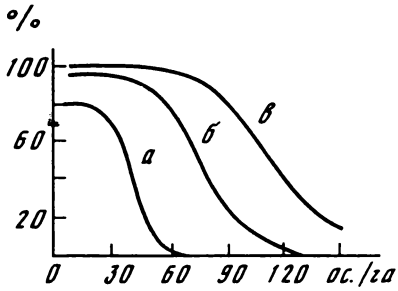
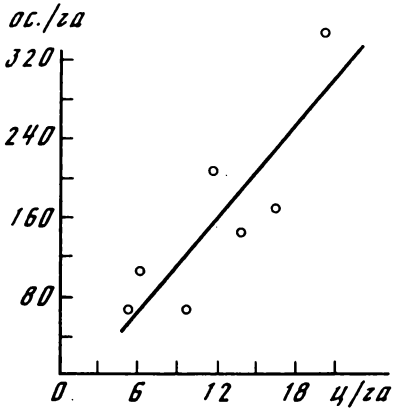


Рис. 4.16. Схематическое представление принятой в модели зависимости выживаемости самок от обеспеченности кормом и плотности взрослых особей при разных запасах корма, по: [64]

а — 6 ц/га; *б* — 12 ц/га; *в* — 18 ц/га



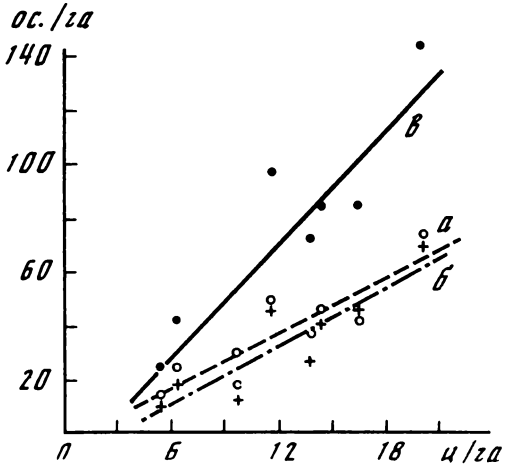


Рис. 4.17. Зависимость плотности популяции перед залеганием в спячку от урожая кормов текущего года, по: [64]

Рис. 4.18. Зависимость плотности популяции после выхода из спячки от урожая кормов предыдущего года, по: [64]

а — самцы; *б* — самки; *в* — все животные вместе

Из зависимости (16) следует, что при обеспеченности кормом меньше, чем 3 ц/га, животные не могут пережить зиму (рис. 4.18), так как в этом случае $n_b' \leq 0$. С другой стороны, ясно, что если корма в данном сезоне размножения достаточно много, то выживаемость зимой не зависит от урожая кормов. В этом случае естественно предполагать, что численность вышедших из спячки особей коррелирует с числом ушедших в спячку животных.

По имеющимся данным число вышедших из спячки особей от числа залегших в спячку зависит линейно:

$$n_b'' = 2{,}11 + 0{,}43 \cdot n_3 \pm 0{,}39, \ (r = 0{,}99 \pm 0{,}66). \qquad (17)$$

В результате мы имеем два способа определения численности популяции весной: по урожаю кормов предыдущего года (16) и по числу

особей, ушедших в спячку (17). Авторы естественным образом объединили (16) и (17) и приняли, что число вышедших из спячки животных определяется минимальной из величин n_b' и n_b'', т.е. $n_b = \min(n_b', n_b'')$.

Уравнения модели имеют вид

$$n_1(t+1) = f_1 \cdot n_4(t),\ n_2(t+1) = f_2 \cdot n_1(t),\ n_3(t+1) = f_2 \cdot n_2(t) + f_8 \cdot n_7(t),$$

$$n_4(t+1) = f_4 \cdot n_3(t),\ n_5(t+1) = f_5 \cdot n_4(t),\ n_6(t+1) = f_6 \cdot n_5(t),\ n_7(t+1) = f_7 \cdot n_6(t),$$

где n_1 — плотность родившихся особей; n_2 — плотность сеголеток перед залеганием в спячку; n_3 — плотность особей, залегающих в спячку; n_4 — число особей, вышедших из спячки; n_5 — плотность в начале вегетации растительности; n_6 — плотность взрослых особей при рождении молодняка; n_7 — плотность взрослых особей при залегании в спячку; f_1 — число детенышей, рождающихся на одну взрослую особь. По (13) авторы приняли, что

$$f_1 = (0{,}981 - 0{,}3 \cdot 10^{-3} \cdot n_4^2) \cdot s \cdot q = k_1 - k_2 \cdot n_4^2, \tag{18}$$

где s — доля самок в популяции ($s = 0{,}46 \pm 0{,}014$), q — величина выводка.

По (14) авторы приняли, что доля выживающего молодняка к моменту залегания в спячку (f_2) можно задать как

$$f_2 = (k_2 (100\, h / h_4) k_4 + 1 / \exp(-k_5 \cdot h))^{-1}. \tag{19}$$

По (16) и (17) доля сусликов, вышедших из спячки (f_4), определяется как

$$f_4 = \min((k_6 \cdot h - k_7) / n_3,\ k_8 / h_3 + k_9). \tag{20}$$

Напомним, что первый член в скобках соответствует ситуации, когда численность сусликов выше; второй — ниже емкости среды; f_3, f_5–f_8 — выживаемость молодых и взрослых особей в разные периоды времени. В модели принято, что $f_3 = f_5 = f_6 = f_7 = f_8 = 1$. Таким образом, для идентификации модели необходимо определить параметры k_1–k_9 зависимостей (18)–(20). Эти параметры были определены по данным за 1978–1979 гг. на основе минимизации суммы квадратов отклонений реальных и расчетных траекторий для имеющихся 23 временных точек (наблюдения на участке трех типов по семи или восьми временных точек для каждого) (рис. 4.19). Оценки значений $k_1 - k_9$ равны:

$$k_1 \doteq 0{,}324;\ k_2 = 1{,}106 \cdot 10^{-4};\ k_3 = 6{,}5 \cdot 10^7\ (6{,}06 \cdot 10^7);$$

$$k_4 = 6{,}59\ (6{,}47);\ k_5 = 2{,}63 \cdot 10^{-3}\ (2{,}64 \cdot 10^{-3});\ k_6 = 6{,}86\ (6{,}86); \tag{21}$$

$$k_7 = 13{,}47\ (13{,}5);\ k_8 = 1{,}41\ (2{,}11);\ k_9 = 0{,}424\ (0{,}43).$$

В скобках, если возможно, приведены значения, указанные в (13)–(17). Таким образом, вместо оценок параметров k_i, полученных по экспериментальным данным, были использованы величины, дающие наилучшую аппроксимацию популяционной динамики. Как видно из сравнения пара-

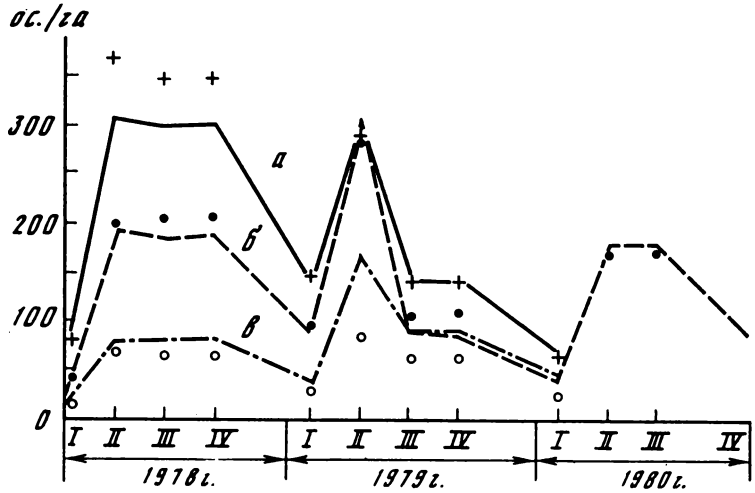


Рис. 4.19. Экспериментальная и модельная динамика популяции малого суслика, по: [64]
I — после выхода из спячки; *II* — после размножения; *III* — после выхода сеголеток из нор; *IV* — перед залеганием в спячку; *а* — заповедный участок; *б* — участок с умеренным выпасом; *в* — участок с интенсивным выпасом

метров зависимостей (13)–(17) и оцененных значений из условия наилучшей аппроксимации, величины k_3, k_4, k_5, k_6, k_7, k_8, k_9 близки, но указанные в (21) значения k_1 и k_2 не соглсуются друг с другом. По (21) $k_1 = 0{,}324$, но по (18) $k_1 = 0{,}981 \cdot sq$, откуда $q = k_1 / (0{,}981 \cdot s) = 0{,}718$. В то же время по (21) $k_2 = 0{,}106 \cdot 10^{-4}$, а по (18) $k_2 = 0{,}3 \cdot 10^{-3} \cdot sq$. Отсюда $q = 0{,}106 \cdot 10^{-1} / 0{,}3 \cdot s = 0{,}768 \cdot 10^{-1}$, т.е. оценки q по разным формулам отличаются в 10 раз.

Для 1980 г. данные были собраны только для участка с умеренным выпасом и их использовали для проверки модели. Как видно на рис. 4.19, совпадение реальных и расчетных траекторий вполне удовлетворительное. Коэффициент корреляции между расчетными и фактическими данными равен 0,95 ± 0,07. В то же время неясности, связанные с использованными значениями k_1 и k_2, не позволяют сделать окончательный вывод об адекватности модели.

Рассмотрим теперь годичные режимы динамики популяции, возможные в модели. Как и в рассмотренных выше случаях, численность особей после спячки в году $T + 1$ можно описать через эту же величину в году T, т.е. справедлива зависимость

$$n_4 (T + 1) = f (n_4(T), h), \tag{22}$$

где h — кормообеспеченность.

Мы уже использовали уравнение вида (22) для выяснения вопросов о возможности возникновения колебаний численности при изменении параметров модели. В данном случае авторы рассматривают зависимость режимов динамики от уровня обеспеченности кормами, т.е. изучают решения (22) при разных значениях h. Анализ решений показывает, что при

достаточно больших h численность модельной популяции колеблется с периодом 2 года. К сожалению, приведенные в работе данные не позволяют оценить размах этих колебаний, но по рис. 4.20 численность в год максимума примерно в 5 раз превышает численность в год минимума, что согласуется с результатами изучения других моделей. Таким образом, и данная модель подтверждает нашу гипотезу о том, что механизмы эндогенной регуляции не могут приводить к колебаниям плотности большой амплитуды.

Из известных моделей наиболее эмпирически обоснована модель динамики численности островной популяции рыжей полевки, построенная в работе Г.Буяльской [150]. Модель основана на данных, собиравшихся на острове площадью 4 га с 1966 по 1980 г. На этом острове проводились интенсивные исследования по динамике численности, энергетике и трофическим связям популяции Cl. glareolus. Многолетние и тщательные наблюдения многих исследователей позволили оценить значения демографических параметров изучаемой группы и зависимости этих параметров от плотности. Рассмотрим эти оценки более подробно. Взгляды исследователей на описание динамики популяции на острове существенно менялись в течение периода наблюдений. Даже и в "предельном" по длительности эксперименте изменения численности не смогли быть истолкованы однозначно. Как и в [64], это особенно явно проявляется при изучении факторов, определяющих весеннюю численность популяции (период размножения во все годы — с начала апреля по начало октября).

В работах, выполненных по данным 1966–1970 гг., было показано, что весенняя численность популяции варьирует по годам в минимальной по сравнению с численностью остальных месяцев степени [333, 334]. В то же время летняя численность варьировала примерно в 2 раза, что привело к гипотезе о циклической перестройке возрастной структуры популяции от года к году. Добавление данных по 1971–1975 гг. [150] привело к противоположному результату. Наиболее вариабельной по сравнению с

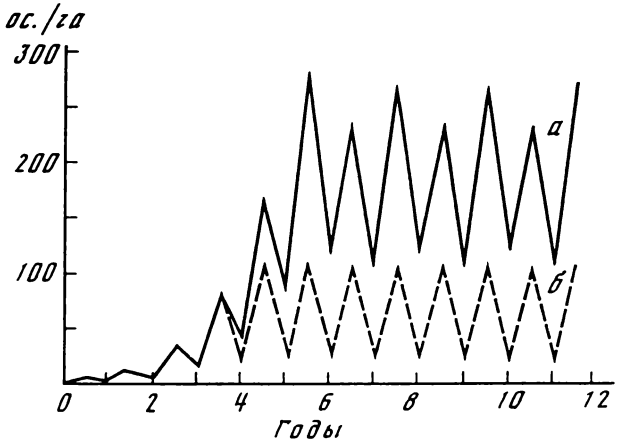


Рис. 4.20. Динамика модельной популяции при разной кормообеспеченности, по: [64]
а — урожай 20 ц/га; *б* — урожай 6 ц/га

остальными месяцами оказалась численность популяции в апреле [150]. Если согласиться с последним представлением, то естественно попытаться определить факторы, определяющие апрельскую численность популяции. В [150] приведены три разных уравнения для зависимости апрельской численности в году T (y) от численности в октябре предыдущего года (z), биомассы травяного покрова в апреле (x_1), средней температуры воздуха в последней декаде апреля (x_2, C°) и средней температуры воздуха в последней декаде марта (x_3, C°):

$$y = 39{,}36 + 2{,}837 \cdot 10^{-14} x_1 + 1{,}068 \cdot x_2, R = 0{,}998, n = 5, p < 0{,}01, \quad (23)$$

$$y = 12{,}27 - 0{,}12 \cdot z + 0{,}131\, x_1, R = 0{,}998, \text{ не указано}, p < 0{,}001, \quad (24)$$

$$y = 29{,}24 + 0{,}231 \cdot z + 2{,}112\, x_3, R = 0{,}884, n = 9, p < 0{,}002. \quad (25)$$

Температура воздуха в обоих случаях измерялась на высоте 5 см над уровнем почвы, биомасса кормов — в сухом весе в ц/га. Высокие значения множественных коэффициентов корреляции говорят о том, что все три уравнения достаточно хорошо описывают экспериментальные данные. Но содержательный смысл уравнений (23)–(25) совершенно разный. По (23) апрельская численность целиком определяется факторами среды, по (24) и (25) на численность следующей весной влияет осенняя численность предыдущего года. Однако в (24) апрельская численность убывает с ростом октябрьской (коэффициент при z отрицательный), а (25) возрастает (коэффициент при z положительных). Как указано в работе, биомасса травяных кормов в апреле (x_1) определяется температурой в конце марта (x_3), поэтому уравнение (25) — просто другое выражение зависимости y от z и x_1, использованное в выражении (24). Однако из-за разных знаков перед коэффициентом при z смысл регрессий (24) и (25) прямо противоположный. Сама Г.Буяльская выбирает для использования (25), так как в него не входит запас кормов, который определить существенно сложнее, чем температуру воздуха. Заметим, что разные по смыслу зависимости для определения весенней численности (23)–(25), как и зависимости (16)–(17), приведены в [64], подтверждают мнение о том, что анализ экспериментальных данных требует не менее строгих предположений, чем построение моделей [376]. Фактически для однозначного анализа данных мы также должны строить модель процесса, быть может не математическую, но "логическую".

Кроме зависимости (25), в модели Г.Буяльской учтены зависимости демографических параметров от плотности. Модельное объяснение самой явной из них — зависимости от общей плотности доли самок, способных к размножению, было приведено в разд. 4.1. Кроме этой зависимости по экспериментальным данным были оценены зависимость численности беременных самок и выживаемости животных разных групп от общей численности популяции.

Динамика численности в течение периода размножения описана в модели по-разному для первой половины (апрель-июнь) и остальной части (июль-сентябрь). Такое разделение вызвано разным способом определения численности беременных самок (NP) (рис. 4.21, *а*). Для первой половины периода размножения NP определяется через общую численность

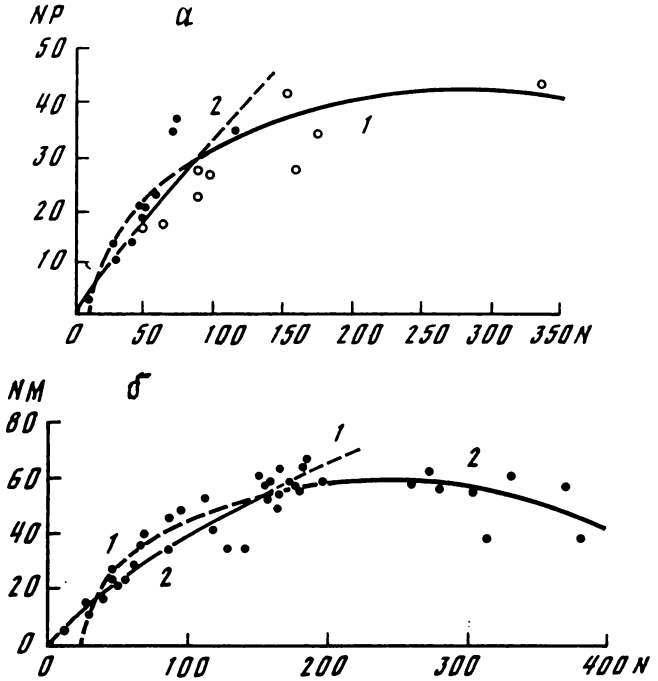


Рис. 4.21. Зависимость числа беременных самок (*а*) от общей плотности популяции и зависимость числа половозрелых самок (*б*) от общей плотности популяции, по: [150]
а: *1* — при $N_t > 84{,}7$; *2* — при $N_t \leq 84{,}7$; *б*: *1* — $N_t > 150$; *2* — $N_t \leq 150$

популяции:

$$NP_t = \begin{cases} \sqrt{-159{,}46 + 14{,}097 \cdot N_t - 0{,}243 \cdot N_t^2}, \text{при } N_t > 84{,}7, \\ R = 0{,}774, p < 0{,}001 \\ 0{,}719 \cdot N_t^{0{,}835}, \text{при } N_t \leq 84{,}7, R = 0{,}934, p < 0{,}001, \end{cases} \quad (26)$$

где t — номер месяца. Для второй половины NP определяется опосредованно через численность половозрелых самок:

$$NP_t = 0{,}471 + 0{,}428 \cdot NM_t, R = 0{,}484, n = 20, p < 0{,}05. \quad (27)$$

Численность половозрелых самок, в свою очередь, может быть определена через общую численность популяции (рис. 4.21, *б*).

$$NM_t = \begin{cases} \sqrt{-840{,}63 + 35{,}91 \cdot N_t - 0{,}0738 \cdot N_t^2}, \text{при } N_t > 150, \\ R = 0{,}875, p < 0{,}001 \\ 1{,}294 \cdot N_t^{0{,}750}, \text{при } N_t \leq 150, R = 0{,}995, p < 0{,}001. \end{cases} \quad (28)$$

С апреля по октябрь года расчеты ведутся согласно формулам (26)–(28), с октября по апрель следующего года по (25) при значении x_3 = const =

= –10,5 С° — средней многолетней температуре. Временной шаг расчетов — 1 мес.

Анализ модели показал, что при постоянном значении x_3 численность популяции перед началом размножения, а значит и вся кривая годичной динамики при любой начальной численности стабилизируется на второй год после начала расчетов. Получающаяся в модели стабильная динамика численности очень хорошо согласуется с экспериментальными данными по численности рыжей полевки в летние месяцы 1967 г. Но динамика численности Cl. glareolus на острове в разные годы эксперимента разная (см. рис. 4.1) и в остальные годы согласие существенно хуже. Автор предположила, что согласие будет лучше при учете в (25) вместо постоянного среднего многолетнего значения x_3 фактической температуры последней декады марта в каждом году. Остается неясным, почему эти фактические значения так и не были использованы. Вместо этого было принято, что x_3 распределено нормально со средним 10,5 С° и среднеквадратичным отклонением, определенным по экспериментальным данным. Сравнение модели и фактических наблюдений проводили в этом случае по сходству распределений максимальных в течение лета значений численности популяции. Качественное согласие распределений вполне удовлетворительное, но такое согласие "в среднем" не позволяет использовать модель для предсказания, а именно эта возможность — основной критерий качества модели с нашей точки зрения.

Н.Х.Стенсет [378] на основе данных Г.Буяльской [150] рассмотрел модель, сходную с описанной выше моделью [11]. В ней тоже рассматриваются последствия увеличения с ростом плотности длительности межродового интервала. Отличие заключается в выборе аналитической формы для описания этой зависимости. Обозначим символом t момент времени, соответствующий рождению t-го помета. В [378] длительность межродового интервала вычисляется по формуле

$$\tau_t = q\ (1 + k_1 \cdot N_t / (h + N_t)), \tag{29}$$

где τ_t — длительность интервала между началом периода размножения и моментом первых родов при $t = 0$ или между $t - 1$ и t-ми родами при $t > 0$; g — минимальная длительность беременности; k_1, h — параметры.

Таким образом, по (29) длительность межродового интервала может увеличиваться лишь до величины $\tau_{max} = g\ (1 + k_1)$, а в (12) она может быть сколько угодно большой. Фактически, при использованных значениях остальных популяционных параметров и для (12) τ_t ограничена величиной, близкой к трехкратной длительности минимального возможного интервала.

В [378] от плотности зависит также доля самок, которые могут участвовать в размножении (p_t). На основе [148] принято, что

$$p_t = p\ (N_t) = \max\ (1 - a \cdot N_t - b \cdot N_t^2,\ 0). \tag{30}$$

Из (30) следует, что при $N_t \geqslant N_m = (-a + \sqrt{a^2 - 4 \cdot b}\ ) / 2b$ $p_t = 0$, т.е. размножение прекращается. Поэтому величину N_m естественно принять за емкость местообитания.

По нашему мнению, учет в модели зависимостей (29) и (30) одновременно некорректен. Обе они приводят к снижению доли размножающихся в единицу времени самок для повышения плотности. Разница лишь в том, что зависимость (29) задает это снижение неявно, а (30) — явным образом.

Число детенышей в t-м помете, доживающих до самостоятельного существования (B_t) (т.е. выживаемость молодняка) также зависит в модели от плотности:

$$B_t = B\ (N_t) = \max\ (0{,}5 \cdot B_m\ (1 - N_t / k_3\ \ N_m)),\ 0), \qquad (31)$$

где B_m максимальная ведичина помета.

В результате по (29)–(31) изменение численности половозрелых особей в течение периода размножения можно описать уравнением

$$N_{t+1} = (B\ (N_t) \cdot p\ (N_t) + 1)\ \ S_S^{\tau_t} \cdot N_t,$$

где S_S — выживаемость за один день в течение периода размножения, а τ_t определяется по (29).

Изменения численности от конца данного сезона размножения до начала следующего могут быть описаны как $N_{T+1} = N_{t_k} \cdot S_w^{365 - T_e(N_T)}$, где N_T — численность популяции в начале сезона размножения года T; N_{t_k} — численность популяции в конце сезона размножения года T; $T_e(N_T)$ — длительность сезона размножения в году T; S_w — зимняя выживаемость.

В разных вариантах расчетов в [378] использованы следующие значения демографических параметров: длительность лета T_S — 80, 120, 160 дней; g — 16 дней; B_m — 2, 4, 8 детенышей; S_S — 0,990/день; S_w — 0,990/день.

Параметры зависимостей (29), (30)

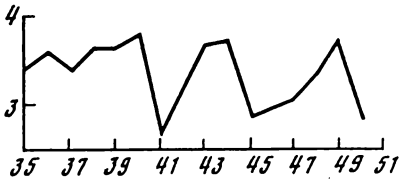
$a = 0{,}001$; $b = 0{,}0001$; 0,003, 0,0005

$K_1 = 1$; $h/N_m = K_2 = 0{,}5$, 10,0 $K_3 = 3{,}0$.

Сходство моделей [378] и [11] влечет сходство результатов. При "слабой" зависимости демографических параметров от плотности ($b = 0{,}0001$) или при малой величине помета B_m численность популяции в модели стабилизируется, а при чуткой зависимости ($b = 0{,}003$, 0,005) и большом B_m может колебаться с небольшим размахом. Судя по приведенным в [378] рисункам, при $b = 0{,}003$ размах колебаний численности близок к 3,5/2,5 < 1,4 (рис. 4.22), а при $b = 0{,}005$ к 5,5/3,5 < 1,6 (рис. 4.23).

Рассмотренная модель основана на двух достаточно критичных предположениях. Во-первых, это уже отмечавшееся задание одного механизма регуляции — снижение доли размножающихся самок — двумя зависимостями (29) и (30). Во-вторых, предположение о том, что к следующей весне выживают все животные, независимо от их возраста, что, как мы указывали, заведомо "увеличивает" стабильность популяционной динамики. Тем не менее и в этой модели реально наблюдаемые зависимости демографических параметров от плотности не приводят к колебаниям плотности большой амплитуды.

В рассмотренных моделях реализовано следствие результата Г. Буяльской [150], т.е. принято, что демографические параметры зависят от общей плотности самок. Мы реализовали в модели динамики численности красной полевки именно исходный результат [151] и приняли, что демографические параметры зависят от плотности особей, не имеющих индивидуальных участков. Модель построена на основе данных, полученных в полевых исследованиях в окрестностях горного массива Иремель (Южный Урал). Специальное внимание в модели обращено на учет ограниченности предельной длительности жизни животных и разной емкости



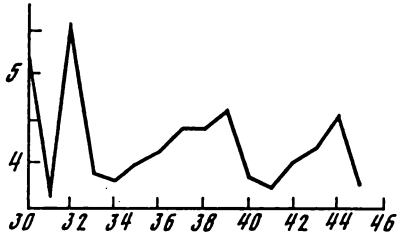


Рис. 4.22. Установившаяся динамика численности модельной популяции, по: [378] Пояснения см. в тексте

Рис. 4.23. Установившаяся динамика численности модельной популяции, по: [378] Пояснения см. в тексте

среды обитания для особей разных иерархических групп. Выше рассмотрели два способа введения зависимости предельной длительности жизни животных от возраста. В [378] и [150] выживаемость половозрелых особей была принята постоянной, что может быть истолковано как потенциально бесконечная продолжительность жизни. В [11] предельная продолжительность жизни зависела от времени рождения особи: родившиеся в первой половине лета животные обязательно погибали до начала следующего периода размножения, родившиеся позже могли дожить до следующего года. Еще один возможный подход — введение зависимости предельной длительности жизни от того, участвует или нет животное в размножении (гл. 1). Именно это условие мы ввели в модель динамики численности красной полевки на Иремеле. В дальнейшем мы расширим эту модель для описания динамики численности популяции, обитающей в пространственно неоднородной среде. В настоящий момент опишем реализацию модели случая небольшой изолированной территории ("острова").

Как и в большинстве предыдущих построений, в модели учтены только самки. В популяции выделены следующие группы, отражающие иерархическую и возрастную структуры: 1) перезимовавшие самки (adw) (беременные и яловые отдельно), 2) размножающиеся самки сеголетки (ad) (беременные и яловые), 3) неразмножающиеся половозрелые, самостоятельно существующие особи, имеющие гнездовой участок (sad), 4) неполовозрелые животные (juv). Для животных первых трех групп (adw, ad, sad) емкость среды ограничена. Мы приняли, что емкость среды минимальна для группы adw. Обозначим символом V отношение емкости среды для группы ad и для группы adw. Значение V естественно интерпрети-

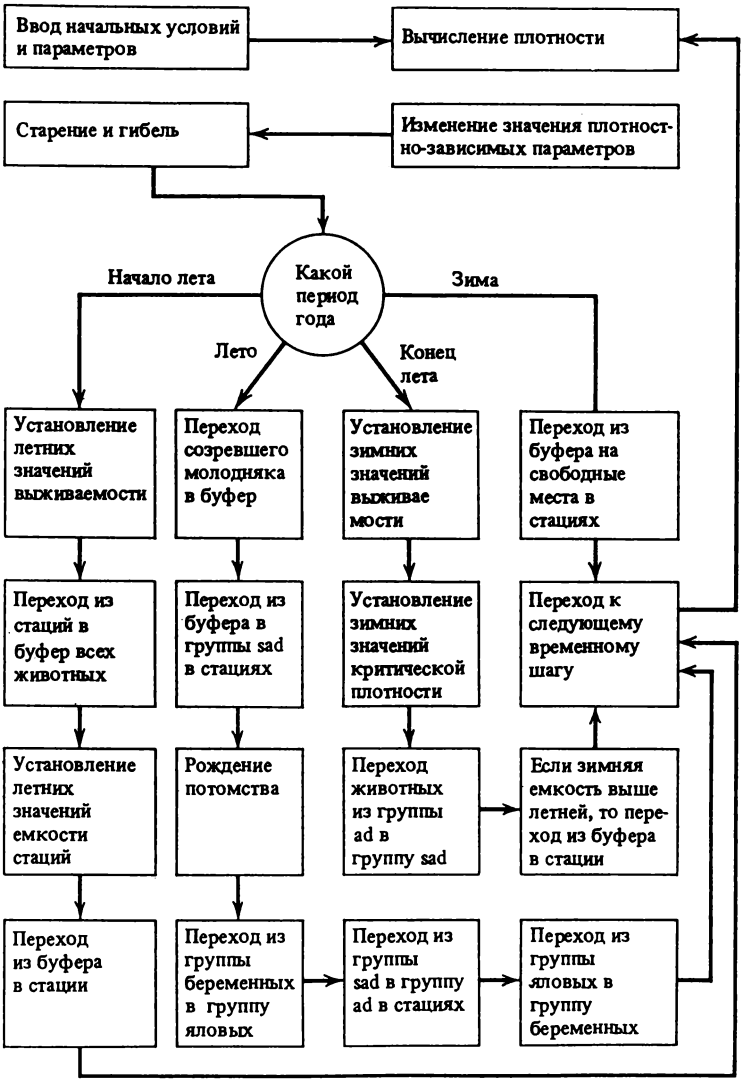


Рис. 4.24. Блок-схема модели

ровать как соотношение размеров гнездовых или индивидуальных участков перезимовавших самок и размножающихся сеголеток (с учетом степени их перекрытия). Хотя имеются теоретические представления и убедительные экспериментальные данные о меньшей емкости среды для перезимовавших особей по сравнению с неразмножающимися сеголетками [57, 61], т.е. $V < 1$, это представление не является общепринятым и не всегда реализуется [147]. Поэтому ниже мы рассмотрим модельную динамику при разных V. Пусть емкость среды для группы adw — K, для ad — L, для sad — M. Согласно нашим представлениям $L = V \cdot K$, т.е.

освободившийся гнездовой участок одной перезимовавшей самки позволяет поселиться V размножающимся сеголеткам, а $M \geqslant L$, т.е. на острове могут поселиться больше особей группы sad, чем особей группы ad.

Самостоятельно существующие особи, не имеющие собственного гнездового участка, выделены в модели в группу, называемую ниже Буфер (БФ). Если емкость среды полностью не используется, то особи из БФ переходят в группу sad. При высокой плотности животные могут оставаться в группе БФ неограниченно долго. Животные, дольше находящиеся в группе БФ, имеют преимущества при захвате гнездового

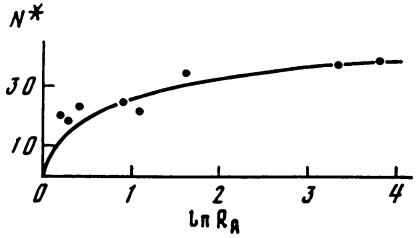


Рис. 4.25. Зависимость уровня стабильной весенней плотности P^* от кратности прироста численности за год R. Используемая территория состоит из стации типа A и буфера. Изменение R происходит за счет изменения длительности периода размножения от 3 до 6 мес

участка перед особями, только что перешедшими на самостоятельное существование. Для учета этого животные группы БФ разделены на классы в соответствии с продолжительностью нахождения в этой группе. В каждой из групп juv, sad, беременные adw и ad и яловые adw и ad животные разделены на классы в соответствии со временем пребывания в группе. Как и Г. Буяльская [150], мы считаем, что для животных групп sad, ad и adw абсолютный возраст (время, прошедшее с момента рождения) менее важен для описания демографических процессов и его можно не учитывать.

Год в модели делится на два периода — период размножения («лето») и остальное время («зима»), так как емкость среды зимой и летом отличается. Основные представления о демографических процессах приведены на блок-схеме модели (рис. 4.24), где учтены и миграционные процессы в гетерогенной среде, рассмотренные в разд. 4.3. Использованные демографические параметры указаны в табл. 4.4, приведенной ниже, при описании варианта модели, пригодного для описания динамики грызунов в гетерогенной среде.

Рассмотрим динамику численности модельной островной популяции. Прежде всего опишем, к чему приводят ограничения на емкость среды [12].

1). При фиксированных значениях демографических параметров плотность популяции в начале периода размножения стабилизируется при любых начальных условиях. Поэтому стабилизируется и годичная динамика, которая в модели определяется только значением плотности в начале периода размножения. Значение стабильного уровня весенней плотности P^* определяется емкостью среды и чистой кратностью прироста за год R, задаваемой значениями параметров размножения и гибели [12]

При увеличении R уровень стабильной весенней плотности растет, но зависимость P^* от R существенно нелинейна (рис. 4.25).

2). При $V > 1$ и низкой начальной плотности максимальное значение весенней плотности может превысить равновесное в 1,5–2 раза. При $V = 1$ весенняя плотность популяции стремится к равновесной монотонно.

Таким образом, ограниченная емкость среды является мощным, стабилизирующим плотность, фактором, и в этом отношении наш результат о стабилизации популяционной динамики совпадает с описанным результатом Г. Буяльской [151]. В ее работе емкость среды для adw и ad равна, т.е. $V = 1$, поэтому весенняя плотность стремится к равновесному значению монотонно.

Для описания зависимости популяционных параметров от плотности мы приняли, что их значения изменяются в том случае, если плотность буфера превышает критическую. Обозначим символом $P_Б^{кр}$ критическую плотность буфера, а $P_Б(t)$ — плотность буфера в момент t (символом t обозначен номер временного шага в течение года).

Пусть γ_j — выживаемость животных группы juv, возраст которых j. В модели принято, что

$$\gamma_j = \gamma_j(P_Б(t)) = \begin{cases} \overset{\circ}{\gamma}_j \alpha P_Б(t) - P_Б^{кр} & \text{при } P_Б(t) > P_Б^{кр} \\ \overset{\circ}{\gamma}_j & \text{при } P_Б(t) \leqslant P_Б^{кр}, \end{cases} \tag{32}$$

где $\overset{\circ}{\gamma}_j = \text{const}$, $0 \leqslant \alpha \leqslant 1$.

Пусть Q — число самок группы ad, которые могут быть беременными на данном временном шаге. В модели принято, что

$$Q = Q(P_Б(t)) = \begin{cases} L(1 - d(1 - \varepsilon^{P_Б(t) - P_Б^{кр}})) & \text{при } P_Б(t) > P_Б^{кр} \\ L & \text{при } P_Б(t) \leqslant P_Б^{кр}, \end{cases} \tag{33}$$

где $0 \leqslant d \leqslant 1$, $0 \leqslant \varepsilon \leqslant 1$, L определенно выше. Для adw зависимость аналогична (33), учитывается лишь, что $V > 1$.

Как мы указывали, количественные оценки параметров плотностных зависимостей получить очень трудно, поэтому были исследованы разные наборы параметров.

Отметим, что если плотность животных в группе sad соответствует емкости среды, то продолжительность интервала времени между рождением особи и переходом в группу размножающихся (т.е. длительность полового созревания) возрастает. Поэтому мы не ввели в модель специальную зависимость длительности срока полового созревания от плотности.

Ниже мы будем предполагать, что на острове нет территорий, при-

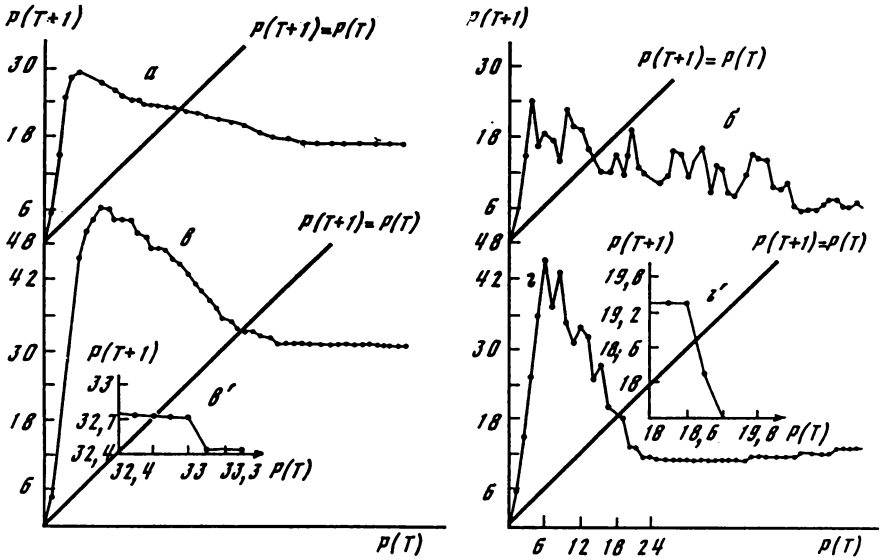


Рис. 4.26. Зависимости $P(T+1) = f(P(T))$ при различных параметрах механизмов плотностной регуляции (32)—(33)

а — $\alpha = 0{,}993$, $d = 1$, $\varepsilon = 1$; *б* — $\alpha = 0{,}858$, $d = 1$, $\varepsilon = 1$; *в* — $\alpha = 1$, $d = 1$, $\varepsilon = 0{,}993$; *в'* — окрестность равновесия для в; *г* — $\alpha = 1$, $d = 1$, $\varepsilon = 0{,}858$; *г'* — окрестность равновесия для г, параметры по табл. 4.4, стация *А*

годных для создания индивидуальных участков, но непригодных для размножения, т.е. $M = L$, а $P_{Б}^{кр} = 0$.

Рассмотрим влияние механизмов плотностной зависимости (32), (33) на динамику численности популяции. Для всех случаев мы будем использовать один и тот же набор демографических параметров, соответствующих при длительности периода размножения 5 мес значению $R = 8$. Во всех случаях $V = 3$. Мы будем анализировать годичную динамику численности на основе построения неоднократно использовавшейся зависимости плотности следующей весной от плотности предыдущей весной (12).

На рис. 4.26 приведены зависимости плотности популяции в начале нынешнего периода размножения в зависимости от плотности в начале предыдущего периода размножения $P(T+1) = f_{\alpha}(P(T))$ при разных значениях α для всего диапазона значения весенней плотности и в окрестности равновесного значения $P(T)$. Основное отличие этих зависимостей от изученных теоретически [105] — негладкость и немонотонность функции $f_{\alpha}(P(T))$ при малых α, т.е. резкое изменение функции при малом изменении аргумента. Особенно хорошо это заметно на графиках $f_{\alpha}(P(T))$ в окрестности равновесия (рис. 4.26). Мы уже встречались с такой ситуацией в разд. 4.1. Заметим, что в общем случае немонотонность $f_{\alpha}(P(T))$ может привести к существованию нескольких равновесий (т.е. решений уравнения $P^* = f_{\alpha}(P^*)$) и, следовательно, нескольких устойчивых режимов динамики [264]. В нашем случае во всех исследованных вариантах равновесие единственно.

При уменьшении α равновесие становится неустойчиво, и в модели возникают колебания плотности. Причины возникновения колебаний при малых α становятся ясными при изучении модельной динамики в течение периода размножения неограниченной длительности. С уменьшением α (усилением влияния плотности на выживаемость молодняка) происходят изменения поведения модельных траекторий в течение периода размножения, согласующиеся с общетеоретическими результатами [327]. При α, близких к 1, плотность популяции стремится к стабильному уровню, затем появляются колебательные режимы, причем с уменьшением α они достаточно сложным образом могут переходить от периодических к хаотическим [327]. При исследованных значениях параметров стабильное решение становится неустойчивым при $\alpha = \alpha_{кр} \cong 0{,}97$. При меньших α возникают колебания плотности небольшой амплитуды. При значениях α, близких к критическим, эти колебания периодические, с периодом 19 временных шагов. При дальнейшем уменьшении α строгая периодичность теряется, но интервал между последовательными максимумами численности колеблется в пределах 15—20 временных шагов.

Зависимость $P(T + 1) = f_\alpha(P(T))$ однозначно определяется динамикой популяции при неограниченной длительности периода размножения. Отрезок модельной траектории с начальным значением $P(T)$, соответствующий заданной длительности периода размножения, определяет летнюю динамику, а также плотность и структуру популяции в начале зимы. По ним с учетом зимней смертности определяется $P(T + 1)$. Отсюда если при неограниченном периоде размножения плотность популяции стабилизируется, то в сезонной среде она также стремится к стабильному уровню. Если без учета сезонности устойчивый режим динамики колебательный, то учет перерывов в размножении может привести к колебаниям весенней численности. При этом регулярность годичных колебаний зависит от регулярности внутригодовых достаточно сложным образом. Возможна, в частности, стабилизация весенней численности при значениях параметров, которые при неограниченном периоде размножения приводят к колебаниям. Однако основное значение для нас имеет тот результат, что при любом наборе параметров плотностной зависимости размах колебаний весенней плотности не более чем двухкратный.

Зависимость режимов динамики численности от важнейших демографических параметров — чистой кратности прироста численности за год, отношения вклада в плотность сеголетков и зимовавших, длительности периода размножения и т.п. — достаточно сложна, и мы не будем описывать ее подробно. Из приведенного выше результата о стабилизации плотности популяции при $\alpha = 1$ (т.е. при учете единственного механизма регуляции — ограниченной емкости среды) следует, что для фиксированных значений демографических параметров существует такое $\alpha_{кр}(R, V, ..)$ и при $\alpha \geqslant \alpha_{кр}$ плотность популяции стремится к стабильному уровню. Мы уже указывали, что при выбранных значениях параметров $R = 8$, $V = 3$ и длительности лета 5 мес $\alpha_{кр} \cong 0{,}97$. Заметим, для всех изученных случаев ($R = 2, 8, 32, 128$, $V = 1, 2, 3, 5$): если при некоторых значениях α весенняя численность популяции колеблется, то размах колебаний не более чем двухкратный.

В отличие от (32) зависимость (33) описывается двумя параметрами. ε задает скорость убывания числа размножающихся самок при увеличении плотности. $Q\cdot(1 - d)$ задает минимально возможное число размножающихся самок при высокой плотности. Наиболее явно плотностно-зависимые эффекты проявляются при $d = 1$, когда возможно полное прекращение размножения. Проанализируем сначала этот случай. Вновь рассмотрим динамику в течение неограниченно длительного периода размножения. Как и в случае зависимости (32), существует такое εкр, что при $\varepsilon > \varepsilon_{кр}$ плотность популяции стабилизируется, а при $\varepsilon < \varepsilon_{кр}$ появляются периодические колебания плотности, которые становятся нерегулярными при уменьшении ε. При исследованных значениях параметров, соответствующих $R = 8$, $\varepsilon_{кр} \cong 0{,}98$. Регулярность колебаний при уменьшении ε нарушается, но их период достаточно консервативен и равен при $R = 8$ примерно 50 временным шагам. Размах колебаний плотности во всех исследованных случаях хотя и несколько выше, чем при рассмотрении (32), но также не превосходит трех крат (рис. 4.27).

При учете (33) годичная динамика характеризуется зависимостью $P(T + 1) = f_{\varepsilon, d}(P(T))$. Как и для (32), с уменьшением ε $f_{\varepsilon, d}(P(T))$ становится негладкой и немонотонной. Поэтому с уменьшением ε предельные режимы динамики также усложняются, но максимумы плотности при $d = 1$ повторяются, как правило, через 2 года (рис. 4.27).

Как и следовало ожидать, при $d < 1$ все эффекты, описанные для случая $d = 1$, проявляются при меньших значениях ε. В частности, $\varepsilon_{кр}$ при $d = 1/2$ равно 0,63, т.е. равновесное значение плотности устойчиво при более чутких плотностных зависимостях.

Исследование роли механизма (33) при других значениях популяционных параметров ($R = 2, 8, 32, 128$, $V = 1, 2, 3, 5$) показало, что во всех случаях размах колебаний весенней плотности популяции не превышает 2—3 крат, что согласуется со сформулированной в начале главы гипотезой о невозможности больших колебаний при независимой от плотности выживаемости размножающихся особей.

Итак, для всех рассмотренных моделей справедлив вывод о том, что зависимость параметров размножения от плотности не может привести к колебаниям, размах которых более чем трех-четырехкратный. Если принять, что от плотности может зависеть выживаемость размножающихся особей, то этот вывод теряет силу. Мы уже рассмотрели утрированный пример, в котором крайняя форма зависимости выживаемости взрослых особей от плотности приводила к колебаниям любой амплитуды (см. разд. 4.1). Колебания большой амплитуды можно получить и при более правдоподобных предположениях о виде такой зависимости. Так, в модели Э.А. Гилевой с соавт. [28], построенной по данным Ф.Б. Чернявского [102], имитируется динамика копытного Dicrostonyx torquatus и сибирского L. sibiricus леммингов на о-ве Врангель. В модели учтена простейшая возрастная структура популяции — выделены группы неполовозрелых и размножающихся животных. Год разделен на три периода — лето (май—сентябрь), осень (ноябрь—январь) и зиму (февраль—апрель). По экспериментальным данным [104], [102] было принято, что летом размножение происходит каждый год, осеннее размножение — с вероятностью 30%,

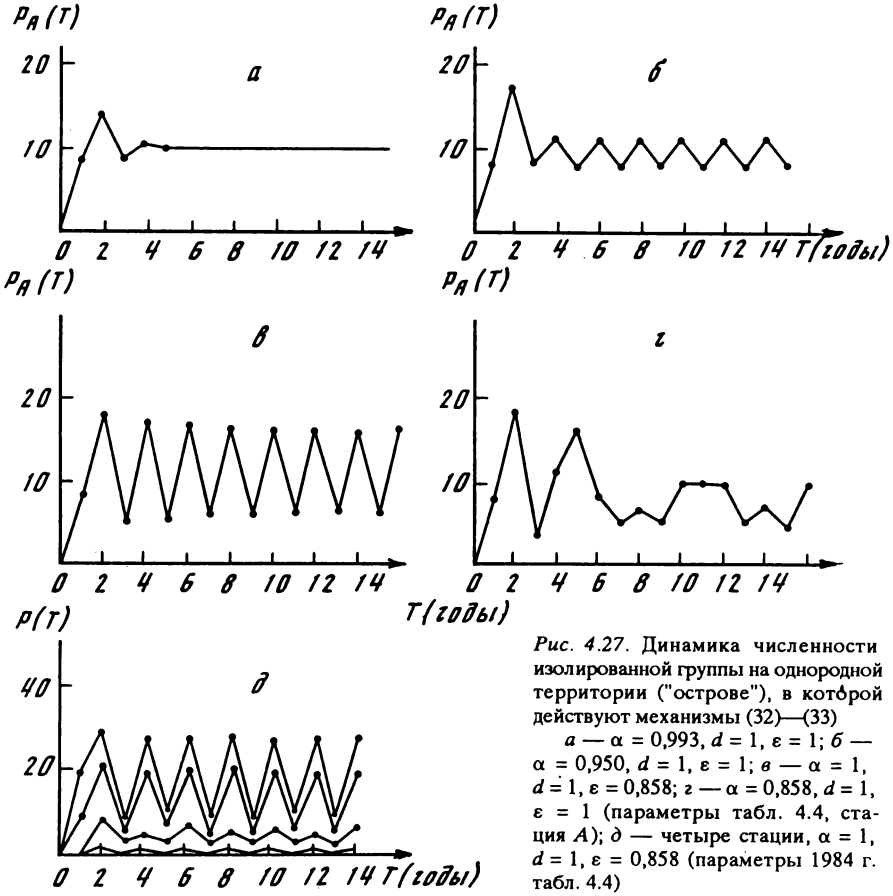


Рис. 4.27. Динамика численности изолированной группы на однородной территории ("острове"), в которой действуют механизмы (32)—(33)

а — $\alpha = 0{,}993$, $d = 1$, $\varepsilon = 1$; *б* — $\alpha = 0{,}950$, $d = 1$, $\varepsilon = 1$; *в* — $\alpha = 1$, $d = 1$, $\varepsilon = 0{,}858$; *г* — $\alpha = 0{,}858$, $d = 1$, $\varepsilon = 1$ (параметры табл. 4.4, стация *A*); *д* — четыре стации, $\alpha = 1$, $d = 1$, $\varepsilon = 0{,}858$ (параметры 1984 г. табл. 4.4)

зимнее — с вероятностью 90%. Наблюдаемые в природе изменения популяционных параметров при высокой плотности интерпретированы в модели следующим образом. Если общая плотность в начале лета превышает критическую, то средняя величина помета самки в течение всего следующего года снижается с 6 до 4 особей; выживаемость размножающихся самок снижается с 90 до 60% в 1 мес; осеннее размножение становится невозможным; доля самок, которые могут участвовать в размножении, летом и зимой снижается в 2 раза.

Данная модель как по объекту, так и по сути сходна с рассмотренной выше моделью Р. Мэя [301]. В обоих случаях принято, что повышенная плотность весной приводит к изменениям демографических параметров в течение всего следующего года, т.е. введено годичное запаздывание. Сходные посылки приводят к тому, что и в данной модели численность популяции колеблется с амплитудой порядка сотен крат и периодом 3,5—4 года. При этом согласие периодичности и размаха колебаний численности в модели и данных Ф.Б. Чернявского [102] достаточно хорошее

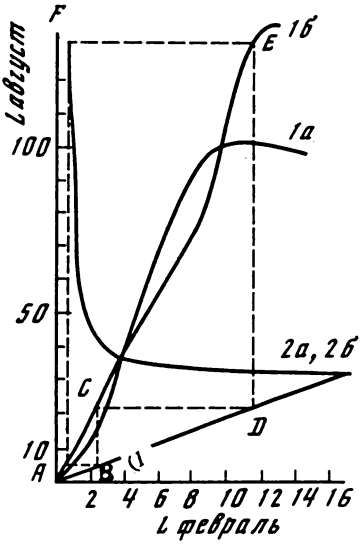


Рис. 4.28. Зависимости $P_0(T) = h(P_B(T))$ для копытного (*а*) и сибирского (*б*) леммингов и зависимость $P_B(T+1) = g(P_0(T))$ (*1* — лето; *2* — зима), принятая для обоих видов, по: [81]

A—F — последовательные значения численности популяции

[28]. В то же время зависимость основных характеристик модельной динамики от значений параметров модели прямо противоположная, чем для модели Р. Мэя [301], где с ростом удельной скорости прироста численности r при постоянном запаздывании τ медленно возрастает период колебаний и очень быстро — амплитуда [301], причем обе эти характеристики не зависят от емкости среды K. В модели [28] период колебаний с ростом R медленно уменьшается, а амплитуда почти не меняется и зависит в основном от значения критической плотности K (возрастает с ее ростом).

Предположение о том, что от плотности зависят и зимние, и летние значения выживаемости половозрелых особей, реализовано в работе В.А. Орлова и др. [81], в которой моделируется динамика численности сибирского и копытного леммингов на п-ове Таймыр. В модели рассмотрены только самки, которые разделены на сезонные когорты. К одной когорте отнесены, как обычно, особи, близкие по времени рождения. Животные каждой когорты разделены на три группы: неполовозрелые, живущие в гнезде; неполовозрелые, ведущие самостоятельный образ жизни, и размножающиеся особи. Время нахождения особи в каждой группе увеличивается с ростом плотности. От плотности зависит и летняя выживаемость особей каждой из трех групп каждой когорты. Принципиальным для данной модели является введение зависимости от плотности выживаемости зимой. В модели принято, что зимняя выживаемость W равна

$$W = W(P) = \begin{cases} W_0 & \text{при } P_0 \leq P_{кр} \\ W_0/(1 + C(P_0 - P_{кр})) & \text{при } P_0 > P_{кр}, \end{cases} \tag{34}$$

где P_0 — величина плотности в момент окончания периода размножения в долях от максимальной; $P_{кр} = 0{,}3$, $C = 100$; $W_0 = 0{,}5$. Кроме того, в модели введено ограничение на длительность жизни особей — самки обязательно погибают, выкормив три помета.

Как и выше, авторы описывают годичную динамику численности зависимостью

$$P_B(T+1) = f(P_B(T)), \tag{35}$$

где $P_B(T)$ — плотность популяции перед началом размножения в году T. Однако они применяют удачный методический прием, разделяя эту зависимость на две — зависимость плотности в конце сезона размножения от плотности в его начале

$$P_0(T) = g(P_B(T)) \tag{36}$$

и зависимость плотности в начале следующего сезона от плотности в конце предыдущего

$$P_B(T + 1) = h(P_0(T)), \tag{37}$$

где $P_0(T)$ — плотность популяции в конце сезона размножения года T. Ясно, что $P_B(T + 1) = h(g(P_B(T)))$, но разделение зависимости (35) на (36) и (37) позволяет выяснить отдельно роль плотностных механизмов, действующих в каждом из двух выделенных периодов года. Полученные при расчетах зависимости приведены на рис. 4.28. Равновесное значение плотности в рассматриваемой модели единственно (соответствует пересечению кривых *1а* или *1б* и 2 на рис. 4.28). Оно локально устойчиво при $|h'(P_0^*)\cdot g'(P_B^*)| < 1$ где P_o^*, P_B^* — значения осенней и весенней численности в точке равновесия. Проверим, как влияют параметры модели на значение этого критерия. Из рис. 4.28 можно оценить величину $h'(P_o^*)$. Она равна тангенсу угла наклона касательной в точке P_o^*, что по рис. 4.28 близко к 10. $g'(P_B^*)$ вычисляется по (34) и равно $W_0\cdot C/(1 + C(P_B^* - P_{кр}))^2$. По графику зависимости $P_o(T) = g(P_B(T))$ можно оценить, что $P_o^* = 10\cdot P_B^*$. Но по (34) $P_B^* = P_o^*\cdot W(P_o^*)$. Подставляя $10\cdot P_o^*$ вместо P_o^*, получаем, что P_B^* удовлетворяет уравнению $P_B^* = 10\cdot P_B^*\cdot W_o/(1 + C(10\cdot P_B^* - 0{,}3))$, откуда $P_B^* = (10\cdot W_o - 1 + 0{,}3\cdot C)/10\cdot C \cong (5 - 1 + 30)/1000 = 0{,}034$, а $P_o^* = 10\cdot P_B^* = 0{,}34$. Подставляя найденное P_B^*, получаем: $g'(P_B^*) \cong -W_o\cdot C/(1 + C(0{,}34 - 0{,}3))^2 = -0{,}5\cdot 100/(1 + +0{,}04\cdot 100)^2 = -50/25 = -2$. В результате $|g'(P_B^*)\cdot h'(P_o^*)| = 20$, поэтому равновесное решение $P_B(T) \equiv P_B^*$ неустойчиво.

В рассмотренной модели флуктуации практически полностью определяются зависимостью от плотности зимней выживаемости, и при других параметрах этой зависимости численность будет стабилизироваться. Несложно указать, например, при каких значениях C равновесие P_B^* будет неустойчиво. Если принять, что $h'(P_o^* \cong 10$, то P_B^* неустойчиво при $g'(P_B^*) < -0{,}1$, что равносильно условию $W_o\cdot C/(1 + C(P_o^* - P_{кр}))^2 > 0{,}1$.

Подставляя в (35) выражение для P_o^* через C и W_o, определенное выше, получаем, что (35) выполняется при $10 \cdot W_o \cdot C > (1 + 10 \cdot W_o - 1)^2$, что равносильно $10 \cdot W_o \cdot C > 100 W_o^2$ или $C > 10 \cdot W_o = 5$. Отсюда при $C > 5$ равновесное значение весенней плотности неустойчиво. Таким образом, если зависимость зимней выживаемости от смертности недостаточно "чуткая" ($C < 5$), то колебания численности в модели будут отсутствовать. В противном случае (и, в частности, при использованном значении $C = 100$) численность популяции колеблется с амплитудой, растущей с ростом C.

Итак, мы рассмотрели несколько моделей, в которых, по нашему мнению, учтены практически все сочетания предполагаемых в современной биологической литературе плотностных механизмов регуляции численности мелких грызунов. При постоянных внешних условиях колебания плотности большого размаха (50—500 крат) в них можно получить лишь при выполнении следующих условий:

1) высокой чистой кратности прироста плотности в год;

2) зависимости от плотности выживаемости размножающихся особей и/или зимней выживаемости;

3) достаточно резким изменением выживаемости при изменении плотности.

Из этих условий наиболее выполнимо первое (выше мы указывали, что значения кратности прироста численности за год порядка 20—50 вполне реальны). Менее согласуется с экспериментальными данными и общими представления второе и в особенности третье условия. Прежде всего укажем, что в экспериментах, позволяющих прямо оценить выживаемость (мечение — повторный отлов), зависимость выживаемости взрослых животных от плотности популяции не наблюдается. В популяциях мышевидных грызунов размножающиеся животные занимают высокое место в социальной иерархии, и остальные особи избегают контактов с ними. Особи, контактирующие с размножающимися, могут снижать интенсивность их размножения, но нам неизвестны данные по сколько-нибудь значительному увеличению смертности размножающихся животных вследствие таких контактов.

Итак, можно сформулировать общий вывод о прогностической силе гипотез плотностно-зависимой регуляции. Изучение моделей показывает, что колебания большой амплитуды возникают в них лишь при достаточно специальных предположениях. По нашему мнению, эти предположения не согласуются с наблюдениями по популяционной динамике мышевидных грызунов в природе. Поэтому мы считаем, что наблюдаемые плотностные зависимости не могут привести к колебаниям численности большой амплитуды. В то же время колебания небольшого размаха (до 5 крат) возможны в моделях при вполне естественных зависимостях параметров от плотности и их объяснение на основе плотностных зависимостей представляется вполне возможным. Колебания большой амплитуды объяснить на основе "локальных" гипотез и моделей плотностной регуляции, по нашему мнению, невозможно.

4.3. ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ МОДЕЛИ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ

4.3.1. Общее рассмотрение

Пространственные модели динамики популяций животных развиты в существенно меньшей степени, чем локальные. Очевидная причина этого — недостаточность экспериментальных данных и конструктивных гипотез о характере использования ими пространства обитания. Вследствие этого число предположений, принимаемых в пространственных моделях, больше, чем в локальных, эти модели содержат много параметров, и поэтому результаты их изучения трудно интерпретировать однозначно. Кроме того, сложнее и соответствующий математический аппарат. Несмотря на это, пространственные модели динамики популяций мышевидных грызунов развиваются в последнее время очень интенсивно.

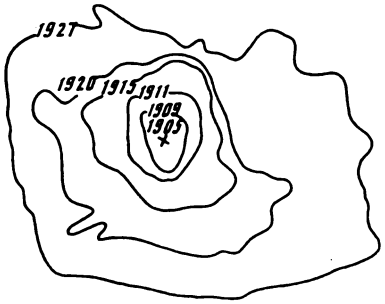
Чаще всего при построении пространственных моделей динамики популяций используется аппарат теории марковских процессов (случайные блуждания) или близкие по смыслу диффузионные представления. При использовании таких моделей предполагается, что особь в каждый момент времени выбирает направление перемещений и его дальность в зависимости от своего текущего положения, но без учета предыстории процесса [45]. При этом можно рассматривать зависимости параметров, характеризующих дальность и направление перемещения от плотности, свойств пространства обитания и т.п.

Очевидно, что при пространственном описании численность популяции зависит не только от времени, как в локальных моделях, но и от координаты точки, в которой рассматриваются объекты, т.е. в простейшем случае $N = N(x, t)$, где x — пространственная координата, а t — время.

Одним из предельных случаев диффузионного подхода является дискретизация "пространства обитания", т.е. рассмотрение популяции как совокупности локальных участков, с каждого из которых за единицу времени переходит на соседние участки определенная доля особей. Как и в общем случае, доля эмигрантов может зависеть от качества участка, плотности на нем, момента времени и т.д. В книге [334] диффузионные и связанные с ними модели описаны достаточно подробно. Мы рассмотрим лишь те результаты, которые имеют отношение к моделированию динамики мелких млекопитающих.

История применения пространственных моделей в экологии животных начинается с работы Дж. Скеллама [361], описавшего ход расселения ондатры в Западной Европе. Европейская история этого вида началась с пяти особей, сбежавших в 1905 г. с фермы в Богемии [334]. Примерные границы распространения ондатры в первые годы интродукции приведены на рис. 4.29. Дж. Скеллам принял простейшие возможные предположения о ходе размножения и расселения животных: 1) удельная скорость роста численности популяции ондатры постоянна в пространстве и времени; 2) направление перемещения выбирается случайно; 3) расстояние, на которое перемещается особь за единичный интервал времени, постоянно.

Поскольку направление перемещения выбирается случайно, то число животных в данной точке пространства зависит только от расстояния до точки, из которой происходит расселение (l), и времени (t), т.е. $N = N(l, t)$.



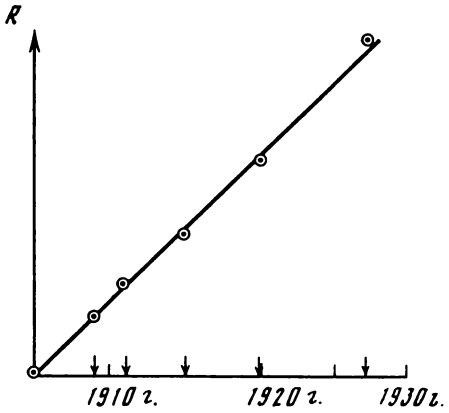


Рис. 4.29. Расширение ареала ондатры в Европе с 1905 по 1937 г., по: [361]

Рис. 4.30. Увеличение радиуса используемой территории во времени, по: [361] Прямая линия — аппроксимация, по: (44)

Из первой посылки следует, что без учета миграций

$$\partial N(l, t)/\partial t = r \cdot N(l, t). \tag{38}$$

Учет миграций приводит к добавлению в правой части уравнения (38) слагаемого $(D/l) \cdot \partial(l \cdot \partial N(l, t)/\partial l)/\partial l$, которое описывает диффузию в двумерном пространстве при выполнении предположений 2 и 3. В итоге уравнение динамики численности ондатры в пространстве и времени имеет вид

$$\frac{\partial N(l, t)}{\partial t} = \frac{D}{l} \cdot \frac{\partial}{\partial l}\left(l \cdot \frac{\partial N(l, t)}{\partial l}\right) + r \cdot N(l, t) \tag{39}$$

с начальным условием

$$N(0,0) = M, N(l,0) = 0 \text{ для всех } l > 0. \tag{40}$$

Здесь M — число самок — основателей популяции. Условие (40) означает, что в начальный момент времени в точке, откуда началось рассечение (и куда мы помещаем начало координат) находятся M самок, а в других точках пространства животных в начальный момент времени нет. В данном случае, несколько нарушая строгость изложения, можно считать, что граничные условия несущественны.

Решение (39) с условиями (40) имеет вид

$$N(l, t) = M \cdot \exp(r \cdot t - l^2/4 \cdot D \cdot t)/4 \cdot \pi \cdot D \cdot t. \tag{41}$$

Из (41) следует, что число животных (m), находящихся в момент времени t вне круга радиусом l, равно

$$m = M \cdot \exp(r \cdot t - l^2/4 \cdot D \cdot t). \tag{42}$$

Предположим, что следы жизнедеятельности ондатры могут быть замечены, если вне круга радиуса l находится N_0 животных. Тогда из (42)

получаем, что ондатра может быть обнаружена при $N_o = M \cdot \exp(r \cdot t - l^2/4 \cdot D \cdot t)$, т.е. при

$$l^2 = 4 \cdot r \cdot t^2 \cdot D - t \cdot \ln(N_o/M). \quad (43)$$

Поскольку площадь S круга радиуса l равна πl^2, то, умножая обе части (43) на π, получаем $S = \pi \cdot l^2 = 4 \cdot r \cdot \pi \cdot D \cdot t^2 - \pi \cdot t \cdot \ln(N_o/M)$. Отсюда легко получить соотношение между размерами занятой территории и временем, прошедшим с момента начала расселения. При больших t получаем

$$\sqrt{S} = 2 \cdot t \cdot \sqrt{r \cdot \pi \cdot D}. \quad (44)$$

Итак, при выполнении предположений (39)—(40) площадь территории, занятой ондатрой, должна расширяться по закону (44), который очень хорошо согласуется с эмпирическими данными (рис. 4.30). При этом численность популяции в точке растет по (41), т.е. медленнее, чем без учета пространственных перемещений особей. (В последнем случае численность растет как $N(t) = M \cdot \exp(r \cdot t)$). Содержательно этот факт ясен — рост численности замедляется в связи с выселением части особей за пределы используемой в данный момент территории. Заметим, что в рассмотренной модели численность популяции неограниченно возрастает во времени. Поэтому ее можно использовать только для описания начального периода расселения животных, что, впрочем, сразу обусловливается предположением первым.

Рассмотренная модель описывает динамику популяции на больших относительно дистанций индивидуальных перемещений территориях. В этом случае можно пренебречь взаимодействиями между отдельными особями и рассматривать в качестве оценки коэффициента диффузии линейный размер территории, занимаемой расселяющимися особями за год. При этом общие размеры территории должны быть больше этой величины. В противном случае следует учитывать взаимодействия животных при перемещениях. Мы уже рассмотрели две такие ситуации в разд. 4.1. Ниже мы рассмотрим ряд других моделей популяционной динамики мелких млекопитающих на территориях, масштабы которых сравнимы с масштабами перемещений животных.

Важной характеристикой расселения является расстояние, на которое особи перемещаются от места рождения до места, где они впервые приступают к размножению. Если пространственные перемещения описывать как случайные блуждания, то эти расстояния будут распределены по нормальному закону. Фактически эти распределения асимметричны (имеют левую асимметрию) и даже бимодальны, с дополнительной модой в области "больших" дистанций [197]. Дж. Марри [315] предположил, что такая бимодальность обусловлена доминированием размножающихся особей на участках, которые эти животные занимают. Им рассмотрена модель формирования пространственной структуры в предположении о том, что занимаемая территория состоит из одинаковых участков, каждый из которых может быть занят только одной особью. Животные в модели разделены на три группы: взрослые особи данного года рождения, молодые и перезимовавшие взрослые особи. Рассмотрены варианты, в которых выживаемость молодняка равна 25 или 50% за год. Выживаемость особей остальных групп постоянна. Первая особь группы sad, которая достигнет сво-

Таблица 4.3

Распределение расстояний миграций разной выживаемости молодняка, по: [315]

Выживаемость молодняка, %	Расстояние расселения						
	0—5	5—10	10—20	20—30	30—40	40—50	50 и более
25	0	10	5	0	0	0	8
50	0	13	6	1	0	1	41

бодного участка, становится доминантом на нем, а другие особи, попадающие на этот участок при расселении, вынуждены мигрировать дальше.

Распределение дистанций между местом рождения и оккупированным после расселения участком приведено в табл. 4.3.

Как видно из табл. 4.3, в обоих случаях имеется провал между модой, соответствующей близким и дальним расстояниям расселения, т.е. учет взаимодействий между особями существенно изменяет популяционные характеристики.

В работах ряда авторов сравниваются результаты моделирования популяционной динамики при учете того, что занимаемая территория состоит из совокупности локальных поселений и без учета пространственной структурированности. Основное внимание в этих моделях обращается на учет последствий случайных колебаний внешних условий и демографических параметров. В этом случае возможно "вырождение" изолированной локальной группы по чисто случайным причинам. Но если локальные поселения связаны миграционными потоками, то иммиграция из поселений, в которых численность (по случайным причинам) превысила средний уровень, может компенсировать снижение численности в тех поселениях, в которых численность по случайным причинам снизилась. Поэтому вероятность вырождения популяции, разделенной на несколько связанных миграциями поселений при постоянной общей численности уменьшается с увеличением числа поселений. Реализации этой идеи для грызунов посвящены работы [185, 279], в которых изучалось влияние структуры пространственных связей на устойчивость популяции, состоящей из четырех или пяти локальных поселений, связанных миграциями. Рассмотрены все 11 для четырех и 34 для пяти поселений возможных вариантов миграционных связей, начиная от изолированных поселений и кончая популяцией, в которой связаны миграциями все поселения. Модели ориентированы на белоногого хомячка (Peromyscus leucopus), который имеет четкую приуроченность к лесным местообитаниям. Авторы предлагают считать локальными поселениями острова леса, разделенные полями, а каналами миграции — защитные посадки кустарников и деревьев. Население вида на каждом участке разделено на три возрастных класса: молодые (juv), самостоятельные неразмножающиеся (sad), размножающиеся особи. В работах, которые послужили авторам основой для оценки демографических параметров, было показано, что для изученных группировок механизмы плотностно-зависимой регуляции ясно не проявлялись. Поэтому они не учитывались в модели. Дополнительно принято, что особи мигрируют из поселений независимо от существования коридоров между ними и другими

поселениями. Если поселение связано с другими, то мигранты распределяются между ними равномерно, если нет, то мигранты гибнут. Доля животных, мигрирующих за 1 нед из каждого поселения, была принята равной для juv — 0,777, sad — 0,285, ad — 0,056. Демографические параметры были взяты из [306]. Коэффициент вариации всех демографических параметров принят равным 10%, и значения параметров случайным образом менялись на каждом временном шаге (1 нед). В начале периода размножения первого года предполагается, что численность каждого изолированного поселения девять особей. Для каждой системы связей между участками счет вели в течение 100 лет.

Как и следовало ожидать, время сохранения популяции резко возрастает при введении миграций. Для популяции, состоящей из изолированных поселений, оно 3—4 года, для популяции, состоящей из двух поселений, связанных миграциями, оно во всех вариантах меньше 100 лет, для более сложной системы связей популяция не вырождалась в течение всех 100 лет счета. При этом увеличение числа каналов миграции приводит к повышению средней численности популяции. Если конфигурация связей такова, что популяция не вырождается в течение 100 лет, то средняя численность не зависит от конфигурации связей.

Авторы сравнивают последний результат с данными по наблюдениям за группой P. leucopus, занимающей участок, состоящий из шести локальных поселений, два из которых изолированы, а пути миграций между остальными образуют четырехугольник без диагоналей. В каждом из поселений оценивали относительное обилие животных в течение 12 нед. В изолированных поселениях средний по времени показатель обилия был в 1,5 раза ниже, чем в связанных миграциями, что качественно согласуется с результатом изучения модели.

Итак, миграции являются фактором, препятствующим вырождению популяции в случайной среде. Этот факт хорошо согласуется со здравым смыслом, но мало что дает с точки зрения описания и прогноза численности грызунов. Учет миграций при описании динамики реальных популяций требует прежде всего четкого определения размера территории, которую занимает рассматриваемая группа. В разделе 4.1 мы выделили следующие характерные размеры территорий, на которых рассматривается динамика мышевидных грызунов: 1) "остров" (локальная изолированная группа), характеризующийся тем, что на нем возможны интенсивные взаимодействия между особями, $S \lesssim 10$ га; 2) территория, занимаемая в цикле численности выходцами из одной резервации, $S \lesssim 5 \cdot 10^3$ га; 3) территория, достаточная для учета воздействия хищников, $S < 5 \times 10^4$ га; 4) территория, на которой основное влияние оказывают погодные факторы, $S \lesssim 5 \cdot 10^5$ га.

Мы считаем, что для описания динамики численности "острова" нет необходимости учитывать пространственную структуру популяции. В предыдущей главе было показано, что для качественного описания таких ситуаций достаточно локальных моделей динамики, но точный количественный прогноз численности на острове вряд ли возможен.

Коренной переход от точечных к пространственным моделям происходит при рассмотрении динамики на территориях второго типа. В то же время именно эти территории наиболее важны при описании популяцион-

ных циклов грызунов, и мы уже указывали, что поселения животных на таких территориях — порядка десятков квадратных километров — и должны рассматриваться в качестве микропопуляций. В этом случае необходимо четко определить характер перемещений животных между локальными местообитаниями. Выше мы рассмотрели ряд возможных описаний миграционных процессов у мышевидных грызунов (см. гл. 1). Опишем несколько основанных на них моделей.

4.3.2. Моделирование популяционной динамики в гетерогенной среде

Наиболее простым при описании динамики популяции в гетерогенной среде является представление о том, что территория обитания состоит из двух типов стаций — высокого качества и субоптимальных. Оно было реализовано в [377]. В модели рассматриваются только самки, которые разделены на две группы: неполовозрелые (juv) и половозрелые (ad). Животные группы juv могут перемещаться с полностью занятой на частично занятую территорию. Скорость эмиграции с оптимального участка вычисляется как

$$d_x = d_x(x_1, x_2, y_1, y_2, C_x) =$$

$$= \begin{cases} 0 & \text{для } x_2 < C_x, \quad x_1 < k_2 \cdot C_x \\ 0 & \text{для } z < v \\ 0{,}2 \cdot \exp(z/(v-z)) & \text{в остальных случаях,} \end{cases} \tag{45}$$

где x_1 — плотность juv в оптимальных местообитаниях; x_2 — плотность ad в оптимальном местообитании; y_1, y_2 — плотность тех же групп в субоптимальном местообитании; C_x — емкость оптимального участка; $v = y_2 + k_2 y_1$, $z = x_2 + k_2 x_1$, k_2 — соотношение вкладов в плотность особей групп ad и juv. Для субоптимального участка скорость эмиграции задается аналогичным образом

$$d_y = d_y(y_1, y_2, x_1, x_2, C_y) =$$

$$= \begin{cases} 0 & \text{для } y_2 < C_y, \quad y_1 < k_2 \cdot C_y \\ 0 & \text{для } v < z \\ 0{,}2 \cdot \exp(v/(z-v)) & \text{в остальных случаях,} \end{cases} \tag{46}$$

где C_y — емкость субоптимального участка.

Содержательно формулы (45)—(46) означают, что если емкость участка не заполнена или общая плотность на нем меньше, чем на другом участке, то миграция невозможна. В противном случае с участка, общая плотность на котором выше, животные перемещаются на участок, где плотность ниже.

Численный анализ модели показал, что при всех исследованных значениях параметров численность популяции на каждом из участков стабилизируется, т.е. миграция, описанные по (45)—(46), стабилизируют попу-

ляционную динамику. При этом учет зависимости от плотности длительности полового созревания не влияет на устойчивость модельных режимов динамики.

Рассмотрим модели гипотезы социальных барьеров [243]. Сам автор рассмотрел вопрос о том, стабилизирует ли социальный барьер численность популяции на модели [241], в которой механизмы плотностной регуляции были заданы очень громоздкой аналитической формулы, и его выводы остаются неясными. Н.Х. Стенсет [379] при изучении гипотезы социальных барьеров предположил, что территория, занимаемая популяцией, состоит из оптимального и субоптимального участков. Пусть x — плотность на оптимальном; y — на субоптимальном участках; $\lambda(x)$ — удельная скорость роста численности на оптимальном участке; $\varphi(x,y)$ — скорость миграции с оптимального участка на субоптимальный; p — выживаемость мигрантов в процессе миграций. Гипотеза социальных барьеров приводит к следующим естественным ограничениям на $\varphi(x,y)$ $\partial\varphi/\partial x \geqslant 0$, $\partial\varphi/\partial y < 0$, $\varphi(x,y) = 0$ при $x < 0$, $\varphi > 0$ при $x >> y$. Предположим, что скорость роста численности группы на оптимальном участке определяется еще и плотность растительности K, т.е. $\lambda = \lambda(x,k)$. Пусть плотность растительности меняется по логическому закону $\dot{K} = r \cdot K(1 - K/K_{max})$. Тогда динамика популяции с учетом динамики растительности может быть описана следующей системой уравнений:

$$\begin{aligned} dx / dt &= \lambda(x,K) \cdot x - \varphi(x,y) \cdot x, \\ dy/dt &= -g \cdot y + p \cdot \varphi(x,y) \cdot x, \\ dK / dt &= r \cdot K \cdot (1 - K / K_{max}) - f \cdot x, \end{aligned} \tag{47}$$

где f — интенсивность потребления кормов на оптимальном участке; g — интенсивность гибели животных на субоптимальном участке. В (47) предполагается, что на субоптимальном участке размножение невозможно. Если из оптимального участка выселение невозможно, то система (47) редуцируется до

$$\begin{aligned} dx / dt &= \lambda(x, K) \cdot x, \\ dK / dt &= r \cdot K \cdot (1 - K / K_{max}) - f \cdot x. \end{aligned} \tag{48}$$

Автору удалось доказать, что устойчивость равновесного решения системы (48) (без миграций) влечет устойчивость равновесного решения системы (47), учитывающей миграции, т.е. социальный барьер является дополнительным фактором стабилизации численности.

Итак, основной вывод из результатов изучения двух "теоретических" моделей динамики популяции с учетом миграции состоит в том, что миграции повышают устойчивость популяции как к случайным колебаниям параметров, так и к дестабилизирующему действию плотностно-зависимых механизмов регуляции.

Все описанные выше модели нельзя применять для описания динамики конкретных популяций. Результаты массового радионуклидного мечения, описанные в гл. 1, позволили нам построить модель динамики мышевидных грызунов в гетерогенной среде, в которой большинство парамет-

ров могут быть оценены по литературным данным или по данным полевых экспериментов.

Выше мы рассмотрели локальный вариант этой модели. Опишем ее полностью.

4.3.3. Модель динамики численности лесных полевок в горных местообитаниях Урала

В основу нашей модели динамики мелких млекопитающих в гетерогенном ландшафте положены следующие принципы (см. разд. 1.5).

1. Территория, занимаемая популяцией, состоит из стаций разного качества, в разной степени пригодных для существования и размножения животных: участки первого (*A*), второго (*B*) и третьего (*C*) типов. Отдельные участки, относящиеся к стациям разного типа, невелики (порядка одного-нескольких га) и перемежаются друг с другом. Для участков типа *A* мы ниже будем использовать термин "резервация". Зоны каждого типа могут разделяться на подтипы.

2. Животные "знают" окрестность гнездового участка на расстояниях разведочных выходов (1—2 км) и могут быстро (за 1—2 дня) переместиться на другое место и сформировать там новый гнездовой участок. Это позволяет им выбирать укрытия, вынашивания, выкармливания потомства и зимовки участок в стациях наилучшего типа из свободных в данный момент.

Емкость среды обитания в стациях каждого типа определяется плотностью убежищ (мы будем ниже считать, что она соответствует числу гнездовых участков на единице площади). Поскольку животные могут кормиться далеко от гнездовых участков, то различия в динамике кормовых ресурсов на разных участках можно не учитывать. Плотность убежищ максимальна на участках, относящихся к типу *A* и снижается при переходе к типам *B* и *C*.

4. Обусловленная средой компонента выживаемости животных максимальна на территориях типа *A* и снижается при переходе к типам *B*, *C*.

5. Самки не приступают к размножению, не заняв свободный в данный момент участок в пригодной для размножения зоне (*A* или *B*).

6. Представления о емкости среды особей разных структурных групп, введенные в локальном варианте модели, полностью переносятся на случай гетерогенной среды.

Модель оринтирована на полевок рода Clethrionomys, для которых экспериментальные данные, по нашему мнению, более обоснованы. Тем не менее мы считаем, что она применима для описания динамики других видов, занимающих существенно гетерогенную территорию.

Поскольку для полевок рода Clethrionomys явно выражена территориальность самок и существенно менее территориальность самцов [137], а последних, по-видимому, всегда достаточно для покрытия всех способных к размножению самок [150], мы рассматриваем в модели только самок.

Описание модели для локальной территории приведено в разд. 4.2. Введенная возрастная структура переносится на случай гетерогенной среды без изменений. В случае гетерогенной среды расширяется понятие

буфера. В этом варианте БФ объединяет животных, обитающих в зоне типа C, и особей, которые не имеют участка вследствие, например, заполнения емкости среды, но еще находятся в пределах зон A и B. Если емкость среды полностью не используется, а в группе БФ есть особи, то они переходят в группу sad в наилучшем из типов, емкость которых еще не заполнена. Если емкость всех стаций заполнена, то особи могут оставаться в группе БФ неограниченно долго.

Характер использования пространства и пространственных перемещений различен летом, зимой и в момент начала и конца периода размножения. Основные представления о процессах размножения, гибели и миграции приведены на блок-схеме модели (см. рис. 4.24). Временной шаг во всех вариантах — 5 дней. Как и для случая "острова" (разд. 4.1), реализованные в модели принципы приводят к тому, что при фиксированном соотношении площадей стаций разных типов популяционная динамика в течение года полностью определяется средней плотностью перед началом размножения. Поэтому удобным способом представления результатов является построение зависимости $P(T + 1) = f(P(T))$, где $P(T)$ — средняя плотность популяции. Опишем прежде всего результаты изучения модели для случаев, как и для случая острова, в которых плотностные механизмы регуляции не учитываются, а демографические параметры не меняются от года к году [12]. При этом было принято, что площади стаций последовательных типов относятся, как 1:5—1:10.

1. При $V = 1$ (напомним, что значение параметра V соответствует соотношению размеров участка перезимовавших самок и размножающихся сеголеток) средняя плотность популяции стремится к равновесной монотонно. Если животные сконцентрированы в резервациях, а условия в течение нескольких лет благоприятны, то при $V > 1$ максимальное значение весенней плотности $P(T)$ достигается на второй—четвертый годы и может превысить равновесное P^*, которое достигается на пятый—шестой год. Превышение максимальной весенней плотности над равновесной растет с ростом R и V. При R порядка 20—50 и $V = 3$ оно примерно двухкратное.

2. Обозначим R_i чистую кратность прироста численности для набора демографических параметров, соответсвующих типу местообитаний i. Динамика популяции в неоднородном пространстве, площади участков разных типов в котором равны R_i, в первом приближении определяется средним значением чистой кратности прироста численности за год и емкостью участков разных типов для размножающихся особей

$$\bar{R} = \sum_i R_i S_i L_i \Big/ \sum_i S_i L_i.$$

3. Если значение $\bar{R}$, вычисленное для всей пригодной для использования территории, меньше 1, то часть территории, начиная с участков наихудшего типа, в начале сезона размножения не используется. Чем меньше $\bar{R}$ (при выполнении общего условия $\bar{R} < 1$), тем меньше используемая часть территории. Исключение из использования участков разных типов при уменьшении $\bar{R}$ происходит скачком, при переходе $\bar{R}$ через граничные значения, определяемые соотношением емкостей стаций разного типа и их площадями (рис. 4.31).

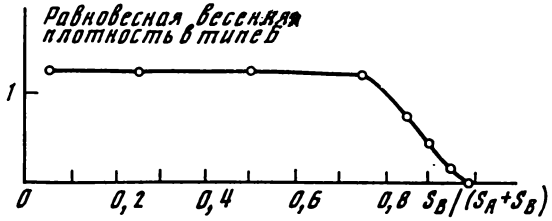


Рис. 4.31. Исключение из использования стаций субоптимального типа при увеличении их доли в используемой территории

S_A — площадь стации типа A; S_B — площадь стаций типа B, $R_A = 8$; $R_B = 1/2$

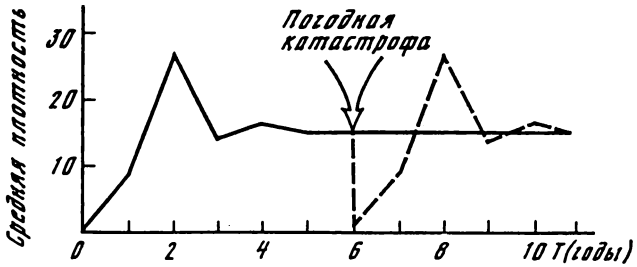


Рис. 4.32. Схематическое представление популяционной динамики на гетерогенной территории для ситуации, в которой при постоянных внешних условиях плотность стабилизируется

Эти результаты позволили нам создать следующее представление о динамике численности популяции в гетерогенной среде без учета зависимости демографических параметров от плотности [12] (рис. 4.32). Периодически повторяющиеся погодные катастрофы приводят к тому, что животные сохраняются только в резервациях. После этого при достаточно длительном сохранении благоприятных условий и при большой доле территорий с высоким значением плотность 2—4 года возрастает до максимального уровня, а затем снижается в 2—3 раза и стабилизируется. На низком значении плотность популяции стремится к равновесному уровню монотонно. При повторении погодной катастрофы животные на большей части территории гибнут, численность снижается в несколько десятков раз (что соответствует типичному соотношению площадей участков разных типов) и процесс роста численности и стабилизации повторяется снова. Если неблагоприятные условия возникнут раньше, чем плотность популяции достигнет стабильного уровня, то фаза роста численности затягивается. В частности, если средний интервал между последовательными погодными катастрофами меньше, чем время, требуемое для заселения всех субоптимальных стаций из резерваций, то динамика численности может быть достаточно сложной.

Воздействие на популяцию (климатическое, антропогенное и т.п.) проявляется прежде всего в изменении соотношения площадей участков разных типов и, следовательно, в изменении пространственного распределения животных. Наблюдая за плотностью популяции на небольшом участке, мы до некоторых пор не будем замечать увеличения интенсивности воздействия. После перехода воздействия через критический уро-

вень численность животных в точке наблюдения быстро снизится (пункт 3 рис. 4.31), что может создать неверное впечатление о возникновении нового фактора.

В этой главе мы достаточно подробно изучили роль плотностых механизмов регуляции в определении режимов популяционной динамики для случая гомогенной территории. Рассмотрим теперь их роль в формировании популяционной динамики в гетерогенном пространстве.

Прежде всего необходимо объединить представления о динамике мышевидных грызунов на "островах" и на больших территориях. Для этого необходимо ввести такое описание механизмов плотностной регуляции, которое единым образом реализуется как на небольшом изолированном участке, так и на территории большой площади.

Нам неизвестны эксперименты по выяснению роли плотностых механизмов регуляции на больших неоднородных территориях. Более того, мы уверены, что для их постановки следует принять не менее строгие предположения, чем тем, которые мы приняли при построении модели [375]. Поэтому мы проследили лишь за тем, чтобы последовательно совместить представления о пространственных перемещениях животных и действии плотностных механизмов регуляции.

Введение плотностных зависимостей в модель, описывающую динамику численности грызунов на больших территориях, вызывает существенные трудности. Ограничение на емкость среды в модели приводит к расселению молодняка в зоны худшего типа при заполнении тех станций, где животные родились. Такой механизм сохраняет плотность оседлых животных в стациях каждого типа на уровне их емкости. Введение в модель еще каких-либо плотностных зависимостей с этой точки зрения представляется излишним.

Чтобы совместились представления о проявлении механизмов плотностей популяции на локальных участках и о характере использования животными гетерогенной территории, примем, что на ход динамики численности оказывает влияние плотность самостоятельно существующих особей, не имеющих индивидуальных участков. При рассмотрении результатов Г. Буяльской [150] мы отмечали, что принятый способ представления плотностных зависимостей в виде зависимостей от общего числа самок не противоречит такому подходу.

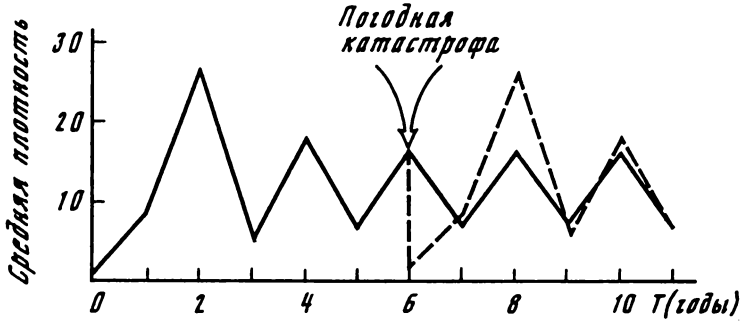


Рис. 4.33. Схематическое представление популяционной динамики на гетерогенной территории для ситуации, в которой при постоянных внешних условиях плотность колеблется

В нашей модели самостоятельно существующие особи, не имеющие индивидуальных участков, относятся к буферу. Поэтому примем, что на значения демографических параметров влияет превышение плотности буфера $P_{БФ}(t)$ над критической, а к случаю гетерогенной среды — результаты, описанные в разд. 4.2.

Распространяя результаты изучения действия механизмов регуляции (32)—(33) на случай гетерогенной территории, несложно сразу ограничить ситуации, в которых их действие вообще не будет проявляться. Ограниченная емкость среды приводит к тому, что плотность буфера ограничена. Поэтому в случае, если критическая плотность буфера $P_{БФ}^{кр}$ больше, чем реально достижимая в течение сезона размножения (например, при большой площади зон типа C), динамика популяции не изменяется относительно вариантов, в которых единственным механизмом регуляции является ограниченная емкость среды. С другой стороны — численный анализ показывает, что при $\bar{R} > 1$ (например, если вся доступная территория пригодна для размножения и для каждого типа условий местообитания $\bar{R}_i > 1$) популяционная динамика в первом приближении определяется значением $\bar{R}$ и при учете плотностных зависимостей. Поэтому к ситуации $\bar{R} > 1$ применимы результаты разд. 4.2. Заметим, что в случае, если $\bar{R}$ велико и возможны колебательные режимы динамики, их количественный прогноз, как правило, невозможен, но промежуток между годами максимумов плотности в большинстве случаев равен 2 годам (рис. 4.27 *д*).

В случае $\bar{R} > 1$, если возможны колебания плотности популяции, ход восстановления численности из резерваций может несколько отличаться от описанного для случая, если единственным механизмом регуляции является ограниченная емкость среды. Учет зависимостей параметров от плотности приводит (при $\bar{R} > 1$) к большей разнице между годами максимальной и минимальной плотности. При естественном соотношении площадей зон разных типов эти различия могут быть порядка пятикратных (рис. 4.33).

Для проверки непротиворечивости и предсказательной силы модели мы попытались реализовать в ее рамках наблюдаемую на Иремеле динамику численности красной полевки.

На основе картирования зон разной плотности и структуры населения красной полевки на Иремеле было выделено три основных типа местообитаний A, B, представленных подтипами B_1, B_2, и B_3, и C. Площади участков типов A и B_i относятся как 3:17:80:450, площадь участков типа C практически неограничена. Мы приняли, что летние значения выживаемости в каждой стации от года к году не меняются и грубо ценили их по наблюдаемой кратности прироста численности и известной плодовитости. Емкость стаций разных типов оценены по плотности пойманных там животных. В период с 1975 по 1985 г. в каждом году было известно:

1) в каких стациях наблюдалось размножение в течение лета;
2) начало вегетации растительности и урожайность ягодников;
3) общий фон гидрометеоусловий в течение лета и в критические

Таблица 4.4

Значение параметров, принятые при имитации динамики Cl. rutilus на Иремеле

Тип местообитания	Емкость среды летом, экз./га		Емкость среды зимой, экз./га	Выживаемость за 1 мес летом*, %			Выживаемость за месяц зимой**	Длительность полового созревания***	Интервал между пометами ***
	sad	ad		juv	sad	ad			
A	30	20	40	55	80	90	80	25	25
B_1	20	10	30	45	75	85	75	25	25
B_3	10	5	12	40	70	80	70	25	25
	2	1	3	30	65	75	65	25	25
БФ	0—5 в разных вариантах		0	65—80% в разных вариантах			50—80% в разных вариантах	—	—

* Не зависит от возраста и/или длительности времени нахождения в группе, в течение сезона размножения не меняется.
** Если в стации данного типа или буфера пережить зиму нельзя, то выживаемость принимается равной 50%.
*** Без учета плотностых эффектов.

периоды весны и осени (зоны наледей, затопления, зоны малой глубины или отсутствия снега в периоды резких похолоданий);

4) начало ночных заморозков;

5) сроки установления и глубина снежного покрова.

Обычно начало размножения красной полевки на Иремеле приурочено к началу интенсивной вегетации наземной растительности и массовому появлению цветущих эфемеров, а его окончание совпадает с началом регулярных ночных заморозков. По этим показателям мы определили длительность "лета" и "зимы" для модельных расчетов в каждом году.

Толщина снежного покрова и урожай ягодников определяют возможность размножения в конце зимнего периода в условиях Иремельского массива. Мы приняли, что при глубине снежного покрова более 1,5 м размножение в стациях типа *A* может начинаться на 1 мес раньше начала весенней вегетации растительности, а при глубине снега более 2 м размножение начинается на 1,5 мес раньше начала вегетации в стадиях *A* и B_1. Стации, в которых можно пережить зиму, определяются в модели гидрометеоусловиями в эти периоды. Значения параметров указаны в табл. 4.4.

Разделение животных на возрастные группы juv, sad, ad, adw проводили по комплексу признаков: степень развития тимуса, сезон года, вес и размер тела, состояние генеративных органов, развитие корней зубов.

Число животных групп juv, приходящихся в отловах на одного зверька групп sad и ad, при повышении плотности существенно снижалось. Это

Таблица 4.5

Период размножения и пригодность стаций для размножения и переживания зимы в разные годы

Год	Период размножения		Пригодность стаций для размножения летом				Пригодность стаций для переживания зимой			
	Начало	Конец**	*A*	B_1	B_2	B_3	*A*	B_1	B_2	B_3
1975	10,04	20,07	+	–	–	–	+	+	+	–
1976	01,05	10,08	+	–	–	–	+	+	+	–
1977	10,05	30,09	+	+	+	+	+	–	–	–
1978	30,05	10,08	+	–	–	–	+	+	+	+
1979	20,03	30,09	+	+	+	+	+	+	+	–
1980	20,04*	10,09	+	+	+	–	+	–	–	–
1981	20,05	10,09	+	+	+	–	+	+	+	–
1982	01,05	01,09	+	+	+	–	+	+	+	–
1983	10,05	10,09	+	+	+	+	+	–	–	–
1984	20,04	20,09	+	+	+	+	+	+	+	+
1985	10,05	20,09	+	+	+	+	+	+	+	+

Примечание. Знаком плюс (+) и минус (–) отмечены стации, в которых размножение (переживание зимы) в данном году возможно (невозможно). Начало и конец размножения указаны с точностью до декады. В строке, соответствующей 1975 г., указаны условия для зимы 1975—1976 гг. и т.д.

* В 1980 г. с начала второй декады мая и до конца первой декады июня постоянные заморозки, снегопады и оттепели привели к месячному перерыву в летнем размножении. В модели такие перерывы не предусмотрены, поэтому при расчетах мы приняли, что размножение в 1980 г. началось 20.05.

** Фактические сроки окончания периода размножения используются при расчетах без учета плотностных механизмов регуляции.

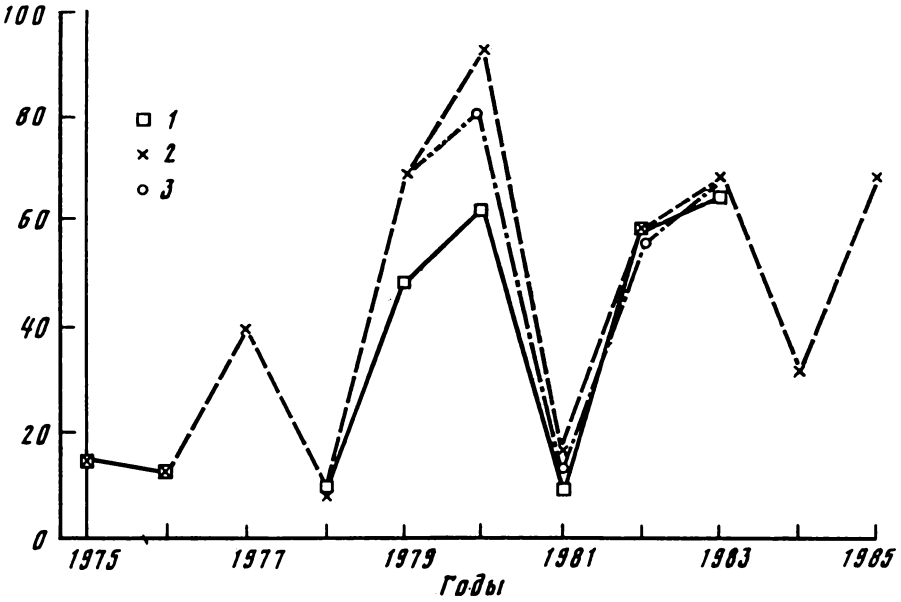


Рис. 4.34. Динамика численности Иремельской популяции и результаты модельной имитации
1 — природные данные (1975, 1976, 1978—1983 гг.); *2* — результаты имитации при знаениях параметров, указанных в табл. 4.4 и 4.5; *3* — результаты имитации при исключении зоны B_2 из пригодных для переживания зимы 1980/81 г.

могло быть обусловлено как повышением смертности молодняка, так и снижением доли размножающихся самок. Нам представляется, что действительности соответствует второе объяснение, так как в экстремальные по погодным условиям годы (1975, 1976, 1978), когда животные были сосредоточены в летний период в зонах A и B_1, перезимовавшие самки прекратили размножение в июле-августе, а прибылые самки из весенних и ранних летних пометов не размножались в течение всего лета. Поэтому мы приняли, что в условиях Иремеля повышенная плотность не влияет на выживаемость молодняка, но может приводить к полной остановке размножения, т.е. в (32)—(33) $\alpha = 1$, $d = 1$. Ниже мы будем сравнивать реальную динамику численности красной полевки в 1975—1985 гг. и модельные расчеты, проведенные при разных значениях ε. Весенняя плотность в 1975 г. была визуально оценена как "высокая", и в качестве начальных условий мы приняли, что в начале лета 1975 г. перезимовавшие самки полностью заполнили емкость среды в стации A.

Изменяя в модели условия от года к году в соответствии с данными табл. 4.5, мы прежде всего имитировали динамику численности красной полевки при фактически наблюдавшихся сроках окончания периода размножения и без учета действия плотностных механизмов регуляции размножения, т.е. при $\varepsilon = 1$. Экспериментальные данные и модельные расчеты приведены на рис. 4.34. Как видно, согласие вполне удовлетворительное во все годы, кроме 1980, в котором модельная численность существенно выше, чем в природе. Заметим, что существенное различие

между моделью и экспериментом, возникшее в 1980 г., уменьшается с годами, т.е. модель устойчива к ошибкам в определении параметров. Согласие становится практически полным при исключении зоны B_2 из тех, где возможно пережить зиму 1979—1980 гг.

Сокращение периода размножения в 1975, 1976 и 1978 гг. легко достигается введением зависимости интенсивности участия животных в размножении от плотности (33). Во все эти годы к концу фактического периода размножения животные заполняли емкость пригодных для размножения зон. Мы приняли, что $d = 1$ и уже при $\varepsilon = 0{,}8$ (а значит и при меньших ε) зависимость (33) приводит к практически полному прекращению размножения в указанные в табл. 4.5 сроки. Согласие модельной и реальной динамики при этом, конечно, сохраняется.

Таким образом, общая концепция подтверждается модельными рассмотрениями. Напомним ее основные положения. Ареал большинства популяций массовых видов мышевидных грызунов характеризуется мелкомасштабной пространственно-временной гетерогенностью. Внешние воздействия приводят к изменению площади и структуры доступных местообитаний и по-разному проявляются в зонах разного качества в ходе процессов размножения, гибели и расселения. При низкой численности животные концентрируются в зонах наилучшего качества, при повышении плотности начинают использоваться остальные участки, начиная с наилучших. Основной механизм регуляции плотности — расселение на незанятые территории. При невозможности расселения рост численности ограничивается эндогенными плотностно-зависимыми механизмами регуляции.

Для красной полевки формализация предложенной концепции в виде математической модели существенно облегчается явно выраженной территориальностью самок и существенно менее выраженной территориальностью самцов. Это позволяет интерпретировать емкость среды обитания как число пригодных для размножения участков на единице площади и тем самым конструктивно различать территории разного качества. Дальность иссследовательских выходов красных полевок в сочетании с мелкомасштабной мозаичностью популяционного ареала позволяет не учитывать удаленность друг от друга местообитаний разного кечества, что дает возможность предполагать достаточно равномерное распределение по территории особей, не имеющих собственных участков, и, следовательно, принять одновременное действие плотностных механизмов регуляции на всей занимаемой микропопуляцией территории.

В целом, популяционная динамика характеризуется пространственной структурой местообитаний, набором кратностей прироста численности за год для участков каждого типа и их пригодностью для переживания типичных погодных экстремумов, наблюдаемых в данной местности. Грубых оценок этих параметров и качественных предположений о виде плотностей зависимостей оказалось вполне достаточно для удовлетворительного согласия теории и эксперимента, а результаты устойчивы к возможным ошибкам.

Таким образом, структура местообитания выступает в качестве "посредника" между внешней средой и популяцией. Соответствие результатов натурных наблюдений и модельной имитации свидетельствует об адекватности использованного пространственного подхода. Его применение

для других видов и природных зон требует в основном определения уровня подвижности животных и учета специфики экологической мозаики конкретных районов.

4.4. МОДЕЛИ ГИПОТЕЗЫ ЧИТТИ И ЕЕ ОБОБЩЕНИЙ

Напомним, что гипотеза Читти и связанные с ней гипотезы основаны на предположении о том, что в популяции присутствуют животные двух фенотипов: "плодовитые" и "агрессивные" (П и А). У плодовитых особей высокая, а у агрессивных — низкая чистая удельная скорость роста

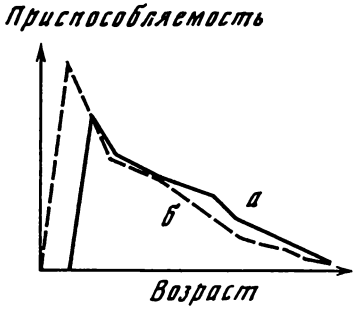


Рис. 4.35. Вид принятых при расчетах зависимостей приспособленностей от возраста $(x)k_{11}(x)(a)$, $k_{22}(x)(б)$, $k_{12}(x) = \max(k_{11}(x), k_{22}(x))$, по: [156]

численности. В зависимости либо от общей плотности популяции, либо от фазы численности один или другой фенотип имеет селективные преимущества. Выше мы рассмотрели работы, в которых изучалась связь между изменениями генетической структуры и численности популяции, и пришли к выводу о том, что изменения генетической структуры не являются причиной изменения численности популяции. И в эволюционном плане, как указывала Н.В. Башенина [7], сохранение генетически определяемого механизма колебаний численности совершенно непонятно.

Более естественной представляется противоположная точка зрения — изменения численности определяются факторами, не зависящими от генетической структуры популяции, но приспособленность особей разных генотипов зависит от плотности. Модель, в которой изменения генетической структуры популяции есть следствие изменений плотности, построена в [156]. Авторы предположили, что в популяции присутствуют два фенотипа, отличающиеся по возрасту, в котором начинается размножение. Пусть фенотипы отличаются по одному локусу с двумя аллелями A и a, число возрастных классов n (ниже $n = 13$) и скрещивание случайно. Пусть факторы, определяющие популяционную динамику, одинаково действуют на все генотипы и приводят к пропорциональному изменению плодовитости и выживаемости особей выделенных фенотипов. Авторы рассмотрели ситуацию, в которой параметры рождаемости и гибели были подобраны так, чтобы удельная скорость роста численности была равна нулю, и имитировали динамику частот генотипов, сохраняя в течение 40 временных шагов, соответствующие нулевой скорости роста численности, параметры, уменьшая их на 10% в течение следующих 40 шагов и увеличивая на 10% на третьем отрезке времени длиной 40 временных шагов. При этом авторы предположили, что возраст, в котором начинается размножение у гомо-

Таблица 4.6

Колебания частоты аллеля *A* при соотношении параметров на рис. 4.35, по : [156]

	Номер временного шага					
	40	60	80	100	120	140
Частота	0,2783	0,3080	0,3322	0,2825	0,2516	0,2570

зигот AA, на единицу меньше, чем у aa, а параметры разных фенотипов подобраны так, что соблюдается условие устойчивости полиморфного равновесия. Изменения частоты аллеля A в стабильном режиме для соотношения параметров, приведенном на рис. 4.35, указаны в табл. 4.6 .

Как видно из табл. 4.6, колебания частоты аллеля (~0,09) согласуются с наблюдаемыми в эксперименте [393], т.е. периодичекие (и небольшие!) изменения скорости роста численности популяции ведут к колебаниям генетической структуры, размах которых согласуется с природными наблюдениями. При этом изменения генетической структуры не оказывают влияния на скорость роста численности, т.е. предположения противоположны гипотезе Читти.

Вернемся к исходной гипотезе Читти. Мы уже указывали, что негативные результаты экспериментов по ее проверке могут объясняться тем, что выделенные на основе электрофоретического анализа фенотипы не являются "демографически значимыми". На моделях мы можем изучить принципиальные возможности объяснения популяционных колебаний за счет колебаний генетической структуры популяции. Н.С. Стенсет [374] исследовал достаточно общую модель гипотезы Читти вида

$$x = k_1(x,y) \cdot x \cdot f_1(x,y) + (1 - k_2(x,y)) \cdot y \cdot f_2(x,y) - x \cdot \varphi_1(x,y),$$

$$y = k_2(x,y) \cdot y \cdot f_2(x,y) + (1 - k_1(x,y)) \cdot x \cdot f_1(x,y) - y \cdot \varphi_2(x,y). \qquad (49)$$

Здесь x, y — плотности плодовитого и агрессивного фенотипов соответственно; $k_i(x,y)$ — доля потомков матерей фенотипа i, повторяющих фенотип матери; $f_i(x,y)$ — удельная плодовитость; $\varphi_i(x,y)$ — удельная смертность особей фенотипа i.

Согласно гипотезе Читти, при $x = y$

$$f_1(x,0) > f_2(0,y), \qquad (50)$$

т.е. при одном уровне плотности особей "своего" фенотипа плодовитость фенотипа П выше, чем фенотипа А.

$$\partial f_i / \partial x_j \leqslant 0, \quad \partial \varphi_i / \partial x_j > 0 \quad \text{для} \quad i = 1,2, \qquad (51)$$

т.е. с увеличением плотности любого из фенотипов удельная плодовитость особей каждого из фенотипов убывает, а удельная смертность возрастает:

$$0 \cong \partial f_2 / \partial x_1 >> \partial f_1 / \partial x_1 \cong \partial f_2 / \partial x_2 >> \partial f_1 / \partial x_2, \qquad (52)$$

т.е. влияние особей каждого фенотипа на удельную плодовитость особей "своего" фенотипа одинаково; при увеличении плотности П-особей плодовитость А-особей меняется мало, но при увеличении плотности А-

особей удельная плодовитость особей фенотипа П уменьшается существенно, причем последнее влияние наиболее сильное из всех рассмотренных. Сходным образом зависят от плотности коэффициенты удельной смертности особей разных фенотипов

$$0 \cong \partial\varphi_2 / \partial x_1 << \partial\varphi_1 / \partial x_1 \cong \partial\varphi_2 / \partial x_2 << \partial\varphi_1 / \partial x_2. \qquad (53)$$

Анализ системы уравнений (49) показывает, что его равновесное решение локально устойчиво. В зависимости от соотношения параметров модели в устойчивом равновесии могут присутствовать как особи обоих фенотипов, так и какого-то одного. Н.Х. Стенсет [374] считает, что эти факты доказывают непригодность гипотезы Читти для объяснения популяционных флуктуаций. Однако из общей теории хорошо известно, что в моделях типа (49) могут одновременно существовать и локально устойчивые равновесия, и устойчивые колебательные режимы [5]. Поэтому окончательное решение вопроса требует изучения устойчивости равновесного решения в целом. Насколько нам известно, для (49) при выполнении (50)—(53) этот вопрос не рассматривался, но в любом случае модель (49) слишком проста и не учитывает сезонности размножения, популяционную структуру и многие другие определяющие популяционную динамику факторы.

Доказательство глобальной устойчивости равновесия для нелинейных моделей редко удается провести аналитически. В общем случае единственная надежда на расчеты на ЭВМ достаточного количества вариантов популяционной динамики при разных начальных условиях. Именно такой подход реализован в [409]. Для популяции, занимающей территорию, подразделенную на связанные миграционными потоками локальные местообитания, авторы рассмотрели модели гипотезы Читти в исходной форме, а также модель гипотезы Чарнова—Файнерти [157] (см. гл. 1).

Территория, занимаемая популяцией, разделена в модели на резервации ограниченной емкости, которые отделены друг от друга транзитными территориями. Если число особей в резервации превышает ее емкость, то "лишние особи" мигрируют через транзитные территории в другие резервации. Вероятность гибели мигрирующих животных выше, чем оседлых. В популяции присутствуют особи агрессивного и плодовитого фенотипов. Рассматриваются два варианта описания расселения мигрантов. В первом варианте мигранты распределяются равномерно среди всех резерваций (включая исходную), во-втором — вводится фактор, который называется "проворство". Проворные животные предпочитают мигрировать не на произвольную, а на свободную резервацию. В модели принято, что за один временной шаг животные могут проверить соотношение между фактической плотностью и емкостью среды в трех резервациях. Если в одной из проверенных резерваций емкость среды не заполнена, то животное оседает в ней, в противном случае животное случайным образом выбирает четвертую резервацию для поселения. Для исходной формы гипотезы Читти и при учете проворства (и без него авторам не удалось найти такого сочетания параметров при котором становятся возможными незатухающие колебания численности популяции). Во всех рассмотренных случаях численность каждого из фонотипов стабилизировалась, причем в ряду случаев при естественных значениях пара-

метров в популяции сохранялись только плодовитые особи. Учет "проворства" не приводил при этом к какому-либо существенному изменению популяционной динамики.

В тех же предположениях гипотеза Чарнова—Файнерти [157] была интерпретирована авторами следующим образом. Каждая резервация может быть населена либо только плодовитыми, либо только агрессивными особями. Если в резервацию, занятую плодовитыми животными, вселяется один или несколько мигрантов из других резерваций, то все животные данной резервации (и резиденты, и мигранты) становятся агрессивными. Рассматривались варианты с равномерным распределением мигрантов между всеми участками и варианты с учетом "проворства" при расселении. И здесь во всех исследованных случаях (при разных начальных условиях и разных параметрах модели) численность популяции стабилизировалась.

Обе рассмотренные модели [374, 409] были оринтированы на аналитическое рассмотрение. Ради этого в них не были прямо учтены многие существенные особенности динамики мышевидных грызунов. Более детальная модель была построена Дж. Андерссон (цит. по: [268]). В ее модели предполагается, что уровень агрессивности наследуется как количественный признак, и плодовитые особи соответствуют нулевому значению этого признака. К сожалению, работа [115] недоступна, и мы не можем точно указать основные предположения модели и определить их соответствие гипотезе Читти. Тем не менее приведенное в работе Ч. Кребса [268] описание результатов достаточно однозначно. Дж. Андерссон показала, что незатухающие колебания численности возможны лишь при высоком коэффициенте наследования агрессивности ($h^2 > 0{,}8$). Поскольку в экспериментах (см. гл. 1) коэффициент наследования поведенческих и демографических параметров существенно ниже, модель Дж. Андерссон также приводит к представлению о стабилизации численности каждого из фенотипов и всей популяции при выполнении предположений гипотезы Читти.

В последнее время опубликован ряд работ, в которых математические модели более строго, чем в рассмотренных выше случаях, соответствуют гипотезе Читти [247, 341]. Рассмотрим подробнее работу Е.Поуслена [341], где изучена дискретно-непрерывная модель динамики популяции с учетом ее генетической и возрастной структуры. В модели принято, что в дискретные моменты времени в популяции происходят акты размножения, а между этими моментами возможна только гибель особей. В популяции выделено три генотипа — AA, Aa, aa — и две возрастные группы — размножающиеся и неразмножающиеся особи. Особи разных генотипов производят соответственно B_1, B_2 и B_3 потомков. Выживаемость потомства матерей разных генотипов от момента рождения до момента перехода в группу размножающихся особей обозначим P_1, P_2 и P_3. Длительность полового созревания принята равной одной шагу. Гибель особей между актами размножения описана дифференциальными уравнениями вида

$$du_i / dt = -(d_i + c_{i1}u_1 + c_{i2}u_2 + c_{i3}u_3)u_i, \qquad (54)$$

где u_i — плотность взрослых животных i-того генотипа; c_{ij} — коэффициенты, отражающие зависимость коэффицинтов удельной смертности особей генотипа i от плотности особей генотипа j. Скрещивание между

особями разных генотипов учитывается в модели в моменты формирования потомства. В эти моменты:

1. Вычисляется общее число сформированных гамет, равное

$$G_1 = p_0^2 N_0, \quad G_2 = 2p_0(1 - p_0)N_0, \quad G_3 = (1 - p_0^2)N_0,$$

где $N_0 = B_1u_1 + B_2u_2 + B_3u_3$, $p_0 = (B_1u_1 + B_2u_2/2) / N_0$.

2. Вычисляется число особей каждого генотипа, дожившего до половой зрелости (т.е. до следующего временного шага)

$$G_1' = P_1G_1, \quad G_2' = P_2G_2, \quad G_3' = P_3G_3.$$

3. Дожившие до половой зрелости особи добавляются к уже существующим половозрелым.

Результаты анализа модели удобно излагать, используя величины $W_i = P_iB_ie^{-d_i}$, играющие роль относительных приспособленностей генотипов.

Условия сохранения обоих аллелей имеют вид:

$$W_2 > \max(W_1 c_{21}/c_{11}, W_3 c_{23}/c_{33}) \text{ при } \max(W_1, W_3) > 1,$$

$$W_2 > 1 + \sqrt{(1 - W_1) \cdot (1 - W_3)} \text{ при } \max(W_1, W_3) < 1. \qquad (55)$$

При этом при некоторых наборах параметров модели полиморфное равновесие неустойчиво, т.е. возможны незатухающие колебания численности и генетической структуры популяции. Устойчивые колебания возникают, например, при наборах параметров, указанных в табл. 4.7.

Для указанных в табл. 4.7 параметров не выполняется первое из условий (55) — $W_2 < \max(W_1 c_{21}/c_{11}, W_3 c_{23}/c_{33})$. При этом естественно интерпретировать особей генотипа *AA* как агрессивных — на их смертность особи других генотипов влияют относительно слабо — C_{11}, C_{12}, $C_{13} << 1$, а приспособленность их невысока — 1,0006. Особей генотипа *aa* естественно рассматривать как плодовитых, на их смертность особи других генотипов, в том числе и они сами, влияют сильно. Значения параметров гетерозигот *Aa*, приведенные в табл. 4.7, интерпретировать труднее. По-видимому, при естественных значениях параметров гетерозигот получить незатухающие колебания автору не удалось. Как видно из табл. 4.7, гетерозиготы

Таблица 4.7

Значения параметров, при которых в модели (54) возможны затухающие колебания частот генотипов, по: [341]

Генотип	Параметр						
	B	*P*	*d*	C_{i1}	C_{i2}	C_{i3}	W_i
AA	2,72	1	1	0,05	0,05	0,05	1,0006
Aa	7	0,41	1	0,5	0,005	0,005	1,02
aa	12	1	1	10	5	0,5	4,4

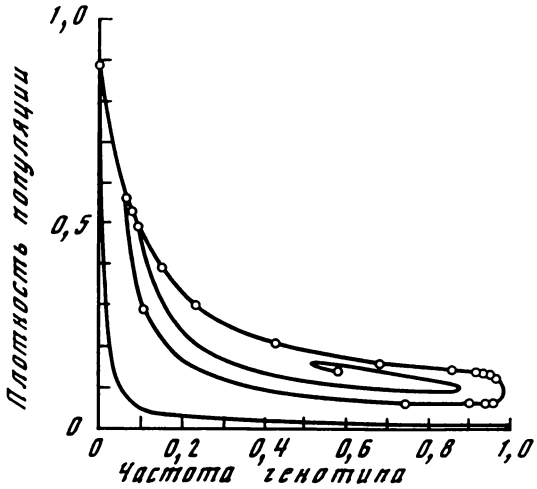


Рис. 4.36. **Динамика частот фенотипов при невыполнении (55), по [341]**

слабо чувствительны и к плотности особей других генотипов, и к своей собственной ($a_{2j} < 1$ для всех j), а выживаемость молодняка у них ниже, чем у обоих гомозигот. В результате приспособленность гетерозигот *Aa* получается такой же, как и у агрессивных особей, но характер смертности отличается от принятой для особей других генотипов. В итоге при указанных в табл. 4.7 значениях параметров в модели наблюдаются устойчивые колебания периода 76 временных шагов с длительным периодом низкой численности и коротким периодом высокой. По приведенному в [341] (рис. 4.36) можно оценить, что размах колебаний порядка 10. Вопрос о том, возможны ли колебательные режимы динамики при более естественных значениях параметров гетерозигот, остается открытым.

Наиболее общее рассмотрение гипотезы, связывающей изменения генетической структуры и колебаний численности популяции, приведено, по нашему мнению, в работах В.М. Ефимова и Ю.К. Галактионова [37, 39]. Их работы позволяют выявить принципиальный момент, определяющий "успех" в объяснении колебаний численности как следствие колебаний генетической структуры популяции.

Как и во всех рассмотренных случаях авторы предполагали, что агрессивный и плодовитый фенотипы определяются одним локусом с двумя аллелями. Пусть *AA*-особи плодовиты, *aa* — агрессивны, *Aa* — имеют промежуточные свойства. Пусть приспособленность гетерозигот выше, чем обеих гомозигот, независимо от численности популяции, т.е. в популяции всегда сохраняется устойчивый полиморфизм по рассматриваемому локусу. Принципиальное значение имеет предположение о том, что удельная скорость роста численности зависит не только от значения численности популяции в данный момент времени, но и от того, какова фаза численности, т.е. убывает численность или возрастает. В.Н. Ефимов и Ю.К. Галактионов [39] предполагают, что если численность популяции

снижается, то при том же уровне численности удельная скорость ее изменения меньше, чем в случае, когда численность возрастает. Их обоснование этого принципиального момента основано на представлении о популяционной территории как о совокупности небольших участков высокого качества — резерваций, разделенных территориями худшего качества. Пусть численность популяции низка, и животные группируются в резервациях. Поскольку плодовитость максимальна у *AA*-особей, то численность групп с повышенной частотой аллеля *A* растет быстрее, и средняя частота аллеля *A* в популяции вначале возрастает. После начала интенсивных миграций возрастает доля гетерозигот и доля агрессивного фенотипа вследствие его повышенной приспособленности при высокой плотности. В фазе спада частота аллеля *A* при том же уровне численности ниже, чем на фазе подъема, отсюда и скорость роста численности ниже, чем при той же численности в фазе роста. Ясно, что изложенное представление очень критично по отношению к описанию миграционных процессов и характеру формирования пар в популяции и должно быть подтверждено на более строгой модели. Но при его выполнении в популяции возможны незатухающие колебания численности и генетической структуры, пропорциональные различиям в скорости роста численности в фазе спада и подъема. Предположение о неоднозначности зависимости удельной скорости роста численности от плотности популяции является принципиальным. Если оно не выполняется, то численность и генетическая структура стабилизируется, как и во всех изложенных выше моделях. Нам представляется, что такое предположение использовали неявно и другие авторы генетических гипотез регуляции. Как мы видели, при однозначной зависимости колебания численности и генетической структуры в моделях возможны лишь при очень специальных сочетаниях параметров.

Итак, общий вывод из рассмотрения моделей гипотезы Читти и других "генетических" гипотез состоит в том, что при естественных соотношениях параметров моделей колебания численности и генетической структуры возможны лишь при неоднозначной зависимости удельной скорости роста численности от плотности. Объяснение колебательных режимов динамики за счет изменения генетической структуры популяции возможно лишь в предположении, что при одной и той же плотности в фазе снижения удельная скорость роста ниже, чем в фазе подъема. Нам неизвестны какие-либо работы по его эксперимeтальной проверке. В рамках моделей с однозначной зависимостью возможны лишь небольшие колебания генетической структуры и численности популяции. В то же время в случае учета генетической структуры популяции количество требуемых для идентификации моделей параметров резко возрастает и их получение очень затруднительно. Таким образом, мы считаем, что на современном уровне представлений о связи генетических и демографических процессов в популяции объяснение колебаний численности мелких млекопитающих на основе "генетических" гипотез не может быть обосновано.

Глава 5

МОДЕЛИ ДИНАМИКИ СООБЩЕСТВ, ВКЛЮЧАЮЩИХ ПОПУЛЯЦИИ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ

До сих пор мы рассматривали модели популяций мышевидных грызунов, построенные без прямого учета взаимодействия их с ресурсами, хищниками или другими видами. Такой подход во многом оправдывается приведенными в гл. 2 данными об отсутствии во многих случаях лимитирования мышевидных пищевыми резурсами, органиченном прессе хищников или существенной конкуренции. Ясно, однако, что предположение о том, что динамику грызунов можно описать без учета взаимодействий с популяциями других видов можно проверить, только построив модель динамики всего сообщества.

Возможные предположения о воздействии кормовых ресурсов и хищников на динамику численности популяции мы рассмотрели в гл. 2. Рассмотрим основанные на этих предположениях модели.

Модели динамики популяций организмов, использующих ограниченный ресурс, рассмотрены в серии работ А. Ломницкого, Я. Омбаха и Я. Ухманьского [290, 291, 292, 402]. Упор в них сделан на рассмотрение последствий неравномерного распределения ограниченного ресурса между организмами. Авторы принимают, что особи ранжированы по уровню доступности ресурсов. Если численность популяции в момент t равна N_t, то ранг особей меняется также от 1 до N_t. Будем считать, что ресурс прибывает с постоянной скоростью C, а количество ресурса, доступного особи ранга x–y (x) зависит еще и от количества ресурсов V и численности популяции N, т.е. $y = y\ (x, V, N)$. То, что особи ранжированы по уровню доступности ресурса, означает: $y\ (x, V, N)$ монотонно убывает по x. Размножение в моделях определяется количеством доступного ресурса. Для того чтобы особь участвовала в размножении, необходимо, чтобы она получила R единиц ресурсов в единицу времени. Пусть $y\ (x, V, N) < R$ особь не участвует в размножении и погибает. Особь, участвующая в размножении, производит в единицу времени $1 + h\ (y\ (x, V, N)–R)$ потомков. Ранг особи, которой достается R и более единиц ресурсов (L), определяется из уравнения $y(L, V, N) = R$.

Поскольку $y(x, V, N)$ убывает, то уравнение $y\ (L, V_t, N_t) = R$ имеет единственное решение, т.е. ранг выживших в момент времени t особей (L_t) определяется однозначно.

Выпишем уравнения динамики численности популяции Если $N_t \leqslant L_t$, то

$$N_{t+1} = N_t + h \sum_{x=1}^{N_t} (y(x, V_t, N_t) - R). \tag{1}$$

При $N_t > L_t$ уравнения популяционной динамики имеют вид

$$N_{t+1} = L_t + h \sum_{x=1}^{N_t} (y(x, V_t, N_t) - R). \tag{2}$$

Динамика ресурса описывается уравнениями

$$V_{t+1} = V_t + C - \sum_{x=1}^{N_t} y(x, V_t, N_t). \quad (3)$$

Из (1)—(3) сразу следует, что при $N_t \leqslant L_t$, т.е. в том случае, когда все особи могут участвовать в размножении, значение N_t возрастает. Поэтому интерес представляет случай $N_t > L_t$, т.е. уравнения (2)—(3).

Рассмотрим вначале случай, в котором функция распределения ресурса не зависит от плотности [402]. При этом естественно принять, что при x–const $y(x, V)$ монотонно возрастает по V, а различия между количеством ресурса, потребляемого особями разных рангов, уменьшается с ростом V, т.е.

$$\partial y/\partial V > 0, \quad \partial^2 y/\partial x \partial V < 0. \quad (4)$$

Примем, что при очень высокой обеспеченности ресурсом ($V \to \infty$) особи любого ранга потребляют одно и то же его количество, т.е.

$$y(x, V) \to a = \text{const}. \quad (5)$$

Эти условия удовлетворяют, например, функции $y(x, V) = a(1 - a/V)^x$ и $y(x, V) = aV/x^w$ $(0 < w \leqslant 1)$, рассмотренные в [290].

Несложно показать, что при выполнении (4)—(5) численность популяции стабилизируется, т.е. ранжированное независимое от плотности распределение ресурса приводит к стабилизации численности популяции.

В [292] рассмотрены функции, зависящие от всех трех параметров. Изучены два частных случая

$$y(x,V,N) = \begin{cases} a \text{ при } N \leqslant V/a \\ V/N \text{ при } N > V/a, \end{cases} \quad (6)$$

т.е. ресурс равномерно распределяется между всеми особями с учетом того, что никакая из них не может получить его более чем a единиц и

$$y(x,V,N) = \begin{cases} a \text{ при } N \leqslant V/a \\ 0 \text{ при } x > V/a, \end{cases} \quad (7)$$

т.е. ресурс распределяется только среди V/a особей максимального ранга. Рассмотрено также обобщение (6)—(7). Пусть часть особей самого высокого ранга может полностью удовлетворять свои потребности, т.е. получать a единиц ресурса, а количество ресурса, достающегося остальным особям, линейно убывает с увеличением их ранга.

Обозначим $k(N)$ максимальный ранг особей, полностью обеспеченных ресурсом, тогда

$$y(x,N) = \begin{cases} a \text{ при } x \leqslant k(N) \\ \text{линейно убывает при } x > k(N). \end{cases} \quad (8)$$

Естественно принять, что при повышении плотности популяции ранг особей, которые получают максимальное количество ресурса, убывает, т.е. $dk(N)/dN < 0$.

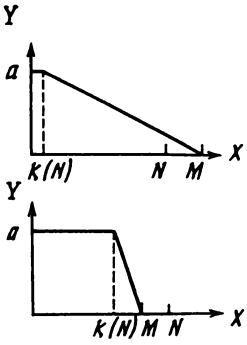


Рис. 5.1.

Рис. 5.1. Зависимость количества ресурса, приходящегося на особь ранга x для двух способов выбора $k(N)$, по: [292]
Пояснения см. в тексте

Рис. 5.2. Зависмость N_{t+1} от N_t для случая равномерного распределения ресурса, по: [292]
Пояснения см. в тексте

Рис. 5.3. Зависимость N_{t+1} от N_t для случая неравномерного распределения ресурса, по: [292]
Пояснения в тексте

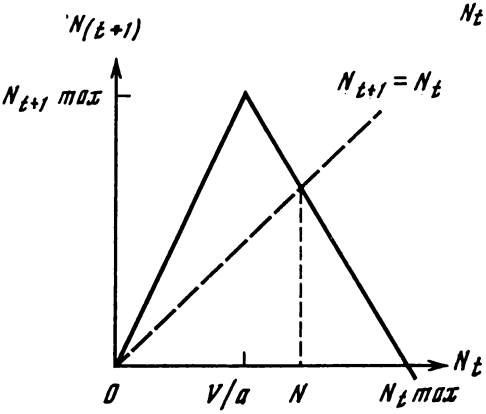


Рис. 5.2

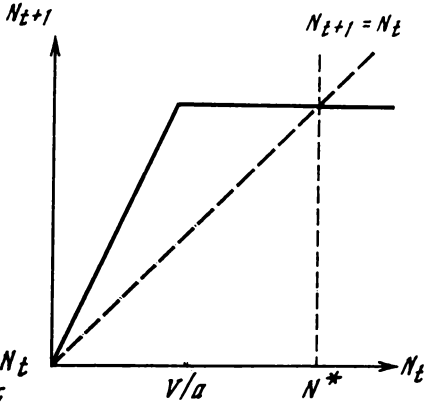


Рис. 5.3

Если ресурсов мало, то при зависимости от плотности потребления не все особи могут их получить. Максимальный ранг особи, которая еще получает ресурс (M_t), определяется из условия

$$\sum_{x=1}^{M_t} y(x, N_t) = V. \tag{9}$$

При избытке ресурса часть его не используется и $M_t > N_t$ (рис. 5.1).

Рассмотрим, какие режимы популяционной динамики возможны в случае зависимости функции распределения ресурса от плотности популяции. Для равномерного распределения ресурса (6) имеем

$$N_{t+1} = \begin{cases} hN_t(a - R) \text{ при } N_t \leqslant V / a \\ h(V - RN_t) \text{ при } N_t > V / a. \end{cases} \tag{10}$$

Зависимость N_{t+1} от N_t приведена на рис. 2. В этом случае равновесная численность популяции равна $N^* = h \cdot V/(1 + h \cdot R)$, и равновесное решение $N_t \equiv N^*$ локально и глобально устойчиво при

$$R < 1/h. \tag{11}$$

С другой стороны — система уравнений (2)—(3) имеет смысл лишь при $N_t > 0$. Это условие приводит к другой зависимости между параметрами (6)

$$R\ (1 - R/a) < 1/h. \tag{12}$$

Несложно показать, что существует область значений параметров h и R, при которых выполняется (12) и не выполняется (11), т.е. численность популяции колеблется. (рис. 5.2)

В другом крайнем случае (7) ресурс достается только особям высокого ранга — зависимость N_{t+1} от N_t имеет вид, указанный на рис. 5.3, и аналитически выражается как

$$N_{t+1} = \begin{cases} hN_t(a - R) \text{ при } N_t \leqslant V / a \\ hV(1 - R / a) \text{ при } N_t > V / a. \end{cases} \tag{13}$$

В этом случае равновесное $N_t = N^* = hV(1 - R/a)$ превышает полученное для (12) и глобально устойчиво при любых значениях параметров.

В общем случае уравнения популяционной динамики имеют вид

$$N_{t+1} = \begin{cases} hN_t(a - R) \text{ при } N_t \leqslant V / a \\ h(a - R)(R \cdot k(N_t) + V(1 - R / a)) / a \text{ при } N_t > V / a. \end{cases} \tag{14}$$

Равновесное решение определяется из уравнения

$$N^* = h\ (a - R)\ (R \cdot k\ (N^*) + V\ (1 - R/a))/a, \tag{15}$$

и необходимое и достаточное условие его существования суть $h\ (a - R) > 1$.

Равновесное решение локально устойчиво при

$$h(a - R) \cdot (R/a) \cdot dk/dN|_{N=N^*} > -1. \tag{16}$$

Для выполнения (16) необходимо, чтобы скорость изменения функции $k\ (N)$ в точке равновесия, т.е. значение $dk/dN|_{N=N^*}$, была достаточно мала по абсолютной величине. Содержательно это значит, что число особей, получающих максимально возможное количество ресурса, менялось при изменении плотности не слишком быстро. В противном случае численность популяции колеблется.

Бросается в глаза, что результаты, полученные при учете зависимости функции распределения ресурсов от плотности, не отличаются от полученных в моделях плотностно-зависимой регуляции. При этом зависимость N_{t+1} от N_t вида (14) сходна с исследованными в гл. 4, но она получена не на основе феноменологических плотностных зависимостей, а на основе представления о неравномерном распределении ресурсов. Мы считаем, что такое совпадение можно рассматривать как одно из обоснований использования нелинейных моделей вида $N_{t+1} = f(N_t)\ N_t$, рассмотренных в гл. 4.

Учет неравномерного распределения ресурса приводит дополнительно к повышению устойчивости популяции при возможности миграции с перенаселенного участка. Выше мы предполагали, что не получившие достаточного количества ресурса особи погибают. Ясно, что эти особи могут мигрировать, то спад численности, вызванный гибелью особей, выражен меньше, так как мигрирующие особи не используют часть

ресурсов, которой им все равно не хватило бы для выживания. Формально возможность миграции приводит к изменению уравнения (3). Оно в этом случае имеет вид

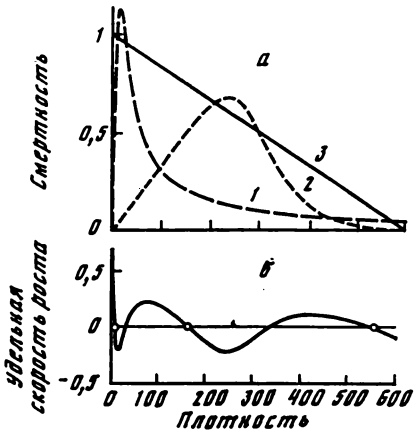
$$V_{t+1} = V_t + C - \sum_{x=1}^{L_t} y(x, V, N). \tag{17}$$

Несложно показать, что равновесная численность группы, описываемая уравнениями (2) и (17), выше, чем для ситуации, описываемой (2), (12). Так же несложно доказывается, что если условие устойчивости равновесия выполняется для модели без учета миграции (2), (12), то оно выполняется и для (2), (17), т.е. учет возможности мигрировать повышает устойчивость системы.

Модели (2)—(17) достаточно общие и не учитывают специфические особенности мелких грызунов. Мы подробно рассмотрели их потому, что неравномерное распределение ресурса можно рассматривать как естественное следствие социальной иерархии в популяциях грызунов. Работы по экспериментальной проверке этого принципа, пригодные для идентификации моделей, нам неизвестны, но в теоретическом плане его учет позволяет обосновать используемые феноменологические плотностные зависимости.

Существует много моделей динамики абстрактных сообществ, которые могут рассматриваться и в применении к мышевидным грызунам. Результаты их изучения, как правило, отвечают на вопрос, "что может наблюдаться при рассмотренных предположениях". К настоящему времени весь спектр подобных вопросов рассмотрен в достаточной степени лишь для теории плотностно-зависимой регуляции. При ее рассмотрении мы начали с вопроса о том, что может быть, если регуляция существует в принципе, и дошли до моделей динамики грызунов, которые можно идентифицировать по реальным данным и результаты изучения которых можно количественно сравнить с экспериментальными.

В моделях динамики сообществ спектр возможных предположений намного шире, а данных относительно меньше, поэтому мы рассмотрим только одну общую модель, в которой к модели гипотезы социальных барьеров добавлены простейшие предположения о воздействии хищников на мелких грызунов. В модели Дж. Хестбека [243] учтены три трофических уровня — растительность (K), растительноядные грызуны (H) и хищники (P). Принято, что изменение плотности корма и плотности хищников происходят существенно медленнее, чем изменение плотности травоядных, т.е. можно считать, что H = const, K = const. Основными в модели являются предположения о нелинейности вклада миграции и хищничества в изменение удельной скорости роста численности грызунов. Авторегуляторная, миграционная и обусловленная хищничеством компоненты удельной скорости роста приведены на рис. 5.4. Как видно из рисунка, автор принял, что хищничество описывается функцией Холлинга типа III, а интенсивность миграции при повышении плотности возрастает, но затем в соответствии с гипотезой социальных барьеров снижается. Форма аналитического описания кривых, приведенных на рис. 4, не имеет существенного значения и выбрана достаточно произвольно. В итоге,



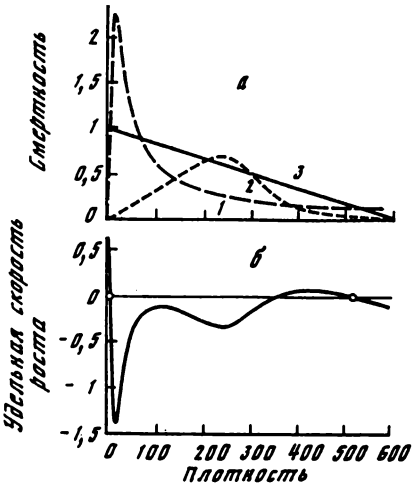


Рис. 5.4. Слагаемые в (18) как функция плотности грызунов (*а*) и зависимость результирующей удельной скорости роста популяции грызунов от плотности (*б*), по: [243]

1 — смертность за счет хищничества; *2* — убыль за счет миграции; *3* — линейно убывающая удельная скорость роста логистической компоненты. Устойчивые равновесные значения соответствуют регуляции за счет хищничества (10 ос./га), миграций 180 ос./га и кормовой емкости среды 560 ос./га, $r = \rho = \alpha = 1{,}0$, $\beta \cdot P = 30$

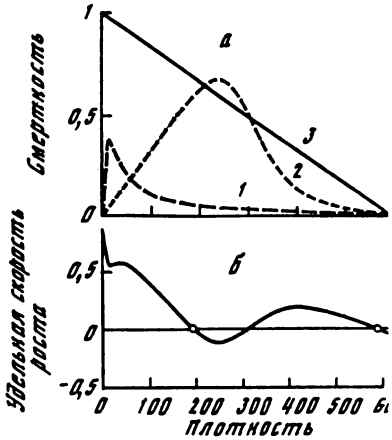
Рис. 5.5. Компоненты удельной скорости роста и их результирующая для случая двух устойчивых равновесных значений, соответствующих регуляции за счет хищничества (5 ос./га) и за счет кормовой емкости среды (520 ос./га), по: [243]

$r = \rho = \alpha = 1{,}0$, $\beta P = 60$; остальные обозначения те же, что и на рис. 5.4

уравнение для описания динамики плотности мелких грызунов имеет вид

$$dH / Hdt = r(1 - H / k) - \alpha(H / H_s) / (1 + \rho(H / H_s)^8) - \\ -\beta HP / (H_0^2 + H^2). \qquad (18)$$

Первое слагаемое в первой части (18) описывает изменение численности грызунов от количества ресурсов, второе — задает интенсивность миграции, третье — хищничества. В (18) при $H \geqslant H_o$ хищник уже не использует всех доступных жертв; H_s — плотность, соответствующая плотности индивидуальных участков; K — кормовая емкость среды. Принято, что $H_0 < H_s < K$. Положительные константы α, β и ρ задают интенсивность миграции, хищничества и конкуренции. Разный вклад каждого из трех учтенных механизмов (т.е. разные значения α, β, ρ) приводят к тому, что у (18) может быть одно, два или три устойчивых равновесия. Наименьшее из них соответствует регуляции численности хищниками, промежуточное — регуляции за счет миграции, максимальное — полной эксплуатации ресурсов. По данным автора [242], для M. californicus интенсивность хищничества начинает снижаться при $H \cong 10$—15 ос./га, миграция наиболее интенсивна при $H \cong 150$—200 ос./га, а кормовая емкость среды $K \cong 400$—800 ос./га. На этом основании он принял, что $H_o = 13$, $H_s = 300$, $K = 600$. Число стабильных



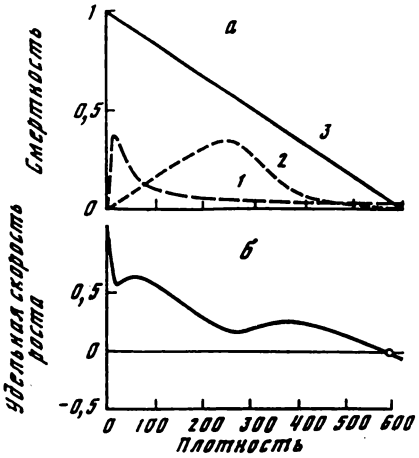


Рис. 5.6. Компоненты удельной скорости роста численности и их результирующая для случая двух равновесных значений, соответствующих регуляции за счет миграции и кормовой емкости среды, по: [243]

$r = \rho = \alpha = 1{,}0$, $\beta \cdot P = 10$; остальные обозначения те же, что и на рис. 5.4

Рис. 5.7. Компоненты удельной скорости роста и их результирующая для случая одного устойчивого равновесного значения, соответствующего превышению кормовой емкости угодий, по: [243]

$r = \rho = 1{,}0$, $\alpha = 0{,}5$, $\beta \cdot P = 10$; остальные обозначения те же, что и на рис. 5.4

уровней плотности мелких грызунов определяется уровнями хищничества (β) и эмиграции (α). При относительно высоком уровне хищничества у (18) два устойчивых равновесных решения. Одно соответствует высокой степени эксплуатации хищниками, второе — полному использованию ресурсов (рис. 5.5). При снижении уровня хищничества становится возможна регуляция за счет миграции и появляется промежуточное устойчивое равновесие (см. рис. 5.4). При дальнейшем снижении уровня хищничества "пропадает" равновесие, обусловленное процессом хищников, но сохраняются два остальных (рис. 5.6). Если и пресс хищников, и интенсивность миграции невелики, то регуляция численности возможна лишь за счет количества корма (рис. 5.7).

Дж. Хестбек [243] приводит много примеров разных уровней плотности мышевидных грызунов, наблюдаемых в полевых исследованиях. Для каждого уровня он указывает причину, его обусловливающую, и показывает, что есть основания считать, что в природе, так же как и в модели, низкий уровень (десятки особей на 1 га) определяется интенсивным хищничеством, средний (сотни ос. /га) — миграцией, высокий (тысячи ос./га) — количеством ресурса.

Перейдем к рассмотрению имитационных моделей. Понять, насколько справедливы полученные на их основе результаты, без детального изучения моделей невозможно. Ограниченный объем книги не позволяет рассмотреть их подробно, поэтому, мы ограничимся перечислением основных выводов.

Известно несколько моделей, в которых описание динамики сообществ

проведено на основе энергетических потоков. Удачными примерами являются работы В. Гродзинского с соавт. [227] и работа [417]. В первой, исходя из оценок энергетических потребностей, авторы оценили потребление растительной пищи популяций M. arvalis и сравнили эту величину с фактическим ущербом, складывающимся из повреждения растений, подавления роста и ухудшения качества урожая. Фактический ущерб урожаю оказывается в 4—13 раз выше, чем потребление, а в год массового размножения воздействие M. arvalis снижает урожай зерна на 2,25 кг/га в день. Во второй работе [417], в модели взаимодействия M. arvalis с растительностью, авторы учли детальные результаты экспериментов многих исследователей [174, 198, 220, 226, 228, 299] по физиологии размножения, созревания, по воздействиям на эти процессы абиотических факторов и кормовых условий. Авторы сумели "замкнуть" модель, т.е. определить значения всех необходимых параметров и сравнить результаты моделирования и полевых наблюдений.

Согласие модельных результатов и фактической динамики получилось [417] вполне удовлетворительным. На этой основе авторы исследуют влияние уровня продуктивности растительности на динамику численности грызунов. Показано, что при снижении продуктивности все более четко проявляются сезонные когорты, а если продукция растительности слишком высока, то она перестает влиять на динамику грызунов, численность которых полностью регулируется плотностными зависимостями. В то же время соотношение огромной подготовительной работы, проведенной в [417], и результатов несколько разочаровывает.

Рассмотренная модель была развита Ф. Спитцем [370] введением возможности миграции. Кроме того, для описания продуктивности растительности использован упрощенный подход. Принято, что продуктивность прямо связана с температурой и ее значение вычисляется по регрессионной зависимости. В [370] приведены два новых относительно [417] результата. Во-первых, показано, что существенное влияние на динамику численности в модели оказывает возрастная структура популяций весной. При "молодой" популяции весной численность возрастает, при "старой" — падает (рис. 5.8). Учет миграции позволяет реализовать в модели и эффект экотона — повышенную плотность популяции на окраинах местообитаний относительно центральных территорий. Оба эти эффекта наблюдаются в экспериментальных исследованиях, но не рассматривались до сих пор в моделях.

Известно несколько попыток описать динамику численности или биомассы популяций мышевидных грызунов совместно с другими входящими в сообщество видами на основе простых зависимостей типа функционального отклика. В работе Е.В. Байбикова и др. [6] рассмотрена модель сообщества растительность—лемминги—песцы. В модели учтены биомассы песцов, леммингов, зимней и летней растительности. Растительность разделена на два класса, так как по данным авторов в зимний период лемминги используют дополнительные корма, которые не используются летом.

Численность леммингов и песцов в модели колеблется с периодом 3—4 года и большим размахом (рис. 5.9). При этом пики численности песцов наблюдаются в модели через год после пика численности лем-

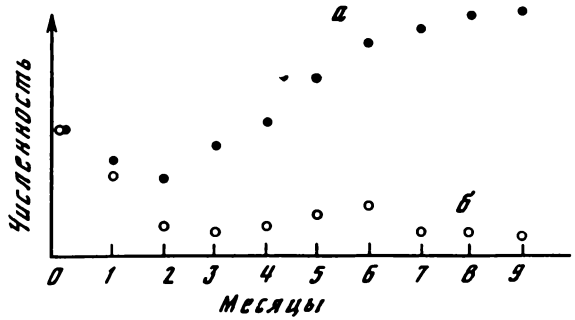


Рис. 5.8. Динамика численности модельной популяции

а — низкий средний возраст перезимовавших (1—3 мес); *б* — высокий средний возраст перезимовавших (5—7), по: [370]

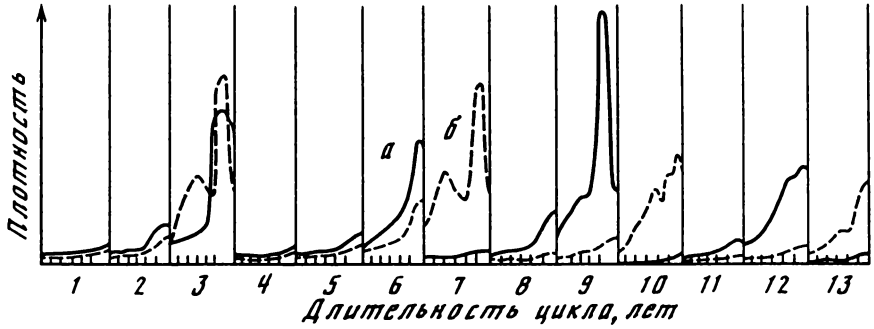


Рис. 5.9. Динамика численности модельных популяций сибирского (*а*) и копытного (*б*) леммингов, по: [6]

мингов. Колебания определяются эндогенными механизмами регуляции численности леммингов типа описанных в [81]. Выше мы указали, что такие зависимости нуждаются в серьезном экспериментальном подтверждении.

Детальное и пригодное для количественной проверки описание динамики альпийской экосистемы с акцентом на динамику мышевидных грызунов проведено в работах [120, 288], основанных на оригинальных наблюдениях и [181, 234]. Как и в только что рассмотренной работе, модель учитывает три трофических уровня — растительность, грызуны, хищники. Основной фактор динамики численности грызунов в модели — эндогенная регуляция размножения. Принято, что после численности размножение прекращается на 18 двухнедельных периодов, а затем в течение 8 двухнедельных периодов все параметры линейно возрастают до нормального уровня.

Основное внимание в работе уделено проверке гипотез цикличности динамики грызунов. Рассмотрена роль хищничества, взаимодействия с растительностью, плотностно-зависимых механизмов, погодных факторов. Все рассмотренные механизмы приводят к 100-кратным и более колебаниям плотности грызунов. На этой основе авторы считают, что

изучение модели говорит в пользу полифакторной гипотезы динамики грызунов. Однако при рассмотрении всех гипотез предполагается, что после изменения состояния среды, кормовой базы, интенсивности хищничества или численности популяции установившиеся значения параметров сохраняются неизменными по меньшей мере в течение года. Выше мы подробно рассмотрели модели с годичным или близким к нему запаздыванием и показали, что для них колебательные режимы динамики с периодом 3—4 года и большой амплитудой являются типичными (гл. 4). Таким образом, во всех случаях к желаемому результату привела не биологическая основа гипотезы, а ее формальная реализация.

Подводя итог, отметим, что в целом построение и изучение моделей сообществ грызуны—растительность—хищники находится в начальной стадии. Рассмотренные модели носят, по-нашему мнению, иллюстративный характер, а их результаты основаны не на учете механизмов взаимодействия организмов разных трофических уровней, а на действии какого-либо одного "грубого" фактора, типа жесткой эндогенной регуляции. Пока что сложность разработки таких моделей не "окупается" получаемыми результатами. По нашему мнению, это обусловлено смешением в них разных по пространственным масштабам процессов — плотностной регуляции, хищничества, действия погодных факторов и т.п.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей книге мы последовательно проводили мысль о том, что наряду с характерными временными интервалами, используемыми при описании динамики мелких млекопитающих (интервал между последовательными когортами, сезон, год), принципиально важно учитывать характерные пространственные масштабы изучаемых явлений. Конкретизация пространственных масштабов, к которым относятся гипотезы, существенно ограничивает их применение. При этом оказывается, что некоторые гипотезы не согласуются с экспериментами и противоречат результатам теоретического (модельного) рассмотрения. Тем не менее мы считаем, что для каждого уровня пространственной детализации существуют гипотезы, которые либо позволяют предсказывать численность расссматриваемых группировок, либо объясняют причину невозможности такого предсказания. Попытаемся кратко характеризовать рассмотренные в книге гипотезы и определить те из них, которые на сегодняшнем уровне развития популяционной экологии животных представляются нам наиболее обоснованными и пригодными для описания динамики численности популяций и ее прогнозирования.

Начнем с "локальных" гипотез. На примере полевок рода Clethrionomys мы определили характерный размер территории, на которой можно пренебрегать пространственной неоднородностью распределения кормов, убежищ и перемещениями особей. Для лесных полевок это участки порядка 10 га и, переходя к другим видам, легко определить, что размер "локальных" участков равен суммарной площади нескольких десятков индивидуальных участков особей. На таких территориях в естественных условиях обитает до нескольких сотен животных, и изменения их численности имеет смысл рассматривать только в том случае, если миграциями между участком и окружающими территориями можно пренебречь.

К локальным участкам относятся популярные генетические гипотезы — гипотеза Читти и гипотеза Смита с соавт (см. разд. 1.6). По нашему мнению, обе эти гипотезы непригодны для объяснения популяционной динамики грызунов. С одной стороны, с ними не согласуются данные строго поставленных генетических экспериментов, ориентированных на электрофоретически подвижные белковые системы, с другой — модельное изучение (см. разд. 4.4) демонстрирует принципиальную невозможность объяснения колебаний численности локальных группировок грызу-

нов на основе обратной связи между плотностью и генетической структурой группы по другим не рассматривавшимся в экспериментах системам.

Не менее популярная гипотеза стресса (см. разд. 1.2) также не может, по нашему мнению, объяснить наблюдаемые в тщательных экспериментах, проведенных на локальных участках, зависимости демографических параметров от плотности. В принципе не важно, каким именно образом мы будем объяснять снижение интенсивности размножения, наблюдаемое при высокой плотности. Подробное модельное изучение (см. разд. 4.1 и 4.2) показывает, что наблюдаемые в локальных группировках плотностные зависимости позволяют объяснять и предсказывать изменения плотности группы в рамках гипотезы С.С. Шварца о специфичности когорт (см. разд. 1.3). Эта гипотеза в существенной степени феноменологическая. Мы отметили, что ни гипотеза стресса, ни генетические гипотезы в своих нынешних формулировках не дают приемлемого объяснения зависимостям демографических параметров когорт от плотности. Быть может, замедление размножения при повышении плотности может быть объяснено на основе эффекта Бруса (см. разд. 1.2) или повышения температуры тела при повышении интенсивности контактов. Мы наблюдали последнее в ряде экспериментов, но специального изучения не проводили.

Вторым характерным размером для полевок рода Clethrionomys являются территории площадью порядка тысяч гектаров. Такая территория соответствует одной или нескольким резервациям и всем производным от них временным поселениям, и мы считаем ее минимальной при рассмотрении микропопуляционных процессов (см. разд. 1.4 и 1.5). В общем случае линейный размер такой территории можно определить через характерную дистанцию расселения (до 500—1000 м для рода Clethrionomys), соотношение площадей локальных участков разного качества и скорость роста численности вида в рассматриваемой местности. По-видимому, наиболее просто определить размер такой территории "обратным" способом, зная период существенных флуктуаций численности в данной местности. В этом случае линейный размер микропопуляционной территории равен дистанции расселения, умноженной на период цикла. Заметим, что как рассмотрение динамики на локальном участке имеет смысл лишь при возможности пренебречь миграциями, так и рассмотрение территорий микропопуляционных масштабов имеет смысл лишь в существенно гетерогенной среде. В противном случае четкое определение соотношения механизмов эндогенной регуляции, миграций и расселения вряд ли возможно. Результаты теоретического изучения подтверждают, что для однородной территории микропопуляционных масштабов динамика численности может быть очень сложной и непредсказуемой.

Модель динамики красной полевки в гетерогенной среде мы рассмотрели в разд. 4.3. Как видно из изучения модели, принципиальное значение для адекватного прогноза имеет правильное определение пригодности местообитаний разного типа для переживания погодных экстремумов — весенних и осенних затоплений и заморозков, а также соотношения площадей территории разного типа. В рамках микропопуляционных масштабов представляется возможным достаточно просто учитывать кормовую емкость угодий и конкуренцию между разными

видами грызунов. Дальние кормовые выходы животных (см. разд. 1.4 и 1.5) позволяют ориентироваться лишь на средний уровень кормовой емкости. Оба описанных в разд. 2.4 подхода к формализации представлений о конкуренции приводят к ускоренному насыщению емкости среды при учете нескольких видов по сравнению с одновидовой ситуацией.

И для локальных участков, и для микропопуляционных территорий среднее по пространству количество корма наряду с защитными свойствами определяет емкость среды обитания. К двум указанным масштабам применимы три из четырех описанных в разд. 2.1 гипотез взаимодействия грызунов с растительными кормами. Это гипотезы — "восстановления питательных веществ", "отравления токсинами" и "подрыва кормовой базы". Однако экспериментальные данные показывают, что учтенные в этих гипотезах факторы либо не имеют определяющего значения для грызунов, либо играют роль лишь в специальных ситуациях. С теоретической точки зрения нет оснований отвергать и генетические теории, учитывающие миграции особей и относящиеся к микропопуляционным территориям (см.разд. 1.6). Однако каких-либо экспериментальных подтверждений этих гипотез нам неизвестно.

Локальные и микропопуляционные территории еще недостаточно велики для рассмотрения закономерностей взаимодействия грызунов и хищников.

Для учета хищничества мы ввели в рассмотрение территории площадью порядка десяти тысяч гектаров, на которых можно рассматривать закономерности динамики оседлых территориальных группировок основных видов хищников. Для объяснения динамики грызунов на таких территориях представляется пригодной гипотеза альтернативной жертвы Д. Лэка, получившая в последнее время экспериментальное подтверждение (см. разд. 2.2). В то же время ведущим фактором этих колебаний может быть обусловленное внешними условиями изменение продуктивности растительности. Конкретный механизм взаимодействия сформулирован в гипотезе О. Калелы (см. разд. 2.1). Именно объединение этой гипотезы с гипотезой Лэка приводит к гипотезе динамики трехкомпонентного сообщества (растительность—грызуны—хищники) Хорнфельда—Ханнсона (см. разд. 2.2), которая позволяет объяснить синхронную динамику растительности, грызунов, разных групп птиц, теплокровных хищников и эпизоотий, наблюдаемую во многих случаях. При этом роль эпизоотий в определении динамики грызунов пока недостаточно ясна, но в первом приближении можно рассматривать ее аналогичной роли хищников (см. разд. 2.3).

Математические модели динамики сообществ, включающих мышевидных грызунов, пригодные для интерпретации на территориях, где хищничество является регулярным фактором воздействия, разработаны в существенно меньшей степени, чем модели динамики для локальных и микропопуляционных территорий (см. табл. 5). Пока что явно недостаточно экспериментальных количественных данных в этом отношении и модели динамики сообществ могут рассматриваться лишь как иллюстрации общих представлений. Ясно, однако, что такое рассмотрение возможно только в том случае, когда нам достаточно хорошо известны спектры питания оседлых хищников и возможности изменения их рациона.

Изучение этих вопросов пока очень далеко от завершения. Можно лишь предполагать, что реализуются два крайних варианта. Когда основные виды хищников — специалисты, они отслеживают изменения численности грызунов. Если основная масса грызунов потребляется полифагами, то они могут стабилизировать численность жертвы (см. разд. 2.2). По-видимоу, рассмотрение хищничества в качестве существенного фактора динамики мышевидных грызунов оправдано в ситуациях, когда емкость среды для хищников достаточно высока. В противном случае хищничество будет второстепенным фактором.

Максимальные по размеру территории, выделенные при рассмотрении динамики мышевидных грызунов — это те, на которых решающее и прямое значение имеют погодные факторы. Размер таких территорий определяется сходством действия существенных для грызунов факторов погоды. В тех случаях, когда погодные факторы лимитируют демографические процессы, такие территории могут достигать сотен тысяч гектаров. Динамика численности на рассматриваемой площади в этом случае может быть описана посредством регрессионных уравнений, связывающих обилие грызунов и значения погодных факторов (температура, влажность и т.п.) (см. гл. 3). Ясно, что лимитирование погодными факторами динамики грызунов возможно лишь на границах ареала. В центре ареала такие регрессии могут быть построены лишь для небольших территорий) (см. гл. 3), но усреднение зависимостей и построение регрессий, общих для больших участков, там невозможно.

В пределах ареала каждого вида территории перечисленных четырех типов наверняка не исчерпывают всех возможных ситуаций. Мы выделили их потому, что считаем возможным прогноз численности животных в случае, когда территория, на которой должен быть сделан прогноз, может быть отнесена к одному из выделенных типов. В противном случае мы считаем прогнозирование невозможным. Наличие нескольких равноправных факторов разной природы, управляющих численностью популяци, переводит, по нашему мнению, прогнозирование их численности в область искусства и не может в настоящее время проводиться сколько-нибудь последовательно.

В заключение отметим, что ограниченный объем книги не позволил нам рассмотреть интересный вопрос эволюционного объяснения особенностей демографии и динамики численности грызунов. Основополагающей в этом направлении следует считать работу В. Шаффе и Р. Тамарина [350], в которой дано достаточно убедительное доказательство неприемлемости объяснения колебаний численности грызунов за счет механизмов плотностной регуляции. Вопросы эволюции демографических параметров Rodentia рассматриваются в серии работ Н.Х. Стенсета с соавт. [381, 382].

Приложение

МЕХАНИЗМЫ ПЛОТНОСТНО-ЗАВИСИМОЙ РЕГУЛЯЦИИ В ПОПУЛЯЦИЯХ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Вид	Комментарий	Источник
	Сокращение длительности периода размножения при повышении плотности	
Lemmus trimucronatus	Раннее окончание размножения, начало размножения от плотности не зависит	[265]
Lemmus trimucronatus	Позднее начало размножения, окончание размножения от плотности не зависит	[313]
Lemmus trimucronatus	Раннее окончание размножения	[398]
Dicrostonyx groenlandicus	Ранеее окончание размножения, начало размножения от плотности не зависит	[265]
Lemmus lemmus	Раннее окончание размножения	[58]
Microtus pennsylvanicus	Позднее начало размножения в фазе спада численности	[259, 272]
Microtus pennsylvanicus	Позднее начало и раннее окончание размножения	[392]
Microtus ochrogaster	Позднее начало размножения в фазе спада численности	[259,272]
Microtus californicus	Ранее окончание размножения	[127, 244, 266]
Microtus towusendii	Позднее начало размножения, окончание размножения от плотности не зависит	[215]
Microtus towusendii	Раннее окончание размножения в пике численности, позднее начало в год депрессии	[130]
Clethrionomys glareolus	Раннее окончание размножения	[214, 324]
Clethrionomys rufocanus	Раннее окончание размножения	[256]
Clethrionomys rutilus	Позднее начало и раннее окончание размножения	[53]
Clethrionomys glareolus	Позднее начало и раннее окончание размножения	[252, 323, 412, 420]
	Снижение интенсивности размножения при высокой плотности	
Lemmus lemmus	Искусственные популяции	[357]
Microtus ochrogaster	Отрицательная корреляция между плотностью и интенсивностью размножения самок	[211]

Вид	Комментарий	Источник
Clethrionomys gapperi	Сеголетки вступают в размножение только при гибели перезимовавшей самки и освобождении территории для размножения	[331]
Microtus agrestis	Снижение числа детенышей, производимых на половозрелую самку	[318]
Clethrionomys glareolus	Число размножающихся самок на острове площадью 4 га постоянно	[145, 146, 149]
Clethrionomys glareolus	В год перед пиком и в год пика численности число размножающихся самок одинаково	[412]
Clethrionomys glareolus	Плотность размножающихся самок постоянна	[252, 323]
Clethrionomys glareolus	Открытые выгородки в природе. Прекращение размножения при плотности выше 700 ос./га	[214]
Clethrionomys rufocanus	Замедление интенсивности размножения в середине лета при плотности 155 ос./га, несмотря на избыток пищи	[256]
Peromyscus maniculatus	Снижение доли размножающихся самок в лабораторной группе	[396]
Mus musculus	Прекращение размножения самок в лабораторной колонии после пятого поколения	[176]
Mus musculus	Снижение частоты беременности при плотности выше 70 ос./м^2 в лабораторной группе	[112]
Mus musculus	При пониженной кормообеспеченности редукция органов размножения у размножающихся животных в лабораторной группе	[386]
Замедление полового созревания при повышенной плотности		
Dicrostonyx groenlandicus	—	[265]
Microtus ochrogaster	—	[200]
Lemmus trimueronatus	—	[265]
Microtus pennsylvanicus	Замедление созревания самцов	[272]
Microtus ochrogaster	То же	[272]
Microtus ochrogaser	Лабораторная группировка	[126]
Microtus californicus	Замедление созревания самцов	[286]
Microtus ochrogaster	—	[259]
Microtus townsendii	При низкой плотности более раннее созревание и большие семенники у самца	[139]
Microtus townsendii	При низкой плотности более раннее созревание самцов	[346]
Microtus townsendii	—	[278]
Microtus brewerii	—	[392]
Microtus arvalis	Лабораторная группировка, подавление созревания самцов	[277]

Вид	Комментарий	Источник
Microtus arvalis	Свободно растущая популяция, замедление созревания самцов	[158]
Clethrionomys gapperi	Созревают только особи, родившиеся до июля включительно	[199, 200]
Clethrionomys gapperi	Созревают только животные первой когорты	[331]
Clethrionomys glareolus	10% самок созревают в год своего рождения, и эта доля снижается с увеличением плотности	[420]
Clethrionomys glareolus	Увеличение длительного полового созревания у родившихся летом и осенью по сравнению с родившимися весной	[43]
Clethrionomys glareolus	В год низкой численности созревают особи, родившиеся до середины августа, при повышении численности — особи, родившиеся до начала июля, при максимальной численности сеголетки не созревают в год своего рождения	[412, 413]
Clethrionomys glareolus	В популяции стабильной численности животные созревают в год своего рождения. В популяции колеблющейся численности в год пика сеголетки не созревают	[324]
Clethrionomys glareolus	В год низкой численности сеголетки созревают к возрасту 2 мес. С ростом плотности для особей, созревающих в год своего рождения, уменьшается, в год высокой численности созревают единицы из родившихся в данном году	[229]

ЛИТЕРАТУРА

1. *Андерсон Т.* Статистический анализ временных рядов. М.: Мир, 1976. 755 с.

2. *Баженов А.В., Большаков В.Н., Садыков О.Ф.* Новый метод мечения мелких млекопитающих и опыт его использования // Экология. 1984. № 2. С. 64—66.

3. *Баженов А.В., Большаков В.Н., Садыков О.Ф.* Усовершенствованный метод массового мечения плотоядных животных и опыт его использования // Биофиз. науки. 1985. № 9.

4. *Баженов А.В., Садыков О.Ф., Большаков В.Н., и др.* Способ мечения мелких млекопитающих: Авт. свидетельство № 1015301 // Бюл. отрытий и изобретений. 1983. № 16. С. 159.

5. *Базыкин А.Д.* Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М.: Наука, 1985. 180 с.

6. *Байбиков Е.В., Белотелов И.В., Завьялова С.В.* и др. О моделировании природных популяций и сообществ // Математическое моделирование: Процессы в сложных экономических и экологических системах. М., 1986. С. 207—219.

7. *Башенина Н.В.* Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 352 с.

8. *Бененсон И.Е.* Плотностно-зависимая регуляция и колебания численности полевок // Математические методы в медицине и биологии. Свердловск, 1984. С. 121—123.

9. *Бененсон И.Е.* Плотностно-зависимая регуляция и колебания численности мелких млекопитающих // Материалы моделирования популяционных экологических процессов. Владивосток, 1987. С. 6—31.

10. *Бененсон И.Е., Гашев Н.С.* Анализ динамики численности островного поселения рыжей полевки Clethrionomys glareolus на основе оценивания демографических параметров по методу Джолли-Себера. Выживаемость // Журн. общ. биологии. 1985. Т. 46, № 1.

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

12. *Бененсон И.Е.,Садыков О.Ф.* Пространственная имитационная модель популяции красной полевки // Моделирование популяционной динамики мелких млекопитающих. Свердловск, 1985. С. 56—87.

13. *Бененсон И.Е., Садыков О.Ф., Кашапов Р.Ш.* Ограниченность ресурсов — причина отсутствия популяционных циклов у лесного лемминга на Южном Урале // Исследование актуальных проблем териологии. Свердловск, 1983. С. 75—76.

14. *Бердюгин К.И.* Материалы по фауне грызунов каменистых россыпей Урала // Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск, 1979. С. 64—77. (Тр. Ин-та экологии растений и животных; Вып. 122).

15. *Бердюгин К.И.* Территориальные взаимоотношения грызунов — обитателей каменистых россыпей Урала // Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск, 1980. С. 37—53.

16. *Бердюгин К.И., Садыков О.Ф.* Опыт использования прижизненных красителей для мечения грызунов // Экология. 1981. № 5. С. 63—66.

17. *Большаков В.Н., Балахонов В.С., Бененсон И.Е.* и др. Мелкие млекопитающие Уральских гор (Экология млекопитающих Урала). Свердловск, 1986. 100 с.

18. *Васильев С.В., Поляков И.Я., Саулич М.И., Сергеев Г.Е.* Алгоритм решения задач прогнозирования многофакторного процесса динамики численности популяций // Тр. ВИЗР. 1976. Вып. 50. С. 139—164.

19. *Васильев С.В., Поляков И.Я., Сергеев Г.Я.* Теория и методы использования моделирования и ЭВМ в защите растений // Тр. ВИЗР. 1973. Вып. 39. С. 61—119.

20. *Волков В.И., Ершов И.Е.* Корреляционный прогноз численности красно-серой полевки (Clethrionomys rufocanus) в Приамурье // Зоол. журн. 1978. Т. 57, № 4. С. 587—596.

21. *Вольтерра В.* Математическая теория борьбы за существование / Пер. с фр.; Под ред. Ю.М. Свирежева. М.: Наука, 1976. 286 с.

22. Вопросы экологии. М.: Высш. шк., 1962. Т. 6. 248 с.

23. *Воронцов Н.Н., Фрисман Л.В., Надлер Ч.Ф., Фрисман Е.Я.* Популяционная генетика и геногеография мелких млекопитающих: Сообщ. III: Временная изменчивость частот аллелей трансферринов в популяциях сусликов Голарктики // Генетика. 1983. Т. 19, № 3.

24. *Галактионов Ю.К., Ефимов В.М., Ердаков Л.И.* Возможный механизм эколого-

генетической регуляции динамики численности мышевидных грызунов // Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск, 1979. С. 119—121.

25. *Гаузе Г.Ф.* Математический подход к проблемам борьбы за существование // Зоол. журн. 1933. Т. 12, № 3. С. 170—177.

26. *Гашев Н.С.* Размножение, рост и развитие пашенных полевок в Ильменском заповеднике // Бюл. МОИП. 1977. Т. 82, № 1. С. 29—40.

27. *Гашев Н.С.* Динамика структуры популяций мелких мышевидных грызунов на примере контролируемых групп рыжих полевок // Экология. 1978. № 6. С. 55—60.

28. *Гилева З.А., Бененсон И.Е., Большаков В.Н., Прушинская Н.М.* Популяционное значение генетически детерминированного сдвига в соотношении полов у копытного лемминга // Механизмы регуляции численности леммингов и полевок на Крайнем Севере. Владивосток, 1980. С. 36—41.

29. *Гроссман С., Тернер Дж.* Математика для биологов. М., Высш. шк., 1983. 383 с.

30. *Гуляева И.П.* Изменение генетической структуры популяции узкочерепной полевки в разных фазах цикла динамики численности // Генетика. 1983. Т. 19, № 1. С. 75—81.

31. *Гуляева И.П., Оленев Г.В.* Об изменении электрофоретической картины трансферринов сыворотки крови рыжей полевки в зависимости от физиологического состояния животных // Экология. 1979. № 6. С. 47—52.

32. *Добринский Л.Н., Давыдов В.А., Кряжимский Ф.В., Малафеев Ю.М.* Функциональные связи мелких млекопитающих с растительностью в луговых биогеоценозах. М.: Наука, 1983.

33. *Дубянская Л.Д., Дубянский М.А.* Опыт сезонного альтернативного прогнозирования численности большой песчанки Rh. opthimus (Rodentia, Cricetidae) в популяциях Северного Приаралья // Зоол. журн. 1979. Т. 58, вып. 5. С. 742—750.

34. *Дунаева Т.Н., Кучерук В.В.* Материалы по экологии наземных позвоночных тундры Южного Ямала // Материалы к познанию фауны и флоры СССР. 1941. Вып. 4(19). С. 1—80.

35. *Дэвис Д.Е., Кристиан Дж. Дж.* Популяционная регуляция у млекопитающих // Экология. 1976, № 1. С. 15—31.

36. Европейская рыжая полевка / Под ред. И.В. Башенина. М.: Наука, 1981. 351 с.

37. *Ефимов В.М., Галактионов Ю.К.* Математическая модель экологического механизма регуляции динамики численности животных // Математическая теория биологических процессов: Тез. докл. I конф. Калининград, 1976. С. 114—116.

38. *Ефимов В.М., Галактионов Ю.К.* Основы прогноза динамики численности водяной полевки // Науч.-техн. бюл. / ВАСХНИЛ, Сиб. отд-ние. 1982. Вып. 22: Экология вредителей сельскохозяйственных культур. С. 11—26.

39. *Ефимов В.М., Галактионов Ю.К.* О возможности прогнозирования циклических изменений численности млекопитающих // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44, № 3.

40. *Жигальский О.А., Бененсон И.Е.* Исследование причин колебаний численности полевок на стохастической имитационной модели // Проблемы экологии Прибайкалья: Тез. докл. к респ. совещ. Секц. 3. Математическое моделирование экосистем и популяций. Иркутск, 1979. Т. 1. С. 118—119.

41. *Жигальский О.А., Кряжимский Ф.В., Бененсон И.Е.* Исследование взаимоотношений физиологических функций, ответственных за динамику численности на математической модели // Эколого-физиологические исследования в природе и эксперименте. Фрунзе, 1979.

42. *Загорская Е.О.* Авторегуляция численности в семье грызунов // Животный мир Белорусского полесья, охрана и рациональное использование. Гомель, 1981. С. 44—45.

43. *Ивантер З.В.* Популяционная экология мелких млекопитающих таежного северо-запада СССР. Л.: Наука, 1975. 247 с.

44. *Калабухов Н.И.* Итоги исследований по экологии вредных грызунов в СССР за 20 лет (1917—1937) // Зоол. журн. 1937. Т. 16, вып. 5. С. 950—971.

45. *Карлин С.* Основы теории случайных процессов. М.: Мир, 1971. 536 с.

46. *Карулин Б.Е., Шилов И.А., Никитина Н.А.* и др. Суточная активность и использование территории рыжей полевкой по наблюдениям за зверьками, меченными радиоактивным кобальтом // Зоол. журн. 1973. Т. 52. № 5. С. 743—750.

47. *Кирющенко С.П.* Воздействие леммингов на растительность арктической экосистемы (на примере острова Врангеля) // Экология полевок и землероек на северо-востоке Сибири. Владивосток, 1979. С. 39—45.

48. *Ковальчук Е.С.* Динамика зараженности водяной полевки (Arvicola ferrestris L.) гельминтами при изменении ее численности // Экология. 1983, № 3. С. 65—71.

49. *Козлов А.Н.* Заселение Северного Казахстана серой крысой в результате освоения целинных земель // Экология. 1979, № 6. С. 89—91.

50. *Козлов А.Н.* Биология серой крысы в районах освоения целинных земель Северного Казахстана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1980. 18 с.

51. *Колесов Ю.С.* Проблема адекватности экологических уравнений. Ярославль, 1985. 168 с. Деп. в ВИНИТИ, № 1901.

52. *Кошкина Т.В.* Сравнительная экология красно-серой полевки в северной тайге // Фауна и экология грызунов. М., 1957. Т. 5. С. 3—65.

53. *Кошкина Т.В.* Популяционная регуляция численности грызунов (на примере красной полевки тайги Салаира и норвежского лемминга) // Бюл. МОИП. 1965: № 6. С. 5—20.

54. *Кошкина Т.В.* Межвидовая конкуренция у грызунов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1971. Т. 76, № 1. С. 50—62.

55. *Кошкина Т.В.* Популяционная регуляция численности у грызунов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск, 1974. 59 с.

56. *Кошкина Т.В., Коротков Ю.С.* Регуляторные адаптации в популяциях красной полевки в оптимуме ареала // Фауна и экология грызунов. М., 1975. Вып. 12. С. 5—62.

57. *Кошкина Т.В., Окулова И.М., Аристова В.А.* Территориальные отношения у грызунов и роль их в регуляции плотности населения // Основные проблемы териологии. М., 1972. С. 231—237.

58. *Кошкина Т.В., Халанский А.С.* Размножение норвежского лемминга (Lemmus lemmus L.) на Кольском полуострове // Зоол. журн. 1962. Т. 41. С. 604—615.

59. *Краснощеков Г.П.* Гипотеза эндокринной регуляции численности популяции // Материалы по экологии мелких млекопитающих Субарктики. Новосибирск, 1975. С. 34—52.

60. *Кривошеев В.Г.* Факторы регуляции численности мышевидных грызунов и хищных млекопитающих тайги Колымской низменности // Экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири. М., 1980. С. 61—81.

61. *Кряжимский Ф.В., Малафеев Ю.М., Добринский Л.Н.* Некоторые особенности использования территории полевками-экономками в год их высокой численности на Урале // Экологические аспекты поведения животных. Свердловск, 1980. С. 82—91.

62. *Кряжимский Ф.В., Малафеев Ю.М., Добринский Л.Н.* Рост и выживаемость полевок-экономок на разных фазах популяционного цикла // Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск, 1985. С. 3—10.

63. *Кутенков А.П.* Об особенностях использования территории рыжей полевкой в заповеднике "Кивач" // Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного северо-запада СССР. Петрозаводск, 1978. С. 120—127.

64. *Лопатин В.Н., Магомедов М.-Р. Д.* Математическое моделирование динамики популяции малого суслика в полупустыне // Журн общ. биологии. 1986. Т. 47. С. 702—712.

65. *Лукьянов О.А.* Исследование относительного обилия и демографической структуры полевок рода Clethrionomys по результатам многодневного вылова: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1983. 24 с.

66. *Лукьянова Л.Е.* Признаки суперфетации (двойной беременности) у некоторых особей красной полевки при изучении размножения грызунов в высотных поясах гор Южного Урала // Биохимическая экология — сельскому хозяйству. Свердловск, 1985. С. 102—116.

67. *Магомедов М.-Р.Д.* Влияние плотности населения на интенсивность размножения малого суслика Citellus pygmaeus (Rodentia, Sciaridae) // Зоол. журн. 1981. Т. 60, вып. 7.

68. *Максимов А.А.* Многолетние колебания численности, их причины и прогноз. Новосибирск: Наука, 1984. 249 с.

69. Методы исследования пространственной структуры популяции мелких млекопитающих в естественной среде и агроценозах / Под ред. О.Ф. Садыкова. Свердловск, 1983. 72 с.

70. *Мичурина Л.Н., Ермоленко Л.Г., Вишнякова З.В., Ермоленко П.М.* Роль мышевидных грызунов в деструкционных процессах в темнохвойных лесах Западного Саяна // Экология. 1981. № 4. С. 52—58.

71. *Мясников Ю.А., Панина Т.В.* Массовые размножения обыкновенной полевки на территории Тульской области за последние 60 лет // Вопросы экологии. М., 1962. Т. 6.

72. *Науменко Е.В.* О регуляции численности популяции у млекопитающих // Экологическая физиология животных. Л., 1979. Ч. 1. С. 318—319.

73. *Наумов С.П.* Экология зайца-беляка. М., 1947.

74. *Наумов Н.П.* Экология животных. М.: Сов. наука, 1951. 524 с.

75. *Николаев А.С., Лузина Н.В., Панов В.В.* Два типа подвижности мышевидных грызунов // Экология. 1981. № 1. С. 76—81.

76. *Окулова Н.М., Аристова В.А., Кошкина Т.В.* Влияние плотности популяции на размер индивидуальных участков у грызунов в тайге Западной Сибири // Зоол. журн. 1978. Т. 60. С. 908—915.

77. *Окулова Н.М.* Размножение и смертность в популяции красной полевки (Clethrionomys rutilus) и основные факторы, воздействующие на эти процессы // Зоол. журн. 1975. Т. 54, № 11. С. 1703—1715.

78. *Окулова Н.М., Мыскин А.А.* К оценке значения различных факторов в динамике численности сибирской красной полевки (Clethrionomys rutilus) // Зоол. журн. 1973. Т. 52, № 12. С. 1849—1861.

79. *Оленев Г.В.* Популяционные механизмы приспособлений к экстремальным факторам среды // Журн. общ. биологии. 1981. Т. 42, № 4. С. 506—511.

80. *Оленев Г.В.* Особенности возрастной структуры, ее изменения и их роль в динамике численности некоторых видов грызунов (на примере рыжей полевки) // Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск, 1982. С. 9—22.

81. *Орлов В.А., Саранча Д.А., Шелепова О.А.* Математическая модель динамики численности леммингов (Lemmus, Dicrostonyx) и ее применение для описания полуляций Западного Таймыра // Экология. 1986. № 2. С. 43—551.

82. *Павлинин В.Н., Шварц С.С.* Мышевидные грызуны Урала. Свердловск, 1953. 117 с.

83. *Полуэктов Р.А., Пых Ю.А., Швытов И.А.* Динамические модели экологических систем. Л.: Гидрометеоиздат, 1980. 288 с.

84. *Поляков И.Я.* К теории прогноза численности мелких грызунов // Журн. общ. биологии. 1954. Т. 15: вып. 2. С. 91—108.

85. *Попова Н.К., Старыгин А.Г., Науменко Е.В.* Функция гипофизарно-надпочечниковой системы и поведение содержащихся в группе крыс // Адаптация организма человека и животных к экстремальным природным факторам среды. Новосибирск, 1970.

86. *Пястолова О.А.* Специфические особенности возрастной структуры популяции полевки-экономки на крайнем северном пределе ее распространения // Современные проблемы изучения динамики численности популяции животных. М., 1964. С. 81—82.

87. *Садыков О.Ф.* Экологические особенности полевок рода Clethrionomys Иремельского горного массива // Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск, 1980. С. 65—82.

88. *Садыков О.Ф.* Дифференциация населения высотных поясов гор (на примере Южного Урала): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1981. 23 с.

89. *Садыков О.Ф., Большаков В.Н., Баженов А.В.* Пространственная структура горных популяций лесных полевок // Экология. 1984. № 4. С. 58—64.

90. *Саулич М.И., Сергеев Е.Е., Васильев С.В., Гладкина Т.С.* Корреляционный прогноз численности общественной полевки (Microtus socialis Pall) в Калининградской области РСФСР // Тр. ВИЗР. 1976, вып. 50. С. 116—138.

91. *Сафронов В.М.* Зимняя экология лесных полевок в Центральной Якутии. Новосибирск: Наука, 1983. 156 с.

92. *Свирежев Ю.М., Логофет Д.О.* Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.

93. *Селье Г.* Очерки об адаптационном синдроме. М.: Медгиз, 1960. 254 с.

94. *Семенов В.Б.* К методике прогнозирования численности горностая на севере европейской части СССР // Охотничье-промысловые ресурсы и их использование. Киров, 1982.

95. *Семенов В.Б., Демящев М.П., Найлен П.Е., Тропин Н.Н.* Важнейшие особенности многолетнего изменения численности песчанок в Волго-Уральском междуречье // Вопр. экологии. М., 1962. Т. 6. М. 133—135.

96. *Соболь И.М.* Метод Монте-Карло. М.: Физматгиз, 1968. 63 с.

97. *Соколов В.Е., Крушинский Л.В., Галанина Т.М.* и др. Способность к экстраполяции у рыжей полевки // Грызуны: Материалы 5-го Всесоюзн. совещ. Саратов, 1980. М., 1980.

98. *Старыгин А.Г.* Некоторые показатели функции коры надпочечников у животных в группе и изоляции // Вестн. СО АН СССР. 1971. Вып. 1, № 5. С. 151—158.

99. *Тупикова Н.В., Коновалова З.А.* Размножение и смертность рыжих полевок в южнотаежных лесах Вятско-Каменского междуречья // Фауна и экология грызунов. М., 1971.

100. *Феллер В.* Введение в теорию вероятностей и ее приложения. М.: Мир, 1964. Т. 1.

101. *Хлян Л.А.* Основные проблемы изучения связей мелких млекопитающих с территорией // Фауна и экология грызунов. М. Вып. 14. С. 44—62.

102. *Чернявский Ф.Б.* Динамика численности и популяционные показатели сибирского (Lemmus sibiricus) и копытного (Dicrostonyx forquatus) леммингов острова Врангеля // Зоол. журн. 1979. Т. 58, вып. 4. С. 553—563.

103. *Чернявский Ф.Б., Дорогой И.В.* О роли хищников в динамике численности леммингов (на примере острова Врангеля) // Экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири. М., 1980. С. 32—49.

104. *Чернявский Ф.Б., Ткачев А.В.* Популяционные циклы леммингов в Арктике, экологические и эндрокринологические аспекты. М.: Наука, 1982. 162 с.

105. *Шапиро А.П., Луппов С.П.* Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии. М.: Наука, 1983. 133 с.

106. *Шварц С.С., Ищенко В.Г., Овчинникова Н.А.* др. Чередование поколений и продолжительность жизни у грызунов // Журн. общ. биологии. 1964. Т. 25, № 6. С. 1043—1051.

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

108. *Шевченко В.Л.* Некоторые экологические особенности мышевидных грызунов в Западном Казахстане в связи с их эпизоотическим значением // Вопросы экологии. М., 1962.

109. *Шилов И.А.* Физиологическая экология животных. М.: Высш. шк., 1985. 328 с.

110. *Abramsly Z.* Communiti ecology of small mammals in Israel // Acta zool. fenn. 1984. N 172, P. 41—44.

111. *Abramsky Z., Tracy C.R.* Relation between home range size and a regulation of population size in Microtus ochrogaster // Oikos. 1980. Vol. 34. P. 347—355.

112. *Adamczyk K.* Effect of size and density of population of laboratory mice on the parameters determining their production // Acta theriol. 1977. Vol. 22. P. 459—484.

113. *Alho Cleber J.R.* Homing ability in the wild rodent Proechnemys roberti determined by radiotelemetry // Rev. Brasil. Biol. 1980. Vol. 40, N 1. P. 91—94.

114. *Ambrouse H.W.* (III). An experimental study of some factors affecting the spatial and temporal activity of Microtus pennsylvanicus // J. Mammal. 1973. Vol. 54. P. 79—110.

115. *Anderson J.L.* Phenotypic correlations among relation and variability in reproductive performance in populations of the vole Microtus townsendii: Ph. D. Thesis. Vancouver, 1975.95 p.

116. *Andersson M.* Population ecology of the long-tailed skua (Stercorarius longicaudus) // J. Amer. Ecol. 1976. Vol. 45. P. 537—559.

117. *Andersson M., Erlinge S.* Influence of predation on rodent populations // Oikos, 1977. Vol. 29. P. 591—597.

118. *Andersson M., Jonasson S.* Rodent cycles in relation to food resources on the alpine heath // Ibid. 1986. Vol. 46. P. 93—106.

119. *Angelstam P., Lindstrom E., Widen P.* Role of predation in short-term population fluctuations of some birds and mammals in Fennoscandia // Oecologia. 1984. Vol. 62. P. 199—208.

120. *Hagen A., Kjelvik S., Liestol K.* et al. A simple ecosystem model emphasys on small rodents // Reports of the high mountain ecology research station Fince (Norway), 1975. N 1. P. 1—104.

121. *August P.V., Flemming T.H.* Competition in neotropical small mammals // Acta zool. fenn. 1984. N 172. P. 33—36.

122. *Aumann G.D.* Microtine abundance and soil sodium levels // J. Mannal. 1965. Vol. 46, N 1.

123. *Barrett A.M., Stockham M.A.* The effect of housing conditions and simple experimental procedures upon the corticosterone level in plasma of rats // J. Endocrinol. 1963. Vol. 26. P. 97—105.

124. *Batzli G.O.* The role of small mammals in arctic ecosystems. Cambridge:Univ. press, 1975.

125. *Batzli G.O.* Responses of arctic rodent populations to nutritional factors // Oikos. 1983. Vol. 40. P. 396—406.

126. *Batzli G.O., Getz L.L., Nurley S.S.* Supression of growth and reproduction of microtine rodents by social factors // J. Mammal. 1977. Vol. 58. P. 583—591.

127. *Batzli G.O., Pitelka F.A.* Condition and diet of cycling populations of the California vole Microtus californicus // Ibid. 1971. Vol. 52. P. 141—163.

128. *Batzli G.O., Pitelka F.A.* Vole cycles: test of another hypothesis // Amer. Natur. 1975. Vol. 109. N 968. P. 482—486.

129. *Beacham T.D.* Dispersal tendency and duration of life littermates during population fluctuations of the vole Microtus townsendii // Oecologia. 1979. Vol. 42. P. 11—21.

130. *Beacham T.D.* Breeding characteristics of townsend vole (Microtus townsendii) during population fluctuations // Canad. J. Zool. 1980. Vol. 58, N 4. P. 623—625.

131. *Belanger J., Bergeron J.-M.* Can alcaloids and tannis in plants influence food choice of meadow vole (Microtus pennsylvanicus)? // Ibid. 1987. Vol. 65. P. 375—378.

132. *Bergeron J.-M., Jodoin L.* Impact de 12 plantes communes de milieu ouvert sur les variations de poids corporel et de poids d'organes internes du campagnol des champs (Microtus pennsylvanicus) // Ibid. 1984. Vol. 62. P. 50—57.

133. *Bergeron J.-M., Jodoin L., Jean Y.* Pathology of voles (Microtus pennsylvanicus) fed with plant extracts // J. Mammal. 1987. Vol. 68. N 1. P. 73—79.

134. *Schwarts S.S., Pokrovski A.V., Istchenco V.G.* et al. Biological peculiarities of seasonal generations of rodents witn special reference to the problem of senescence in mammals // Acta theriol. 1963. Vol. 8. P. 11—43.

135. *Birdsall D.A., Nash D.* Occurence of successful multiple insemination of females in natural populations of deer mice (Peromyscus maniculatus) // Evolution. 1973. Vol. 27. P. 106—110.

136. *Birney E.C., Grant W.E., Baird D.D.* Impqrtance of vegetative cover to cycles of Microtus populations // Ecology. 1976. Vol. 57, N 6. P. 1043—1051.

137. *Bondrup-Nielsen S.* An evaluation of the effects of space use and habitat patterns of dispersal in small mammals // Ann. zool. fenn. 1985. Vol. 22, N 3. P. 373—383.

138. *Boonstra R.* Predation of Mircotus Townsendii populations: Impact and vulnerability // Canad. J. Zool. 1977. Vol. 55, N 10. P. 1631—1643.

139. *Boonstra R.* Effect of adult townsend voles (Microtus towncendii) on survial of young // Ecology. 1978. Vol. 59. P. 242—248.

140. *Boonstra R., Boag P.T.* A test of the chitty hypothesis: Inheritance of life-history traits in meadow vole Microrus pennsylvanicus // Evolution. 1987. Vol. 41. P. 348—362.

141. *Bowen B.S.* Temporal dynamics of microgeographic structure of genetic variation in Mictrotus californicus // J. Mammal. 1982. Vol. 63. P. 625—638.

142. *Bronson F.H., Eleftherion B.E.* Behavioral, pituitary and adrenal correlates of controlled fighting in mice// Physiol. Zool. 1965. Vol. 38. P. 406—411.

143. *Brown J.H., Davidson D.W., Reichman O.J.* An experimental study of competition between seed-eating desert rodents and ants // Amer. Zool. 1979. Vol. 19, N 4. P. 1129—1143.

144. *Bruce H.M.* A block to pregnancy in the mouse caused by the proximity of strange males // J. Reprod. Fertil. 1960. Vol. 1. P. 96—103.

145. *Bujalska G.* Reproduction stabilizing elements in an island population of Clethrionomys glareolus (Schreber, 1780) // Acta theriol. 1970. Vol. 15. P. 381—412.

146. *Bujalska G.* The role of spacing behavior among females in the regulation of reproduction in the bank vole // J. Reprod. Fertil. 1973. Vol. 19, suppl. P. 461—472.

147. *Bujalska G.* The effect of supplementary food on some parameters in an island population of Clethrionomys glareolus (Schreber, 1780) // Bull. Acad. pol. sci. Ser. biol. Cl. 1975. Vol. 23.

148. *Bujalska G.* Reproduction strategies in populations of Microtus Arvalis (Pall.) and Apodemus agrarius (Pall.) inhabiting farmland // Pol. Ecol. Stud. 1981. Vol. 7, N 2. P. 229—243.

149–150. *Bujalska G.* Fluctuations in an island bank vole population in the light of the study of its organization // Acta theriol. 1985. Vol. 30. N 1. P. 3—49.

151. *Bujalska G.* Regulation of female maturation in Clethrionomys spp. with special reference to an island population of Cl. Glareolus // Ann. zool. fenn. 1985. Vol. 22. P. 331—342.

152. *Bullough W.S.* Stress and epidermal mitotic activity // Endocrinology. 1952. Vol. 8.

153. *Burt W.H.* Territoriality and home range concepts as applied to mammals // J. Mammal. 1943. Vol. 24. P. 346—352.

154. *Burns G.R.* Population dynamics of island populations of subarctic Clethrionomys rutilus // Canad. J. Zool. 1981. Vol. 59. P. 2115—2122.

155. *Calhaun J.B.* A method for self-control of population growth among mammals living in the wild // Science. 1949. Vol. 109. P. 333—335.

156. *Charlesworth B., Giesel J.T.* Selection in populations with overlapping generations. 2. Relationship between gene frequency and demografic variables // Amer. Natur. 1972. Vol. 106.

157. *Charnov E.L., Finerty J.P.* Vole population cycles: A case for kin-selection // Oecologia. 1980. Vol. 45, N 1. P. 1—2.

158. *Chelkowska H.* Variations in numbers and social factors in a population of field voles // Acta theriol. 1978. Vol. 23. P. 213—238.

159. *Chitty D.* Mortality among voles (Microtus agrestis) at lake Vymwy, Montgomershyre in 1936—1939 // Philos. Trans. Roy. Soc. London B. 1952. Vol. 236. P. 505—552.

160. *Chitty D.* A note shock disease // Ecology. 1959. Vol. 40, N 4. P. 728—731.

161. *Chitty D.* Population processes in voles and their relevance to general theory // Canad. J. Zool. 1960. Vol. 38, N 1. P. 99—113.

162. *Chitty D.* The natural selection of self-regulatory behaviour in animal populations // Proc. Ecol. Soc. Austral. 1967. Vol. 2. P. 51—78.

163. *Christian D.P.* Vegetative cover, water resources and microdistributional patterns in a desert rodent community // J. Anim. Ecol. 1980. Vol. 49, N 3. P. 807—816.

164. *Christian J.J.* The adreno-pituitary system and population cycles in mammals // J. Mammal. 1950. Vol. 31. P. 247—259.

165. *Christian J.J.* Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation of population growth., N.Y.; Lond.: Acad. press, 1963.

166. *Christian J.J., Lloyd J.A., Davis D.E.* The role of endocrines in the self-regulation of mammalian populations // Rec. Progr. Hormone Res. 1965. Vol. 21. P. 501—571.

167. *Clarke J.R.* The effect of fighting on the adrenals, thymus and spleen of the vole (Microtus agrestis) // Endocrinology. 1953. Vol. 9. P. 114—126.

168. *Cockburn A.* Population regulation and dispersion of the smoky mouse, Pseodomys fumeus: 2. Spring decline, breeding success and habitat heterogeneity // Austral. J. Ecol. 1981. Vol. 6, N 3.

169. *Cockburn A., Lidicker W.Z. (Jr.).* Microhabitat heterogeneity and population ecology of a herbivorous rodent, Microtus californicus // Oecologia. 1983. Vol. 59. P. 167—177.

170. *Cole F.R., Batzli G.O.* Influence of supplemental feeding on a vole population // J. Mammal. 1978. Vol. 59, N 4. P. 809—819.

171. *Cole F.R., Batzli G.O.* Nutritional and population dynamics of the praire vole Microtus ochrogaster in central Illinois // J. Anim. Ecol. 1979. Vol. 48, N 2. P. 455—470.

172. *Conley W.* Competition between Microtus: A behavioral hypothesis // Ecology. 1976. Vol. 57, N 2. P. 224—237.

173. *Dahlskog S., Johasson R.* Hittar sorkar hem? // Fauna och flora. 1980. Vol. 75, N 6.

174. *Dakeste M.J.* Etude experimentale de l'action de la temperature sur la mortalite, la croissamce et l'etablissement de la puberte chez le compagnol des champs, Microtus arvalis: These. P., 1974.

175. *Davis D.E., Christian J.J.* Relation of adrenal weight to social rank mice // Proc. Soc. Exp. Biol. and Med. 1957. Vol. 94, N 4. P. 728—731.

176. *De Long K.T.* The effect of manipulation of social structure on reproduction in house mice // Ecology. 1978. Vol. 59, N 5. P. 922—933.

177. *Dasy E.A., Thompson C.F.* Effects of supplemental food on a Microtus pennsylvanicus population in central Illinois // J. Anim. Ecol. 1982. Vol. 52. P. 127—140.

178. *Dewsbury D.A.* Studies of the effects of variation at the tranferrin locus on reproduction process in deer mice // Acta theriol. 1985. Vol. 30. P. 227—240.

179. *Dienske H.* The importance of social interactions and habitat selection in competition between Microtus agrestic and Microtus arvalis // Behaviour. 1979. Vol. 71. P. 1—126.

180. *Dobrowolska A., Zajaczkowski M.* Variability of transferrin in three species of rodent populations coexisting in farmland // Acta. theriol. 1983. Vol. 28. P. 225—233.

181. *Drozdz A.* Food habits and food supply of rodents in the beech forest // Ibid. 1966. Vol. 11.

182. *Elton C.S.* Voles, mice and lemmings: Problems in population dynamics. Oxford: Claredon press, 1942. 496 p.

183. *Erlinge S.* Distribution, territoriality and numbers of the weasel Mustela nivalis in relation to prey abundance // Oikos, 1974. Vol. 25. P. 308—314.

184. *Erlinge S.* Feeding habits of the weasel Mustela nivalis in relation to prey abundance // Ibid. 1975. Vol. 26. P. 378—384.

185. *Fahrig L., Lefkovitch L.P., Merriam H.C.* Population stability in a patchy environment // Analysis of ecological systems: State-of-the-art in ecological modelling. Amsterdam: Elsevier, 1983.

186. *Fedyk A., Gebczynski M.* Genetic changes in seasonal generations of the bank vole // Acta theriol. 1980. Vol. 25. P. 475—485.

187. *Fitzgerald B.M.* Weasel predation on a cyclic population of the montane vole (Microtus montanus) in California // J. Anim. Ecol. 1977. Vol. 46. P. 367—397.

188. *Fleming T.H.* Interspecific competition in mammals: Opening remarks // Acta zool. fenn. 1984. N 172. P. 25—26.

189. *Flowerdew U.R., Gardner G.* Small rodent populations and foor supply in a Derbyshire ashwood // J. Anim. Ecol. 1978. Vol. 47, N 3. P. 725—740.

190. *Foltz D.W.* Genetic evidence for long-term monogamy in a small rodent Peromyscus polionotus // Amer. Natur. 1981. Vol. 117. N 3. P. 665—675.

191. *Ford R.G., Pitelka F.A.* Resource limitation in the california vole // Ecology. 1984. Vol. 65.

192. *Framstad E., Stenseth N.C.* Habitat selection and competitive interactions: Review of some ecological and evolutionary models with data pertaining to small rodents // Acta zool. fenn. 1984. N 172. P. 75—78.

193. *Frank F.* Intersuchungen uber den Zusammenbruch von Feldmausplagen (Microtus arvalis Pallas) // Zool. J. 1953. Bd. 82. S. 95.

194. *Freeland W.J.* Vole cycles: Another hypothesis // Amer. Natur. 1974. Vol. 108, N 960.

195. *Freeland W.J., Calcott P.H., Andersson L.R.* Tannins and saponins: Interactions in herbivore diets // Biochem. Syst. Ecol. 1985. Vol. 13. P. 189—193.

196. *Freeland W.J., Janzen D.H.* Strategies in herbivory by mammals: The role of plant secondary compounds // Amer. Natur. 1974. Vol. 108, N 962. P. 269—289.

197. *French N.R.* Utility of ecological modelling in mammal research // Acta zool. fenn. 1982. Vol. 169. P. 37—44.

198. *French N.R., Grant W.E., Grodzinski W., Swift D.W.* Small mammal energetics in grassland ecosystems // Ecol. Monogr. 1976. Vol. 46. P. 201—220.

199. *Fuller W.A.* Changes in numbers of three species of small rodent near Grate Slave lake N.W.T., Canada, 1964—1967, and their significance for general population theory // Ann. zool. fenn. 1969. Vol. 6. P. 113—144.

200. *Fuller W.A., Martell A.M., Smith R.E.C., Speller W.* High arctic lemming Dicrostonyx groenlandicus. 2. Demography // Canad. J. Zool. 1975. Vol. 53. P. 867—878.

201. *Gaines M.S., Krebs C.J.* Genetic changes in fluctuating vole populations // Evolution. 1971. Vol. 25. P. 702—723.

202. *Gaines M.S., MacClenaghan L.R.(Jr.).* Dispersal in small mammals // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1980. Vol. 11. P. 163—196.

203. *Gaines M.S., MacClenaghan L.R.(Jr)., Rose R.K.* Temporal pattern of allozimic variation in fluctuating population of Microtus ochrogaster // Evolution. 1978. Vol. 32, N 4. P. 723—739.

204. *Gaines M.S., Vivas A.M., Baker C.L.* An experimental analysis of dispersal in fluctuating vole populations: Demographic parametres // Ecology. 1979. Vol. 60, N 4. P. 814—828.

205. *Gaines M.S., Whittam T.S.* Genetic changes in fluctuating vole populations: Selective vs nonselective forces // Genetics. 1980. Vol. 96, N 3. P. 767—778.

206. *Galindo C., Krebs C.J.* Evidence for competition in small rodents // Oikos. 1986. Vol. 46, N 1.

207. *Garsd A., Howard W.E.* A 19-year study of microtine population fluctuations using time-series analysis // Ecology. 1981. Vol. 62. P. 930—937.

208. *Garsd A., Howard W.E.* Microtine population fluctuations: An ecosystem approach based on time-series analysis // J. Anim. Ecol. 1982. Vol. 51. P. 225—234.

209. *Garten C.T. (Jr.).* Relationship between agressive behavior and genic heterozygosity in the oldfield mouse Peromyscus polionotus // Evolution. 1976. Vol. 30. P. 59—72.

210. *Geller M.D., Christian J.J.* Population dynamics, adrenocortical function, and pathology in Microtus pennsylvanicus // J. Mammal. 1982. Vol. 63. P. 85—95.

211. *Getz L.L.* Speculation on social structure and population cycles of microtine rodents // Biologists. 1978. Vol. 60, N 4. P. 134—147.

212. *Gilbert B.S., Krebs C.J.* Competition between Peromyscus maniculatus and other small rodents in the boreal forest of the Southern Yukon territory // Acta zool. fenn. 1984. N 172.

213. *Gileva E.A., Chebotar N.A.* Fertile XO males and females in the varying lemming Dicrostonyx torquatus Pall (1797): A unique genetic system of sex determination // Heredity. 1979. Vol. 42. P. 67—77.

214. *Gipps J.H., Jewell P.A.* Maintaining populations of bank voles, Clethrionomys glareolus in large outdoor enclosures, and measuring the responce of population variables to the castration of males // J. Anim. Ecol. 1979. Vol. 48. P. 535—555.

215. *Gipps J.H.W., Taitt M.J., Krebs C.J., Dundjerski Z.* Male agression and the population dynamics of the vole Microtus townsendii // Canad. J. Zool. 1981. Vol. 59. P. 147—157.

216. *Gliwicz J.* Island population of rodents, their organization and functioning // Biol. Rev. Cambridge. Phil. Soc. 1980. Vol. 55. P. 109—138.

217. *Gliwicz J.* Competitive interactions within a forest rodent commutiny in central Poland // Oikos. 1981. Vol. 37. P. 353—362.

218. *Gliwicz J.* Competition among forest rodents: Effects of Apodemus flavicollis and Clethrionomys glareolus on Apodemaus agrarius // Acta zool. fenn. 1984. N 172. P. 57—60.

219. *Goldberg M., Tabroff N.R., Tamarin R.H.* Nutrient variation in beach grass in relation to beach vole feeding // Ecology. 1980. Vol. 61. P. 1029—1033.

220. *Golley F.B.* Energy dynamics of a food-chain of an oldfield community // Ibid. 1960. Vol. 30. P. 187—206.

221. *Goszczynski J.* Connections between predatory birds and mammals and their prey // Acta theriol. 1977. Vol. 22. P. 399—430.

222. *Grant P.* Interspecific competition among rodents // Annu. Rev. Ecol. Syst, 1972, Vol. 3.

223. *Grant W.E., Carothers P.E., Gidley L.A.* Small mammal community structure in the Postoak savanna of east-central Texas // J. Mannal. 1985. Vol. 66, N 3. P. 589—594.

224. *Green R.G., Evans C.A.* Studies on a population cycle of snowshoe hares in the Lake Alexander area // J. Wildlife Manag. 1940. N 4. P. 220—358.

225. *Green R.G., Larson C.L.* A description of shock disease in the snowshoe hare // Amer. J. Hyg. 1938. Vol. 28. P. 190—212.

226. *Grodzinski W., Gorecki A.* Daily energy budget of small rodents // Secondary productivity of terrestrial ecosystems / Ed. K. Petrusewicz. Warsaw: Panstw. wyd. nauk. 1967. P. 295—314.

227. *Grodzinski W., Makomasha M., Tertil R., Weiner J.* Bioenergetics and total impact of vole population // Oikos. 1977. Vol. 29. P. 494—510.

228. *Grodzinski W., Wunder B.A.* Ecological energetics of small mammals // Small mammals, their productivity and population dynamics / Ed. F.B. Golley et al. Cambridge: Univ. press, 1975.

229. *Gustaffson T.O.* Strange animals supress sexual maturation in male bank vole, Clethrionomys glareolus // Acta. zool. fenn. 1983. N 171. P. 149—150.

230. *Gustaffson T.O., Andersson C.B.* Social enviromnent and sexual maturation in male bank voles, Clethrionomys glareolus // Saugetierk Mitt. 1980. Bd. 28. P. 310—312.

231. *Gustaffson T.O., Andersson C.B., Nykolen N.E.I.* Comparison of sensetivity to social supression of sexual maturation in captive male bank voles, Clethrionomys glareolus, originating from populations with difference degree of cyclicity // Oikos. 1983. Vol. 41. P. 250—254.

232. *Halvorson C.H.* Rodent occurrence, habitat disturbance, and seed fall in a larch-fir forest // Ecology. 1982. Vol. 63, N 2. P. 423—433.

233. *Hansson L.* Spring population of small mammals in Central Swedish Lapland in 1964—1968 // Oikos. 1969. Vol. 20. P. 431—450.

234. *Hansson L.* Habitat, food and population dynamics of the field vole Microtus agrestis (L.) in South Sweden // Vitrevy. 1971. Vol. 8. N 4. P. 267—378.

235. *Hansson L.* Spatial dynamics of field voles Microtus agrestis in heterogeneous landscapes // Oikos. 1977. Vol. 29. P. 539—544.

236. *Hansson L.* Food as a limiting factor for small rodent numbers: Test of two hypotheses // Oecologia. 1979. Vol. 37. P. 297—314.

237. *Hansson L., Henttonen H.* Gradients in density variations of small rodents: The importance of latitude and snow cover // Ibid. 1985. Vol. 67. P. 394—402.

238. *Henttonen H.* Predation causing extended low densities in microtine cycles: Further evidence from shrew dynamics // Oikos. 1985. Vol. 45, N 1. P. 156—157.

239. *Henttonen H., Kaikusalo A., Tast. J., Vitala J.* Interspecific competition between small rodents in subarctic and boreal ecosystems // Ibid. 1977. Vol. 29. P. 581—590.

240. *Henttonen H., McGuire A.D., Hansson L.* Comparisons of amplitudes and frequences (spectral analysis) of density variations in long-term data sets of Clethrionomys species // Ann. zool. fenn. 1985. Vol. 22. P. 221—227.

241. *Hestbeck J.B.* Population regulation of cyclic mammals: The social fence hypothesis // Oikos. 1982. Vol. 39. P. 157—163.

242. *Hestbeck J.B.* Multiple regulation states in population of the california vole Microtus californicus // Ecol. Monogr. 1986. Vol. 56. P. 161—181.

243. *Hestbeck J.B.* Multiple regulation states in population of small mammals: A state-transition model // Amer. Natur. 1987. Vol. 129. P. 520—532.

244. *Hoffmann R.* The role of reproduction and mortality in population fluctuations of voles (Microtus) // Ecol. Monogr. 1958. Vol. 28. P. 79—109.

245. *Hornfeldt B.* Synchronous population fluctuations in voles, small game, owls and tularemia in Nothern Sweden // Oecologia. 1978. Vol. 32. P. 141—152.

246. *Hornfeldt B., Lofgren O., Carlsson B.G.* Cycles in voles and small game in relation to variations in plant production indices in Nothern Sweden // Ibid. 1986. Vol. 68. P. 496—502.

247. *Hunt F.* Regulation of population cycles by genetic feedback: Existence of periodic solutions of a mathematical model // J. Math. Biol. 1982. Vol. 13. P. 271—282.

248. *Ims R.A.* The effect of pregnancy failure on the onset of reproduction in sympatric

populations of Clethrionomys rutilus and Clethrionomys rufocanus // Ann. zool. fenn. 1985. Vol. 22, N 3. P. 309—312.

249. *Jarwinen A.* Microtine cycles and plant production: What is cause and effect? // Oikos, 1987. Vol. 49. P. 352—358.

250. *Jensen T.S.* Seed production and outbreaks of non-cyclic rodent population in deciduous forests // Oecologia. 1982. Vol. 54. P. 182—192.

251. *Jensen T.S.* Seed-seed predator interactions of european beech, Fagus silvatica and forest rodents, Clethrionomys glareolus and Apodemus flavicollis // Oikos. 1985. Vol. 44, N 1.

252. *Jewell P.A.* Breeding season and regulations in some British mammals confined on small islands // Symp. Zool. Soc. London. 1966. Vol. 15. P. 89—116.

253. *Jonge G., Dienske H.* Habitat and interspecific displacement of small mammals in the Netherlands // Netherl. J. Zool. 1979. Vol. 29. P. 177—214.

254. *Jung H.J., Batzli G.O.* Nutritional ecology of microtine rodents: Effect of plant extracts on the growth of arctic microtines // J. Mammal. 1981. Vol. 62. P. 286—292.

255. *Kaikusalo A.* Population turnover and wintering of the banl vole Clethrionomys glareolus (Schreb.) in Southern and Central Finland // Ann. zool. fenn. 1972. Vol. 9. P. 219—224.

256. *Kalela O.* Regulation of reproduction rate in subarctic populations of the vole Clethrionomys rufocanus // Ann. Acad. Sci. Fenn. AIV. 1957. Vol. 34. P. 1—60.

257. *Kalela O.* On the fluctuations in the numbers of arctic and boreal small rodents as a problem of production biology // Ibid. 1962. Vol. 66. P. 1—38.

258. *Keith T., Tamarin R.H.* Genetic and demographic differences between disperses and residents in cycling and noncycling vole populations // J. Mammal. 1981. Vol. 62, N 4. P. 713—725.

259. *Keller B.L., Kress C.J.* Microtus population biology. 3. Reproductive changes in fluctuating populations of Microtus ochrogaster and Microtus pennsylvanicus in Southern Indiana, 1965—1967 // Ecol. Monogr. 1970. Vol. 40. P. 263—294.

260. *Kincaid W.B., Cameron G.N.* Effects of species removal on resource utilization in a Texas rodent community // J. Mammal.. 1982. Vol. 63. P. 229—235.

261. *Kohn P.H., Tamarin R.H.* Selection of electrophoretic loci for reproductive parameters in island and mainland voles // Evolution. 1978. Vol. 32, N 1. P. 15—28.

262. *Kolmogorov A., Petrovsky I., Piscounov N.* Etude de l'eqation de la diffusion avec croissance de la quantite de matiere et sou application a un problema biologique // Moscow Univ, Bull. Ser. Intern. Sect A. 1937. Vol. 1. P. 1—25.

263. *Koplin J.R., Hoffman R.S.* Habitat overlap and competitive exclusion in voles (Microtus) // Amer. Midland. Natur. 1968. Vol. 80. P. 494—507.

264. *Kot M., Schaffer W.M.* The effect of seasonality on discrete models of population growth // Theor. Pop. Biol. 1984. Vol. 26, N 3. P. 340—360.

265. *Krebs C.J.* The lemming cycle at Baker Lake, Northwest Territories, during 1959—1962 // Arct. Inst. N. Amer. Techn. Pap. 1962. N 15. P. 1—104.

266. *Krebs C.J.* Demografic changes in fluctuating populations of Microtus californicus // Ecol. Monogr. 1966. Vol. 36. P. 239—273.

267. *Krebs C.J.* Microtus population biology: Behavioral changes associated with the population cycle in M. ochrogaster and M. pennsylvanicus // Ecology. 1970. Vol. 51. P. 34—52.

268. *Krebs C.J.* A review of the Chitty hypothesis of population regulation // Canad. J. Zool. 1978. Vol. 56. P. 2463—2480.

269. *Krebs C.J.* Aggression, dispersal and cyclic changes in population of small mammals // Aggression, dominance and individual spacing / Ed. L. Kramers et al. N.Y.: Plenum press, 1978.

270. *Krebs C.J., Delong K. T.* Microtus population with supplemental food // J. Mammal. 1965. Vol. 46. P. 566—573.

271. *Krebs C.J., Halpin Z.T., Smith J.N.M.* Aggression, testosterone and the spring decline in populations of vole, Microtus townsendii // Canad. J. Zool. 1977. Vol. 55. P. 430—437.

272. *Krebs C.J., Keller B.L., Tamarin R.H.* Microtus population biology demografic changes in fluctuating populations of M. ochrogaster and M. pennsylvanicus in Southern Indiana // Ecology. 1969. Vol. 50. P. 587—607.

273. *Krebs C.J., Myers J.H.* Population cycles in small mammals // Adv. Ecol. Res. 1974. Vol. 8. P. 267—399.

274. *Lack D.* The natural regulation of animal numbers. Oxford: Univ. press, 1954. 279 p.

275. *Laine K., Henttonen. H.* The role of plant production in microtine cycles in Nothern Fennoscandia // Oikos. 1983. Vol. 40. P. 407—418.

276. *Larsson T.-B., Hansson L.* Sampling and dynamics of small rodents under snow cover in Northen Sweden // Ztschr Saugetierk. 1977. Bd. 42. S. 279—289.

277. *Lecyk M.* Influence of crowded population stimuli on the development of the reproductive organs of the common vole // Acta theriol. 1967. Vol. 12. P. 177—179.

278. *Le Duc J., Krebs Ch.* Demographic consequences of artificial selection at the lap locus in voles Microtus townsendii // Canad. J. Zool. 1975. Vol. 53, N 12. P. 1825—1840.

279. *Lefcovitch L.P., Fahrig L.* Spatial characteristic of habitat patches and population survival // Ecol. Modell. 1985. Vol. 30. P. 297—308.

280. *Leslie P.H.* On the use of matrices in certain population mathematics // Biometrika. 1945. Vol. 33, N 3. P. 183—212.

281. *Leslie P.H.* Some further notes on the use of matrices in population mathematics // Ibid. 1948. Vol. 35, N 3/4. P. 213—245.

282. *Lewontin R.C., Krakauer J.* Distribution of gene frequency as a test of the theory of the selective neutrality of polymorphisms // Genetics. 1973. Vol. 74. P. 175—195.

283. *Lidicker W.Z. (Jr.).* Emigration as a possible mechanism permitting the regulation of population density below carrying capacity // Amer. Natur. 1962. Vol. 98. P. 29—33.

284. *Lidicker W.Z. (Jr.).* Regulation of numbers in an island population of the california vole, a problem in community dynamics // Ecol. Monogr. 1973. Vol. 43. P. 271—302.

285. *Lidicker W.Z.(Jr.).* The role of dispersal in the demography of small mammal populations // Small mammals: Their productivity and population dynamics // Ed K. Petrusewicz et al. N.Y.; L.: Cambridge Univ. press, 1975. P. 103—128.

286. *Lidicker W.Z. (Jr.).* Analysis of two freely-growing populations of the california vole // J. Mammal. 1979. Vol. 60. P. 447—466.

287. *Lidicker W.Z. (Jr.).* Population structuring as a factor in understanding microtine cycles // Acta. zool. fenn. 1985. N 173. P. 23—27.

288. *Liestol K., Ostbye E., Skar H.-J., Swartzman G.* A simulation model of a small rodent population // Fennoscandian tundra ecosystems.B.: Springer, 1975. Pt 2: Animals and system analysis. P. 273—282.

289. *Lindstrom E., Angelstam P., Widen P., Andren H.* Do predators syncronize vole and grouse fluctuations? An experiment // Oikos. 1987. Vol. 48. P. 121—124.

290. *Lomnicki A.* Individual differences between animals and natural regulation of their numbers // J. Anim. Ecol. 1978. Vol. 47. P. 461—475.

291. *Lomnicki A.* Regulation of population density due to individual differences and patchy environment // Oikos. 1980. Vol. 35. P. 185—193.

292. *Lomnicki A., Ombach J.* Resource partitioning within a single species population and population stability: A theretical model // Theor. and Pop. Biol. 1984. Vol. 24. P. 21—28.

293. *MacGovern M., Tracy C.R.* Phenotypic variations in electromorpfs previously considered to be generic markers in Microtus ochrogaster // Oecologia. 1981. Vol. 51. P. 276—280.

294. *Madison D.M.* Movement types and weather corellates in free ranging meadow voles // Proc. IV eastern pine and meadow vole symp. / Ed. R.E. Byers. Hendersonvill (N.C.), 1980b. P. 34—42.

295. *Madison D.M.* Activity rhythms and spathing // Spec. Publ. Amer. Soc. Mammal. 1985. Vol. 8. P. 373—419.

296. *Mallory F.F., Clulow F.V.* Evidence of pregnancy failure in the wild meadow vole, Microtus pennsylvanicus // Canad. J. Zool. 1977. Vol. 55. P. 1—17.

297. *Martell A.M., Fuller W.A.* Comparative demography of Clethrionomys rutilus in taiga and tundra in the low arctic // Ibid. 1979. Vol. 57. P. 2106—2120.

298. *Martin E.P.* A population study of the prairie vole (Microtus ochrogaster) in Northeastern Kansas // Univ. Kans. Publ. Mus. Natur. Hist. 1956. Vol. 8. P. 361—416.

299. *Martinet L.* Recherches sur les causes de la variation annuelle des populations du compagnol des champs (Microtus arvalis): These. P., 1972. 98 p.

300. *Maurer F.W.* Heritability of the plasma transferrin protein in three species of Microtus // Nature. 1967. Vol. 215. P. 95—96.

301. *May R.M.* Mathematics aspects of the dynamics of animal population // Studies in mathematical biology. Wash. (D.C.): Math. Assoc. Amer., 1978. Pt 2. Population and communitics. Vol. 16. P. 317—366.

302. *Krebs C.J., Wingate I., Le Duc J.* et al. Microtus population biology: Dispersal in fluctuating populations of M. townsendii // Canad. J. Zool. 1976. Vol. 54. P. 79—95.

303. *Mihok S.* Chitty's hypothesis and behavouring subarctic red-backed voles Clethrionomys gapperi // Oikos. 1981. Vol. 36. P. 281—295.

304. *Mihok S., Fuller W.A., Canham R.P., McFee E.C.* Genetic changes at the transferrin locus in the red-backed vole (Clethrionomys gapperi) // Evolution. 1983. Vol. 37, N 2. P. 332—340.

305. *Mihok S., Turner B.N., Iverson S.L.* The characterization of vole population dynamics // Ecol. Monogr. 1985. Vol. 55, N 4. P. 399—420.

306. *Millar D.H., Getz L.L.* Comparison of population dynamics of Peromyscus and Clethrionomys in New Englamd // J. Mammal. 1977. Vol. 58. P. 1—16.

307. *Miller R.S.* Pattern and process in competition // Adv. Ecol. Res. 1967. N 4. P. 1—74.

308. *Milligan S.R.* Mating, ovulation and corpus luteum function in the vole Microtus agrestis // J. Reprod. Fertil. 1975. Vol. 44. P. 543—544.

309. *Milligan S.R.* Pregnanoy blocking in the vole Microtus agrestis. 1. Effect of the social environment // Ibid. 1976. Vol. 46. P. 91—95.

310. *Montgomery W.I.* Population structure and dynamics of sympatryc Apodemus species (Rodentia: Muridae) // J. Zool. 1980. Vol. 192, N 3. P. 351—377.

311. *Montgomery W.I.* Spatial organization in sympatric populations of Apodemus sylvaticus and a flavicollis (Rodentia: Muridae) // Ibid. 1980. Vol. 192, N 3. P. 379—401.

312. *Morse D.H.* Niche breadth as a function of social; dominance // Amer. Natur. 1974. Vol. 108.

313. *Mullen D.A.* Reproduction in brown lemmings (Lemmus triumcronatus) and its relevance to their cycle of abundance // Univ. Calif. Publ. Zool. 1968. Vol. 85. P. 1—24.

314. *Munger J.C., Brown J.H.* Competition in desert rodents: An experiment with semipermeable exclosures // Science. 1981. Vol. 211, N 4481. P. 510—512.

315. *Murray B.G. (Jr.).* Dispersal in vertebrates // Ecology. 1967. Vol. 48, N 6. P. 975—978.

316. *Myers J.H., Krebs Ch.J.* Genetic, behavioral and reproductive attributes of dispersing field voles Microtus pennsylvanicus and Microtus ochrogaster // Ecol. Monogr. 1971. Vol. 41, N 1.

317. *Myllymaki A.* Population ecology and its application to the control of the field vole, Microtus agrestis (L.) // EPPO Publ. Ser. A. 1970. Vol. 58. P. 27—48.

318. *Myllymaki A.* Demographic mechanisms in the fluctuating populations of the field vole Microtus agrestis Oikos. 1977. Vol. 29. P. 468—493.

319. *Myllymaki A.* Interactions between the field vole Microtus agrestis and its microtine competitors in central Scandinavian populations // Ibid. 1977. Vol. 29. P. 570—580.

320. *Myllymaki A.* Search for climatic models for forecasting microtine outbreaks // EPPO Bull. 1983. Vol. 13, N 2, P. 177—182.

321. *Myllymaki A., Hansson L., Christiansen E.* Models for forecasting population trends in two species of microtine rodents Microtus agrestis and Clethrionomys glareolus // Acta zool. fenn. 1985. N 173. P. 93—101.

322. *Myrberget S.* A note on cyclic in plant production and microtine populations // Oikos. 1986. Vol. 46, N 2. P. 264—267.

323. *Newson R.* Differences in numbers, reproduction and survival between two nieghbouring populations of bank voles Clethrionomys glareolus // Ecology. 1963. Vol. 44. P. 110—120.

324. *Nyholm N.E., Meurling P.* Reproduction of the bank vole, Clethrionomys glareolus in Northern and Southern Sweden during several seasons and in different phases of the vole population cycle // Holarct. Ecol. 1979. Vol. 2. P. 12—20.

325. *Oksanen L., Fretwell S.D., Arruda J., Niemela P.* Explotation ecosystems in gradients of primary productivity // Amer. Natur. 1981. Vol. 118. P. 240—261.

326. *Okubo A.* Diffusion and ecological problems: Mathematical models. B.: Springer, 1980. 245 p.

327. *Oster G.* The dynamics of nonlinear models with age structure // Studies in mathematical biology. Wash. (D.C.): Math. Assoc. Amer., 1978. Pt. 2. Populations and communities.

328. *Parker A.S., Bruce H.M.* Olfuctory stimuli in mammalian reproduction // Science. 1961. Vol. 134. P. 1049—1054.

329. *Pearson O.P.* The prey of carnivores during one cycle of mouse abundance // J. Anim. Ecol. 1966. Vol. 35. P. 217—233.

330. *Pearson O.P.* Additional measurements of the impact of carnivores on california voles (Microtus californicus) // J. Mammal. 1971. Vol. 52. P. 41—49.

331. *Perrin M.R.* The roles of reproduction, survival and territoriality in the seasonal dynamics of Clethrionomys gapperi populations // Acta theriol. 1979. Vol. 24. P. 475—500.

332. *Petrusewicz K.* General remarks on the productivity of confined populations // Ecol. Pol. Ser. A. 1963. Vol. 11. P. 617—624.

333. *Petrusewicz K., Andrzejewski R., Bujalska G., Gliwicz J.* The role of spring, summer and autumn generation in the productivity of a free-living population of Clethrionomys glareolus (Shreber,

1780) // Energy flow throung small mammal populations / Ed. K. Petrusewicz, L. Ryszkowski. Warsaw: Panst. wyd. nauk., 1969. P. 235—245.

334. *Petrusewicz K., Bujalska G., Andrzejewski R., Gliwicz J.* Productivity processes in an island population of Clethrionomys glareolus // Ann. zool. fenn. 1971. Vol. 8. P. 127—132.

335. *Petrusewicz K., Uchmanski J.* Density of confined and open populations: A model study // Bull. Acad. pol. sci. Ser. sci. biol. Cl. II. 1980. Vol. 33. P. 49—58.

336. *Pieper R.D.* Production and chemical composition of arctic tundra vegetation and their relation to the lemming cycle: Ph. D. Thesis. Berkeley, 1964.

337. *Pitelka F.A.* The nutrient-recovery hypothesis for arctic microtine cycles // Grazing in terrestrial and marine environments. Oxford, 1964. P. 55—56.

338. *Pitelka F.A.* Cyclic pattern in lemming population near Barrow, Alaska // Alaskan arctic tundra / Ed. M.E. Britton. Arlington (Via.), 1973. P. 199–215. (Techn. pap. / Arct. Inst. N. Amer.; 25).

339. *Pitelka F.A., Tomich P.Q., Treichel G.W.* Ecological relations of jaegers and owls as lemming predators near Barrow, Alaska // Ecol. Monogr. 1955. Vol. 25. P. 85—117.

340. *Pokki J.* Distribution, demography and dispersal of the field vole Microtus agrestis (L.) in the Tvarminne Archipelago, Finland // Acta zool. fenn. 1981. N 164. P. 1—48.

341. *Poulsen E.T.* A model for population regulation with density and frequency-dependent selection // J. Math. Biol. 1979. Vol. 8, N 4. P. 325—343.

342. *Erlinge S., Goransson G., Hansson L.* et al. Predation as a regulating factor of small rodent populations in Southern Sweden // Oikos, 1983. Vol. 40. P. 36—52.

343. *Price M.V.* The role of microhabitat in structuring desert rodent communities // Ecology. 1978. Vol. 59, N 5. P. 910—921.

344. Rasmuson B., Rasmuson M., Nygren J. Genetically controlled differences in behaviour between cycling and non-cycling populations of field vole (Microtus agrestis) // Hereditas. 1977. Vol. 87. P. 33—42.

345. *Rasmussen D.I., Koehn R.K.* Serumtransferrin polimorphism in the deer mouse // Genetics. 1966. Vol. 54, N 6. P. 1353—1357.

346. *Redfield J.A., Taitt M.J., Krebs C.J.* Experimental alteration of sex ratios in populations of Microtus townsendii, a field vole // Canad. J. Zool. 1978. Vol. 56. P. 17—27.

347. *Rodgers A.R., Lewis M.C.* Diet selection in arctic lemmings (Lemmus sibiricus and Dicrostonix torquatus): Food preferences // Ibid. 1985. Vol. 63. P. 1161—1173.

348. *Ryszkowski L., Goszczynski J., Truszkowski J.* Trophic relationships of the common vole in cultivated fields // Acta theriol. 1973. Vol. 18. P. 125—164.

349. *Saitoh T.* Control of female maturation in high density populations of the red-backed vole Clethrionomys rufocanus bedfordiae // J. Anim. Ecol. 1981. Vol. 50. P. 79—87.

350. *Schaffer W.M., Tamarin R.H.* Changing reproductive rates and population cycles in lemmings and voles // Evolution. 1973. Vol. 27, N 1. P. 111—124.

351. *Schlesinger W.N.* Toxic foods and vole cycles: Additional data // Amer. Natur. 1976. Vol. 110, N 972. P. 315—317.

352. *Schroder G.D., Rosenzweig M.L.* Perturbation analysis of competition and overlap in habitat utilisation between Dipodomys ordii Dipodomys merriami // Oecologia. 1975. Vol. 19. P. 9—28.

353. *Schultz A.M.* The nutrient-recovery hypothesis for arctic microtine cycles // Grazing in terrestrial and marine environments. Oxford, 1964. P. 57—64.

354. *Schultz A.M.* A study of an ecosystem: The arctic tundra // The ecosystem concept in natural research management // Ed. G.M. von Dine. N.Y.: Acad. press, 1969, P. 77—93.

355. *Schwagmeyer P.L.* The bruce effect: An evaluation of male/female abvantages // Amer. Natur. 1979. Vol. 114, N 6. P. 932—938.

356. *Selander R.K., Smith M.M., Yang S.Y.* et al. Biochemical polymorphism and systematics in the genus Peromyscus. 1. Variation in the old-field mouse // Stud. Genet. Univ. Tex. Publ. 1974. N 6. P. 84—90.

357. *Semb-Johansson A., Wiger R., Engh C.E.* Lemming cycles in captivity // Experientia. 1979. Vol. 35, N 11. P. 1464—1465.

358. *Semeonoff R.* Esterase polymorphisms in Microtus ochrogaster: Interaction and linkage // Biochem. Genet. 1972. Vol. 6. P. 125—138.

359. *Shaw G.L., Dusanic D.G.* Trypanosoma lewisi: Termination of pregnancy in the infected rat // Exp. Parasitol. 1973. Vol. 33. P. 46—55.

360. *Shelford V.E.* The abundance of the collared lemmimg (Dicrostonyx groenlandicus Tr.) in the Churchill Area, 1929—1940 // Ecology. 1943. Vol. 24. P. 472—484.

361. *Skellam J.G.* Random dispersal in the theoretical populations // Biometrika. 1951. Vol. 38.

362. *Smith M.H., Garten C.T., Ramsey P.R.* Genetic heterozigosity and population dynamics in small mammals // Izozymes IV: Genetics and evolution // Ed. C.L. Markert. N.Y. etc., 1975.

363. *Southern H.N.* Tawny owls and their prey // Ibid. 1954. Vol. 96. P. 384—410.

364. *Southwick C.H.* Regulatory mechanisms of house mouse populations: Social behavior affecting better survival // Ecology. 1955. Vol. 36. P. 627—634.

365. *Spitz F.* Interactions entre la vegetition epigee d'une luzemiere et des populations encloses de Microtus arvalis // Terre et vie. 1968. Vol. 22. P. 274—306.

366. *Spitz F.* Demographie du campagnol des champs Microtus arvalis en Vendee // Ann. zool. ecol. anim. 1974. Vol. 7. P.259—312.

367. *Spitz F.* Development d'un modele de prevision des populations du campagnol des champs // EPPO Bull. 1977. Vol. 7. P. 341—347.

368. *Spitz F.* Population modelling as aid to rodent control in the field // Proc. VIII. Vertebr. pest conf. Sacramento (Calif.), 1978. P. 44—46.

369. *Spitz F.* Prognosis of field vole (Microtus arvalis) outbreaks: Rapport INRA laboratoire faune sauvage et cynergetique. 1982. 6 p.

370. Spitz F. Further developtment of the forecasting model for Microtus arvalis // Acta zool. fenn. 1985. N 173. P. 89—92.

371. *Stehn R.A., Jannett F.J.(Jr.).* Male-induced abortion in various microtine rodents // J. Mammal. 1981. Vol. 62. P. 369—372.

372. *Stehn R.A., Richmond M.* Male-induced pregnancy termination on the praire vole, Microtus ochrogaster // Science. 1975. Vol. 187. P. 1210—1211.

373. *Stenseth N.C.* Evolutionary aspects of demographic cycles: The relevance of some models of cycles for microtinae fluctuations // Oikos. 1977. Vol. 29. P. 525—538.

374. *Stenseth N.C.* On Chitty's theory for fluctuating populations: The importance of genetic polymorphism in the generation of regular density cycles // J. Theor. Biol. 1981. Vol. 90. P. 9—36.

375. *Stenseth N.C.* Mathematical models of microtine cycles: Models and the real world // Acta zool. fenn. 1985. N 173. P. 7—12.

376. *Stenseth N.C.* The Konnevesi symposium on Clethrionomys biology. Conclusions: A speculative account // Ann. zool. fenn. 1985. Vol. 22, N 3. P. 393.

377. *Stenseth N.C.* Models of bank vole and wood mouse populations // Symp. Zool. Soc. London, 1985. N 55. P. 339—376.

378. *Stenseth N.C.* Population dynamic consequences of female territoriality in bank voles // Acta theriol. 1985. Vol. 30. P. 445—460.

379. *Stenseth N.C.* On the interaction between stabilizing social factors and destabilizing trophic factrors in small rodent populations // Theor. and Pop. Biol. 1986. Vol. 29. P. 365—384.

380. *Stenseth N.C., Fagerstrom T.* Population density regulation in Clethrionomys: The effect of changing litter size and length of reproductive season // Acta theriol. 1986. Vol. 31. P. 367—384.

381. *Stenseth N.C., Gustaffson T.O., Hansson L., Ugland K.* On the evolution of reproductive rates in microtine rodents // Ecology. 1985. Vol. 66. P; 1795—1808.

382. *Stenseth N.C., Ugland K.I.* On the evolution of demographic strategies in population with equilibrium and cyclic densities // Math. Biosci. 1985. Vol. 74. P. 89—109.

383. *Stickel L.* Home range and travels // Biology of Peromiscus (Rodentia) / Ed. J.A. King. 1968. Spec. Publ. Amer. Soc. Mammal. N 00). P. 373—411.

384. *Stirzaker D.* On a population model // Math. Biosci. 1975. Vol. 23. P. 329—336.

385. *Straka F., Gerasimov S.* Correlations between some climatic factors and the abundance of Microtus arvalis in Bulgaria // Ann. zool. fenn. 1971. Vol. 8, N 1. P. 113—116.

386. *Strecker R.L., Emlen J.T.* Regulatory mechanisms of house populations: The effect of limited food supply on a confined population // Ecology. 1953. Vol. 34. P. 375—385.

387. *Sullivan P.* Demography and dispersal in island and mainland populations of the deer mouse, Peromyscus maniculatus // Ibid. 1977. Vol. 58. P. 964—978.

388. *Sullivan T.P., Krebs C.J.* Microtus population biology: Demography of M. oregoni in Southwestern British Colunbia // Canad. J. Zool. 1981. Vol. 59. P. 2092—2102.

389. *Taitt M.J., Krebs C.J.* The effect of extra food on small rodent populations. Voles (Microtus townsendii) // J. Anim. Ecol. 1981. Vol. 50. P. 125—137.

390. *Taitt M.J., Krebs C.J.* Manipulation of female behaviour in field populations of Microtus townsendii // Ibid. 1982. Vol. 51. P. 681—690.

391. *Taitt M.J., Krebs C.J.* Predation, cover and food manipulations during a spring decline of Microtus townsendii // Ibid. 1983. Vol. 52. P. 837—848.

392. *Tamarin R.H.* Reproduction in the island beach vole, Microtus breveri and the mainland meadow vole, Microtus pennusylvanicus in Southern Massachusetts // J. Mammal. 1977. Vol. 58.

393. *Tamarin R,H., Krebs C.J.* Microtus population biology: Genetic changes at the transferrin locus in fluctuating populations of two vole species // Evolution. 1969. Vol. 23. P. 183—211.

394. *Tapper S.* The effect of fluctuating vole numbers (Microtus agrestis) on a population of weasels (Mustela nivalis) on farmland // J. Anim. Ecol. 1979. Vol. 48. P. 603—617.

395. *Tast J.* Influence of the root vole, Microtus oeconomus (Pallas) upon the habitat selection of the field vole, Microtus agrestis (L.) in Northern Finland // Ann. Acad. Sci. Fenni. AIV. 1968. Vol. 136. P. 1—23.

396. *Terman C.R.* The study of population growth and control exhibited in the laboratory by prairie diir mice // Ecology. 1965. Vol. 46. P. 890—895.

397. *Thomas J.A., Birney E.C.* Parental care and mating systems of the prairie vole Microtus ochrogaster // Behav. Ecol. Sociobiol. 1979. Vol. 5. P. 171—186.

398. *Thompson D.Q.* Ecology of the lemmings 1955. 63 p. (Arct. Inst. N. Amer. Final Rep. Project; ONR-133.

399. *Thompson D.Q.* The role of food and cover in population fluctuations of the brown lemming at Pt. Barrow, Alaska // Trans. XX N. Amer. Wildl and Conf. 1955. P. 166—176.

400. *Thompson D.Q.* Food preferences of the meadow vole (Microtus pennsylvanicus) in relation to habitat affinities // Amer. Midland Natur. 1965. Vol. 74. P. 75—86.

401. *Turner B.N., Iverson S.L.* The annual cycle of agression in male Microtus pennsylvanicus. and its relation to population parameters // Ecology.1973. Vol. 54, N 5. P. 967—981.

402. *Uchmanski J.* The effect of emigration on population stability: A generalization of the model of regulation of animal numbers based on individual differences // Oikos. 1983. Vol. 41. P. 49—56.

403. *Ugland K.I., Stenseth N.C.* On the evolution of reproductive rates in population with equlibrium and cyclic densities // Math. Biosci. 1985. Vol. 74. P. 59—87.

404. *Vandenbergh J.G.* Acceleration and inhibition of puberty in female mice by pheromones // J. Reprod. Fertil. 1973. Vol. 19. P. 411—419.

405. *Van Vleck D.B.* Standartization of Microtus home range calculations // J. Mammal. 1969. Vol. 50. P. 69—80.

406. *Varon H.H., Touchstone J.C.* 17-Hydroxycorticoids in mouse adrenal incubates // Acta endocrinol. 1964. Vol. 46. P. 65—70.

407. *Viitala J.* Social organization in cyclic subarctic population of the voles Clethrionomys rufocanus (Sund.) and Microtus agrestic (L.) // Ann. zool. fenn. 1977. Vol. 14. P. 53—93.

408. *Viitala J.* The red vole, Clethrionomys rutilus (Pall.), as a subordinate member of the rodent community at Kilpisjarvi, Finnish Lapland // Acta zool. fenn. 1984. N 172. P. 67—70.

409. *Warkowska-Dratnal H., Stenseth N.C.* Dispersal and the microtine cycle: Comparison of two hypothesis // Oecologia. 1984. Vol. 65, N 4. P. 468—477.

410. *Watson A.* The behaviour, breeding and food ecology of the snowly owl Nyctea scandiaca // Ibis. 1957. Vol. 99. P. 419—462.

411. *Wiger R.* Some pathological effects of endoparasites on rodents with special reference to the population ecology of microtines // Oikos. 1977. Vol. 29. P. 598—606.

412. *Wiger R.* Demography of a cyclic population of the bank vole Clethrionomys glareolus // Ibid. 1978. Vol. 33. P. 373—385.

413. *Wiger R.* Roles of self regulatory mechanisms in cyclic populations of Clethrionomys with special reference to Clethrionomys glareolus: A hypothesis // Ibid. 1982. Vol. 38, N 1. P. 60—71.

414. *Wolff J.O., Lidicker W.Z. (Jr.).* Population ecology of the taiga vole, Microtus xanthognathus in interior Alaska // Canad. J. Zool. 1980. Vol. 58. P. 1800—1812.

415. *Wondolleck J.T.* Forage area separation and overlap in heteromid rodents // J. Mammal. 1978. Vol. 59. P. 510—518.

416. *Xia W., Wei S., Zhou L., Yang K.* Simulation and forecasting of oscillations in numbers of Clethrionomys rufocanus // Acta. zool. fenn. 1985. N 173. P. 103—105.

417. *Yu O., Vergne Y., Gounot M.* Modele d'interaction entre campagnols, Microtus arvaliis et prairie permanente // Terre et-Vie). 1980. Vol. 34. P. 373—426.

418. *Zegeren K. van.* Variation of agressiveness and the regulation of numbers in house mouse populations // Netherl. J. Zoll. 1980. Vol. 30, N 4. P. 635—770.

419. *Zejda J.* Development of several populations of the bank vole Clethrionomys glareolus Schreb. in a peak year // Zool. Listy. 1964. Vol. 13. P. 15—30.

420. *Zejda J.* Mortality of a population of Clethrionomys glareolus Schreb. in a bottomland forest in 1964 // Ibid. 1967. Vol. 16. P. 221—238.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие ... 3

Часть I. КОНЦЕПЦИИ И ГИПОТЕЗЫ ... 5

Глава 1. Концепция эндогенной регуляции ... 5
1.1. Влияние плотности на демографические процессы у грызунов ... 5
1.2. Гипотеза стресс-регуляции ... 11
1.3. Гипотеза С.С. Шварца "специфичности когорт" ... 18
1.4. Миграционная активность мелких млекопитающих. Использование ими гетерогенной среды обитания ... 20
1.5. Опыт изучения пространственной структуры и территориальных связей мышевидных грызунов в гетерогенной среде ... 26
1.5.1. Типы местообитаний мелких млекопитающих в горах Урала. Характеристика местообитаний в районе горного массива Иремель (Южный Урал) ... 26
1.5.2. Пространственная структура населения лесных полевок в горах Южного Урала ... 29
1.5.3. Результаты массового мечения ... 35
1.6. Гипотеза Читти ... 42

Глава 2. Концепция регуляции численности мелких млекопитающих на уровне сообщества ... 51
2.1. Гипотезы регуляции динамики численности мелких млекопитающих, основанные на их взаимодействии с кормовыми ресурсами ... 51
2.1.1. Гипотеза "подрыва кормовой базы" ... 52
2.1.2. Гипотеза "отравления токсинами" ... 56
2.1.3. Гипотеза "восстановления питательных веществ" ... 57
2.1.4. Гипотеза "независимой цикличности кормовой базы" ... 60
2.2. Роль хищников в регуляции численности грызунов ... 64
2.3. Роль эпизоотий в формировании динамики мышевидных грызунов ... 70
2.4. Эффект межвидовой конкуренции ... 72

Глава 3. Действие абиотических факторов и статистическое прогнозирование рядов динамики численности мелких млекопитающих ... 75
3.1. Структура рядов популяционной динамики грызунов ... 75
3.2. Влияние погодно-климатических факторов и прогноз численности на основе регрессионных моделей ... 83

Часть II. МОДЕЛИ ... 91

Глава 4. Моделирование механизмов эндогенной регуляции ... 91
4.1. Модели, не учитывающие популяционную структуру ... 92
4.2. Модели, учитывающие возрастную и иерархическую структуру популяции ... 102
4.3. Пространственные модели динамики численности ... 135
4.3.1. Общее рассмотрение ... 135
4.3.2. Моделирование популяционной динамики в гетерогенной среде ... 140
4.3.3. Модель динамики численности лесных полевок в горных местообитаниях Урала ... 142
4.4. Модели гипотезы Читти и ее обобщений ... 151

Глава 5. Модели динамики сообществ, включающих популяции мышевидных грызунов ... 158

Заключение ... 168

Приложение ... 172

Литература ... 175

CONTENTS

Foreword 3

Part I. CONCEPTS AND HYPOTHESES 5

Chapter 1. Endogeneous regulation hypotheses 5
1.1. The effects of density on demographic parameters in rodents 5
1.2. Stress-regulation hypothesis 11
1.3. Shvarts's hypothesis of "specificity of cohorts" 18
1.4. Migratory activity of small mammals. Utilization of a heterogeneous environment by these animals 20
1.5. A study of spatial structure and territorial links of rodents in a heterogeneous environment 26
1.5.1. Types of habitats of small mammals in the Ural Mountains. Description of habitats in the region of Iremel mountain range (Southern Urals) 26
1.5.2. Spatial structure of Clethrionomys populations in Southern Ural mountains 29
1.5.3. Data on mass marking 35
1.6. Chitty's hypothesis 42

Chapter 2. Concept of regulation of rodent numbers at community level 51
2.1. Hypotheses for regulation of rodent numbers based on their interaction with food resources 51
2.1.1. Hypothesis of "food shortage" 52
2.1.2. Hypothesis of "intoxication by chemicals" 56
2.1.3. Hypothesis of "nutrients recovery 57
2.1.4. Hypothesis of "independent standing-crop cyclicity" 60
2.2. The role of predators in regulation of rodent numbers 64
2.3. The role of epizootics in formation of rodent population dynamics 70
2.4. The effects of interspecific competition 72

Chapter 3. The action of abiotic factors and statistic prediction of population dynamics series 75
3.1. Structure of rodent population dynamics series 75
3.2. The effects of climatic factors and prediction of animal numbers based on regression models 83

Part II. MODELS 91

Chapter 4. Modelling of endogeneous regulation mechanisms 91
4.1. Models disregarding the population structure 92
4.2. Models taking into account the age and hierarchic structure of population 102
4.3. Spatial models of population dynamics 135
4.3.1. General considerations 135
4.3.2. Modelling of population dynamics in heterogeneous environment 140
4.3.3. Model for population dynamics of **Clethrionomys** in mountain habitats in the Urals 142
4.4. Models of Chitty's hypothesis and its generalizations 151

Chapter 5. Models for the dynamics of communities including rodent populations 158

Conclusion 168

Appendix 172

References 175

Научное издание

Садыков Олег Фагимович,
Бененсон Исаак Евсеевич

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ:
концепции, гипотезы, модели

Утверждено к печати
Институтом экологии растений
и животных Уральского отделения
Российской академии наук

Редактор издательства *Р.Л. Цыбульская*
Художественный редактор *Н.Н. Михайлова*
Технические редакторы *Г.П. Каренина,*
Н.М. Бурова
Корректор *З.Д. Алексеева*

Набор выполнен в издательстве
на компьютерной технике

ИБ № 48127

Подписано к печати 18.06.92. Формат 60 X 90 1/16
Бумага офсетная № 2. Гарнитура Таймс
Печать офсетная. Усл.печ.л. 12,0
Усл.кр.-отт. 12,3. Уч.-изд.л. 15,5
Тираж 350 экз. Тип. зак 2296

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство "Наука" 117864 ГСП-7,
Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени
1-я типография издательства "Наука"
199034, Санкт-Петербург В-34, 9-я линия, 12