

УДК 574:599.32:504.7.05

© 1998 г. Л.Е. ЛУКЬЯНОВА, О.А. ЛУКЬЯНОВ

РЕАКЦИЯ СООБЩЕСТВ И ПОПУЛЯЦИЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА ТЕХНОГЕННЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ

II. ПОПУЛЯЦИИ (РЫЖАЯ ПОЛЕВКА КАК МОДЕЛЬ)

Проведен анализ основных популяционных реакций мелких млекопитающих на техногенные воздействия. Население импактных популяций характеризуется более низким уровнем обилия и заселенности территории, повышенной степенью агрегированности, их динамика приобретает ряд черт, свойственных населению субоптимальных местообитаний и периферийных популяций. Приспособление мелких млекопитающих к техногенному ухудшению среды осуществляется на основе компенсаторных демографических реакций. Ключевую роль в этом играют процессы интенсификации воспроизводства и репаративного расселения, позволяющие в определенной мере компенсировать дополнительную смертность животных. Маргинальные популяции в условиях естественного экстремума менее устойчивы к техногенным стрессирующим воздействиям в сравнении с популяциями из центра ареала. Приведенные факты согласуются с концепцией адаптации мелких млекопитающих к естественным экстремальным условиям существования. Имеются основания утверждать, что комплексы адаптаций широкораспространенных видов *Micromys minutus* к экстремальным условиям как естественной, так и техногенной среды в целом аналогичны и характеризуют неспецифическую реакцию популяций на воздействие негативных факторов.

ВВЕДЕНИЕ

Основной структурно-функциональной и эволюционной единицей надорганизменного уровня организации мелких млекопитающих является популяция. Именно в форме популяций поддерживается как устойчивое воспроизведение и сохранение видов, так и их участие в биологическом круговороте [46, 53, 66, 68, 69, 71, 75, 76, 80].

Популяции мелких млекопитающих, как самостоятельные биосистемы надорганизменного ранга, характеризуются рядом специфических свойств, к важнейшим из которых следует отнести: численность, пространственное распределение, тип популяционной динамики, рождаемость, смертность, расселение, демографическую структуру и индикаторы жизнеспособности популяции.

В настоящем сообщении проанализированы феноменология и закономерности отклика данного спектра популяционных параметров мелких млекопитающих на техногенные воздействия.

ОБИЛИЕ И ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

Обилие и пространственная структура населения представляют собой основные популяционные параметры, отражающие степень благополучия существования вида в природной среде, его биологический успех и приспособительную пластичность [12, 44, 59, 66, 68, 70, 75]. Эти параметры являются интегральными, отражающими, с одной стороны, степень сбалансированности процессов рождаемости, смертности, эмигра-

Таблица 1

Характеристика обилия и пространственной структуры населения рыжей полевки на техногенных и фоновых территориях (Средний Урал, 1987–1989 гг.)

Показатель	Территории		<i>t</i> -критерий
	техногенные	фоновые	
Число ловушко-суток	2540	1275	–
Общее обилие, экз/100 лов.-сут	$3,59 \pm 0,20$	$24,31 \pm 0,68$	29,2*
Частное обилие, экз/100 лов.-сут	$26,99 \pm 1,54$	$42,55 \pm 1,19$	8,0*
Заселенность территории, %	$3,30 \pm 0,67$	$57,14 \pm 1,39$	28,4*
Агрегированность	$2,03 \pm 0,12$	$0,75 \pm 0,02$	10,5*

* $p \leq 0,001$, уровень статистической значимости различий по *t*-критерию.

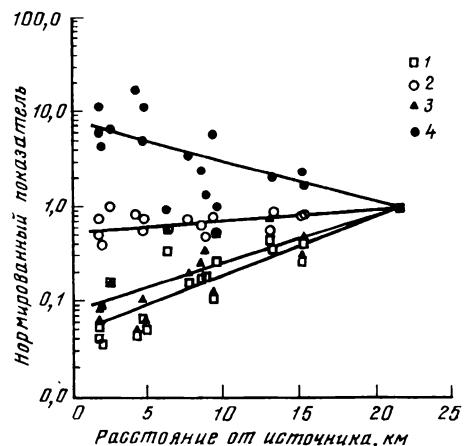
ции и иммиграции в популяциях, а с другой – экологическую емкость и пригодность среды обитания [19, 32, 33, 35, 46].

Нами подробно изучено изменение показателей обилия и пространственной структуры популяций мелких млекопитающих под воздействием факторов техногенной пессимизации среды на примере рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber.), населяющей импактные, прилегающие к предприятиям медеплавильного производства Среднего Урала территории. (Подробное описание методов сбора материала и районов исследования дано в первом сообщении – Успехи соврем. биологии. 1998. Т. 118. Вып. 5. С. 613.)

Для характеристики обилия населения рыжей полевки были использованы показатели как общего, так и частного обилия [30, 31]. В данном случае общее обилие является мерой совокупного обилия животных на территории, включающей все типы микроучастков, часть из которых может быть непригодной для обитания вида. Оно отражает экологическую емкость и пригодность среды обитания в целом. В отличие от него частное обилие представляет меру относительной численности животных на заселенных, т.е. пригодных для обитания микроучастках. Для описания пространственной структуры популяции использованы показатели заселенности территории (процент ловушек, попавших на территорию, населенную животными) и агрегированности населения (отношение частного обилия к заселенности территории) [30, 31].

Анализ представленных данных (табл. 1) свидетельствует о значительном негативном влиянии техногенных загрязнений на обилие и пространственное распределение населения рыжей полевки. Население зон техногенного загрязнения характеризуется более низким уровнем общего обилия по сравнению с фоновой территорией, что обусловлено прежде всего снижением доли пригодных микроучастков на опытных территориях по сравнению с контрольными. Существенно меньшую роль в этом играет емкость пригодных микроучастков. Последнее можно объяснить тем, что в условиях техногенного загрязнения происходит общая деградация среды, которая неизбежно приводит к разрушению местообитания вида. Местообитания инсуляризуются, и доля фрагментов с благоприятными условиями существования снижается, что и отражается на показателях заселенности территории. Вид сохраняется только в тех фрагментах местообитаний, где емкость микроучастков позволяет поддерживать нормальную жизнедеятельность. В некоторой степени снижается и емкость этих микроучастков, что отражается на показателях частного обилия населения. Определяющее снижение числа микроучастков, пригодных для обитания вида в зонах техногенного загрязнения, в сравнении со снижением емкости самих микростаций приводит к повышению агрегированности населения, т.е. животные, обитающие в усло-

Рис. 1. Изменение нормированных (по отношению к фону) показателей обилия и пространственной структуры населения рыжей полевки по мере удаления от источника техногенного воздействия (Средний Урал, 1987–1989 гг.): 1 – общее обилие, 2 – частное обилие, 3 – заселенность, 4 – агрегированность



виях промышленного воздействия, сосредоточены на ограниченном числе микрочастков, где они достигают достаточно высокого уровня обилия.

При анализе техногенного воздействия на обилие и пространственную структуру населения рыжей полевки в градиенте "техногенный источник – фон" мы исходили из предположения, что относительная пригодность среды для жизнедеятельности рыжей полевки, выражаемая в конкретных популяционных показателях, по мере удаления от фоновой территории к источнику техногенного загрязнения уменьшается по экспоненциальному закону, выбор которого продиктован теоретическими и эмпирическими основаниями [3, 51, 83, 88]:

$$Y_x = e^{-k(m-x)},$$

где Y_x – нормированные (относительно фона) значения показателей обилия и пространственного распределения населения на расстоянии x (км) от источника воздействия (процедура нормирования позволяет использовать информацию, полученную в разные периоды обследования), k – показатель чувствительности популяционных показателей к воздействию техногенных факторов, m – расстояние от источника до фона.

Полученные результаты показали, что значение данных характеристик в зависимости от удаленности от источника воздействия изменяется по экспоненциальному закону (рис. 1). При этом нормированные показатели общего и частного обилия, заселенности территории по мере удаления от источника техногенного влияния постепенно нарастают, достигая максимальных значений на фоновой территории (коэффициенты корреляции между логарифмированными значениями показателей и расстоянием от источника воздействия положительны и достаточно высоки – $r = 0,59\text{--}0,93$ при $p < 0,001\text{--}0,01$). Для показателя агрегированности населения наблюдается обратная зависимость, т.е. наибольшая скученность животных характерна для территорий, прилегающих к источнику промышленного воздействия, по мере удаления от которого агрегированность снижается, достигая минимального значения на фоновой территории ($r = -0,759$; $p < 0,001$).

Наиболее чувствительны к факторам техногенного загрязнения показатели общего обилия ($k = 0,144 \pm 0,007$), заселенности территории животными ($k = 0,188 \pm 0,008$) и пространственной агрегированности ($k = -0,093 \pm 0,011$). Влияние техногенных воздействий на частное обилие менее значительно ($k = 0,026 \pm 0,004$). Также отметим, что главная роль в градиентном изменении показателей общего обилия и агрегированности принадлежит показателю заселенности, что подчеркивает ведущую роль этого параметра в формировании обилия и пространственной структуры населения вида.

Сходная феноменология, свидетельствующая об универсальности негативного

отклика численности популяций мелких млекопитающих на воздействие факторов техногенного загрязнения разного генезиса (выбросы предприятий металлургии, нефтезагрязнения) в различных физико-географических условиях, отмечена в большинстве специальных исследований [7, 8, 15–18, 36, 37, 86], хотя наряду с этим имеет место и ряд исключений [14, 24, 81].

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ

Исходя из современных представлений концепции популяционной динамики [1, 10–12, 21, 34, 39, 40, 47, 60, 61, 71, 75], следует ожидать, что техногенная пессимизация среды может в существенной мере модифицировать естественный ход динамики населения мелких млекопитающих.

В табл. 2 приведены усредненные показатели обилия и пространственной структуры населения ряжей полевки, а также их относительные амплитуды в трех фазах динамики численности: депрессии, подъеме и пике. В качестве меры относительной амплитуды показателей использовано отношение максимального значения к минимальному.

Направление динамики населения сравниваемых зон по компонентам, связанным с общим обилием, заселенностью территории и степенью агрегированности, в целом сходно: от фазы депрессии к пику численности наблюдается увеличение показателей общего обилия, заселенности и снижение степени пространственной агрегированности населения. Существенное различие в направлении динамики между фоновыми и

Таблица 2

Характеристика и амплитуда изменения показателей обилия и пространственной структуры населения ряжей полевки в разных фазах динамики численности на техногенных и фоновых территориях (Средний Урал, 1987–1989 гг.)

Показатели	Фаза популяционной динамики			Амплитуда, max/min
	депрессия	подъем	пик	
Техногенные территории				
Число ловушко-суток	6000	1800	3700	—
Общее обилие, экз/100 лов.-сут	0,8 ± 0,1	4,3 ± 0,5	7,7 ± 0,5	10,1 ± 1,5
Частное обилие, экз/100 лов.-сут	24,2 ± 3,7	27,7 ± 3,4	27,5 ± 2,0	1,2 ± 0,2*
Заселенность, %	3,1 ± 0,5	15,6 ± 1,9	27,9 ± 1,7	8,9 ± 1,4*
Агрегированность	7,7 ± 1,2	1,8 ± 0,2	1,0 ± 0,1	7,9 ± 0,6*
Фоновые территории				
Число ловушко-суток	3175	1600	1600	—
Общее обилие, экз/100 лов.-сут	5,7 ± 0,4	31,9 ± 1,4	46,5 ± 1,7	8,2 ± 0,6
Частное обилие, экз/100 лов.-сут	25,4 ± 1,9	42,3 ± 1,9	51,3 ± 1,9	2,0 ± 0,2
Заселенность, %	22,2 ± 1,7	75,3 ± 2,4	90,6 ± 1,6	4,1 ± 0,3
Агрегированность	1,1 ± 0,1	0,6 ± 0,03	0,6 ± 0,02	2,0 ± 0,2

* $p < 0,001$ – уровень статистической значимости различий амплитуд на сравниваемых территориях по t -критерию.

техногенными популяциями наблюдается по частному обилию животных на микроучастках, заселенных полевками. На техногенных территориях частное обилие животных на заселенных микроучастках не зависит от фазы популяционной динамики и поддерживается на постоянном уровне, тогда как на заповедных территориях данный показатель возрастает от депрессии к пику численности. Таким образом, динамика численности техногенных и ненарушенных популяций формируется разным образом: в естественных условиях нарастание численности происходит за счет как пространственной экспансии, так и локального уплотнения населения, тогда как в техногенной среде основную роль в данном процессе играет пространственная экспансия, а обилие особей в благоприятных микростациях поддерживается на постоянном уровне. Следует также заметить, что по своим количественным характеристикам фаза депрессии численности населения рыжей полевки в естественных условиях сходна с фазой пика численности населения в техногенной среде.

Амплитуда общего обилия, заселенности и агрегированности населения в техногенных условиях оказалась существенно более высокой (в 2–4 раза) в сравнении с контролем. Амплитуда частного обилия на этих территориях была менее выражена в сравнении с другими показателями и оказалась выше для заповедной популяции. Последнее может объясняться описанными выше особенностями формирования численности животных на сравниваемых территориях. В целом амплитуда снижалась в следующем ряду показателей: общее обилие, заселенность, агрегированность и частное обилие. Наибольшая стабильность была характерна для показателя частного обилия, что, вероятно, может объясняться регуляторными эффектами оптимальных микростаций, в которых плотность животных как сверху, так и снизу ограничена пределами, позволяющими виду поддерживать нормальную жизнедеятельность.

Таким образом, техногенные факторы оказывают существенное воздействие на динамику показателей, характеризующих обилие и пространственную структуру населения мелких млекопитающих. Она приобретает ряд черт, присущих периферийным и занимающим пессимальную часть ареала вида популяций. Это, в первую очередь, обусловлено разрушением исходно благоприятных местообитаний вида под действием техногенных факторов, приводящих как к сокращению числа микростаций, пригодных для обитания животных, так и к уменьшению их емкости. Иными словами, влияние факторов техногенного загрязнения на население рыжей полевки в какой-то мере тождественно его смещению в континууме "оптимум – пессимум" в сторону последнего. С этой точки зрения наши данные подтверждают известное положение о том, что в экологическом оптимуме ареала плотность населения вида не только выше, но и устойчивее, тогда как в пессимальных условиях она колеблется в большем диапазоне [10–12, 34, 39, 40].

Наиболее полное долговременное исследование по популяционной динамике численности мелких млекопитающих в градиенте техногенного загрязнения выполнено Катаевым и др. [86] на Кольском п-ове в окрестностях г. Мончегорска (медно-никелевый комбинат "Североникель"). После 20-летней работы комбината численность населения рыжей полевки снизилась, а ее динамика утратила периодичность [86]. Более того, из материалов, представленных авторами [86], следует, что в зонах интенсивного техногенного воздействия динамика численности мелких млекопитающих (рыжая, красная, красно-серая полевки) может быть отнесена к дизъюнктивному (разорванному) типу, который характерен для нестабильных временных поселений животных в субоптимальных (транзитных) местообитаниях. Об этом свидетельствует как периодическое отсутствие на территории обследования мелких млекопитающих, так и низкий среднегодовой уровень численности.

Необходимо отметить, что в экстремальных условиях высоких широт от техногенных загрязнений в наибольшей степени "страдают" виды (рыжая, красная полевки), в кормовой спектр которых входит растительность, чувствительная к агентам загрязнения. В первую очередь динамика именно этих видов утрачивает цикличность и перерождается в дизъюнктивную, тогда как динамика численности видов (нор-

вежский лемминг, полевка-экономка, пашенная полевка), питающихся растительностью, толерантной к техногенному загрязнению, не претерпевает существенных изменений [86].

Изменение амплитуды динамики численности мелких млекопитающих при пессимизации среды обитания может существенно определяться ее пространственной гетерогенностью. В гетерогенной среде [42, 43, 57, 82, 84, 85, 89], в которой нижний уровень численности популяции обусловлен емкостью оптимальных местообитаний, а верхний – оптимальных и субоптимальных местообитаний, при воздействии на популяцию негативных факторов следует ожидать сокращения доли местообитаний первого типа. Этого вполне достаточно для создания эффекта возрастания амплитуды динамики численности. В ситуации с гомогенными местообитаниями данный эффект может меняться на противоположный, если воздействие негативных факторов не оказывается на нижнем уровне емкости местообитаний, а сокращает их верхний предел емкости. В этом случае возможно "сглаживание" популяционной цикличности, что на мелких млекопитающих и было продемонстрировано Гашевым [7] в условиях нефтезагрязнений.

ДЕМОГРАФИЯ

ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА

Демографическая структура популяции отражает интенсивность и сбалансированность процессов воспроизводства и смертности. На примере рыжей полевки нами проанализирован демографический отклик популяции на техногенную пессимизацию среды.

В импактных и фоновых популяциях (табл. 3) демографическая структура населения существенно различается ($p < 0,001$; $\chi^2 = 171,2$ при $df = 5$). Различия в соотношении функционально-возрастных групп рыжей полевки в сравниваемых популяциях также существенны ($p < 0,001$; $\chi^2 = 142,2$ при $df = 2$). В населении фоновой территории преобладают неполовозрелые сеголетки (70%), тогда как на техногенных – половозрелые особи (58%), что, как будет показано ниже, скорее всего вызвано различием в характере смертности животных сравниваемых популяций. Общее соотношение полов на фоновой территории сбалансировано ($p > 0,1$; $\chi^2 = 2,1$, $df = 1$), тогда как в условиях загрязнения оно смещено в пользу самцов (58%) [$p < 0,001$; $\chi^2 = 12,4$ при $df = 1$]. К тому же в сравниваемых популяциях различны

Таблица 3

Демографическая структура населения рыжей полевки на техногенных и фоновых территориях (Средний Урал, 1987–1989 гг.)

Территории	Пол	Перезимовавшие особи	Размножающиеся сеголетки	Неполовозрелые сеголетки	Σ
Техногенные	Самки	49/9,7	60/11,9	104/20,6	213/42,2
	Самцы	84/16,6	102/20,2	106/21,0	292/57,8
	Σ	133/26,3	162/32,1	210/41,6	505/100
Фоновые	Самки	175/9,9	116/6,5	566/31,9	857/48,3
	Самцы	123/6,9	127/7,2	668/37,6	918/51,7
	Σ	298/16,8	243/13,7	1234/69,5	1775/100

Примечание. В числите – число животных данной демографической группы, в знаменателе – % от суммарного числа животных, отловленных на данной территории.

возрастные закономерности изменения соотношения полов. Для импактных популяций характерно возрастание доли самцов от неполовозрелых сеголеток (51%) к размножающимся прибыльным и перезимовавшим особям (до 63%), тогда как для фоновых – снижение (в данном случае доля самцов среди неразмножающихся сеголеток составила 54%, а перезимовавших животных – 41%). Отметим, что в естественной среде соотношение полов среди перезимовавших особей рыжей полевки смещено, как правило, в сторону преобладания самок, что может объясняться повышенной гибелью более активных в сравнении с ними самцов [6, 10].

РАЗМНОЖЕНИЕ И СМЕРТНОСТЬ

Интенсивность размножения рыжей полевки, оцененная по характеристикам плодовитости, на техногенных территориях выше в сравнении с фоном. Показатели как фактической (среднее число эмбрионов на размножающуюся самку), так и потенциальной плодовитости (среднее число желтых тел беременности на размножающуюся самку) в импактных популяциях (соответственно $5,91 \pm 0,166$ при $n = 53$ экз. и $6,51 \pm 0,257$ при $n = 50$ экз.) были достоверно ($p < 0,01$) выше, чем в контрольной (соответственно $5,37 \pm 0,122$, $n = 102$ экз. и $5,76 \pm 0,132$, $n = 95$ экз.). При этом оценки среднего числа пометов на самку для сравниваемых популяций статистически достоверно не различались. Полученные различия прежде всего отражают нормальную реакцию популяции на снижение численности. В данном случае интенсификацию размножения рыжей полевки в менее благоприятных местообитаниях в зоне техногенного воздействия логичнее всего рассматривать в качестве частного примера неспецифичности популяционных реакций [77].

Показатели как доимплантационной, так и постимплантационной эмбриональной смертности оказались несколько выше для рыжей полевки импактных популяций. Наряду с повышенной интенсивностью размножения была выявлена и повышенная гибель прибыльных животных в техногенной среде. Доля прибыльных в импактных популяциях (73,7%) оказалась достоверно ниже, чем в фоновых (83,2%) [$p < 0,001$; $\chi^2 = 23,3$ при $df = 1$]. В техногенных зонах на одну перезимовавшую особь приходилось 2,8 прибыльных, в то время как на фоновой территории практически вдвое больше – 5,0. Таким образом, относительная выживаемость прибыльных особей на техногенных территориях оказалась ниже (приблизительно на 44%), чем на фоновой. Этот факт хорошо согласуется с данными о повышенной эмбриональной смертности животных в техногенных зонах.

Более высокая гибель животных в условиях техногенного воздействия характерна не только для прибыльных особей, но также и для перезимовавших животных. Оценки смертности последних получены на основе сравнения их обилия в начале и конце сезона размножения в предположении, что исчезновение особей из популяции в результате их смертности подчиняется экспоненциальному закону [19, 35, 46, 53]. Смертность перезимовавших особей в импактных популяциях оказалась выше (56% / мес), чем в контрольных (50% / мес). Но эти различия существенно ниже различий в смертности прибыльных особей на фоновой и техногенных территориях. Последнее может объясняться спецификой жизненных ситуаций, в которых оказываются молодые и зрелые животные в импактных зонах. Выживаемость прибыльных в условиях ограниченного числа микростаций техногенной среды в первую очередь определяется успешностью поиска подходящих микроучастков. На стадии расселения, по-видимому, и гибнет большая часть сеголеток. В случае же успешного выбора микростаций животные "уходят" из-под прямого влияния данных негативных факторов и вероятность их выживания возрастает.

Полученные факты свидетельствуют о том, что в условиях техногенного пессимума смертность рыжей полевки возрастает. При этом гибель особенно велика для группы прибыльных особей, что в значительной степени и объясняет различия в функционально-возрастной структуре населения импактных и контрольных популяций.

Анализ данных (табл. 3) показывает, что доля (54,9%) размножающихся прибыльных среди половозрелой части населения рыжей полевки в импактных популяциях существенно выше, чем в контроле (45,1%) [$p < 0,01$; $\chi^2 = 7,65$ при $df = 1$]. На техногенных территориях соотношение между перезимовавшими и размножающимися сеголетками равно 1:1,22, тогда как на фоновой – 1 : 0,82. Иными словами, интенсивность созревания сеголеток в импактных популяциях по сравнению с контрольными значительно выше, что еще раз подчеркивает важность неспецифических компенсаторных механизмов адаптации популяций к неблагоприятным условиям среды, сопровождающимся прежде всего снижением плотности населения [77].

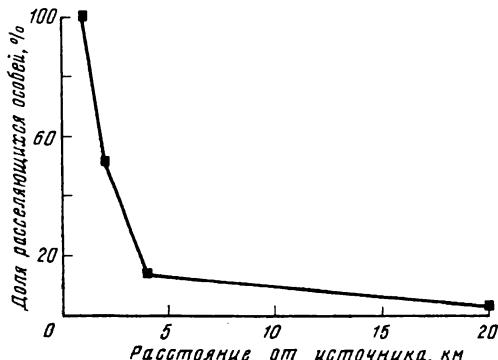
Таким образом, в популяциях рыжей полевки в условиях техногенной пессимизации среды демографические процессы, связанные с рождаемостью, смертностью, созреванием особей, протекают по-разному. Вследствие неблагоприятного воздействия техногенных факторов смертность животных в импактных популяциях существенно повышена, что в результате обратной связи приводит к интенсификации процессов репродукции. Воспроизводство импактных популяций увеличивается за счет возрастания скорости созревания сеголеток и повышения плодовитости особей. В итоге, данный ответ популяции на негативное воздействие техногенной эмиссии и позволяет в определенной степени компенсировать дополнительную гибель животных. Демографическая структура импактных популяций определяется, с одной стороны, повышенной гибелью прибыльных, а с другой – более интенсивным их физиологическим созреванием. Другие процессы, связанные с различиями в смертности перезимовавших особей, эмбриональной гибели, плодовитости, не вносят существенного вклада в демографическую структуру сравниваемых популяций.

РАССЕЛЕНИЕ

Природные популяции животных относятся к открытым биологическим системам, большую роль в поддержании целостности которых играют процессы пространственного расселения ("dispersal") индивидуумов [9, 25, 28, 45, 52, 75, 78, 79]. Ненаправленно перемещающиеся особи почти всегда имеются в популяциях и временами составляют значительную их часть. Эти особи, по мнению Наумова [45], выполняют информационную роль между структурными элементами популяции, служат источником популяционного резерва, поддерживают межпопуляционный обмен. Не менее значительна их роль в освоении новых и депопулированных территорий. Поэтому есть все основания полагать, что интенсивность расселения рыжей полевки в импактных и контрольных популяциях может различаться. Для исследования этого вопроса использован метод последовательного отлова животных [25, 26, 28, 87], позволяющий количественно оценивать численность как оседлых, так и расселяющихся нетерриториальных особей.

Для анализа подвижности рыжей полевки в сравниваемых популяциях наибольший интерес представляет доля расселяющихся особей во всем населении, которая физически не зависит от абсолютных значений обилия. Этот показатель оказался более высоким для рыжей полевки импактных популяций ($v = 0,47 \pm 0,06$; $n = 364$ экз.) в сравнении с фоновыми ($v = 0,30 \pm 0,02$; $n = 2196$ экз.), что свидетельствует о более высокой интенсивности пространственного рассеивания данного вида в условиях техногенного пессимума. Дальнейшие исследования, выполненные на рыжей полевке в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода, подтвердили этот вывод и показали, что доля транзитных особей в населении закономерно нарастает по мере ухудшения качества среды обитания (рис. 2), достигая максимального значения вблизи источника техногенной эмиссии и минимального – в условиях регионального фона [38]. Пригодность местообитаний для создания устойчивых поселений закономерно снижалась в направлении от фоновых и слабонарушенных местообитаний к существенно деградированным. Вблизи источников техногенной эмиссии преобладают временные сезонные местообитания, в которых существование животных возможно в

Рис. 2. Доля расселяющихся особей в населении рыжей полевки из местообитаний, расположенных на разном удалении от источника техногенной эмиссии. Средний Урал. Усредненные данные за 1990–1994 гг. (по Мухачевой и Лукьянову [38])



течение ограниченных периодов (летне-осенний сезон). По мере удаления от источника негативного воздействия и восстановления качества местообитаний они по своему типу приближаются к постоянным донорным, в которых возможно устойчивое существование особей в течение полного жизненного цикла.

Отмеченный эффект хорошо согласуется с данными о возрастании подвижности населения мелких млекопитающих при снижении плотности населения, как правило, вызываемом ухудшением условий жизни [2, 12, 22, 23, 27, 28, 41, 50, 58, 75, 79, 90]. Кроме того, с помощью данного эффекта можно объяснить смещение соотношения полов в сторону самцов в импактных популяциях в сравнении с фоновыми, поскольку среди расселяющихся особей, как правило, преобладают самцы [25, 28, 29].

Полученные факты свидетельствуют в пользу репаративной роли расселения в импактных популяциях, способствующей мелким млекопитающим быстрее восстанавливать численность и заселенность территории. Следовательно, интенсивность расселения является одним из ключевых демографических параметров, позволяющих мелким млекопитающим адаптироваться к неблагоприятным условиям техногенной среды.

Таким образом, приспособление мелких млекопитающих к техногенной пессимизации среды в условиях умеренных широт осуществляется на основе компенсаторных демографических реакций. Ключевую роль в этом играют процессы интенсификации воспроизведения (увеличение плодовитости и скорости развития особей) и репаративного расселения, позволяющие в определенном диапазоне техногенных нагрузок компенсировать дополнительную смертность животных и поддерживать целостность популяционной структуры вида.

Приведенные данные достаточно хорошо согласуются с концепцией адаптации широкораспространенных видов мелких млекопитающих к экстремальным условиям существования [4, 5, 56, 64, 65, 67, 71–73]. По этой концепции, приспособление данной группы видов к экстремальным условиям естественного генезиса связано с интенсификацией процессов жизнедеятельности. Прежде всего это выражается в раннем половом созревании животных, увеличении численности помета и периода размножения, позволяющих компенсировать повышенную гибель животных в условиях естественного пессимума. В соответствии с этими утверждениями и приведенными выше фактами можно заключить, что комплексы адаптаций эврибионтных видов мелких млекопитающих к экстремальным условиям как природной, так и техногенной среды в целом аналогичны и характеризуют неспецифическую реакцию популяций на воздействие негативных факторов.

Особый интерес представляет анализ демографии мелких млекопитающих в районах интенсивного техногенного воздействия в условиях естественного экстремума. Катаев [15] на примере красно-серой полевки в условиях Заполярья исследовал отклик демографических параметров на техногенное загрязнение среды в районе медно-никелевого комбината "Североникель". Им выявлены устойчивые тенденции в изменении демографических параметров красно-серой полевки в градиенте загрязнения.

Таким образом, центральные и маргинальные популяции широкораспространен-

ных видов мелких млекопитающих в разной степени уязвимы к воздействию техногенного загрязнения. Маргинальные популяции в условиях естественного экстремума менее устойчивы к техногенным стрессирующим воздействиям. Это проявляется в более чутком негативном отклике показателей фактической плодовитости, эмбриональной смертности и доли перезимовавших особей на возрастающий градиент техногенной нагрузки. Эти популяции, так же как и центральные, активно противостоят нарушающим техногенным воздействиям посредством компенсаторных реакций, проявляющихся в первую очередь в интенсификации процессов воспроизведения. Тем не менее "срыв" реакций компенсации и дезинтеграция популяционных процессов в периферийных популяциях мелких млекопитающих распространяются на больших расстояниях от источников техногенного воздействия.

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ

Приспособление вида к экстремальным условиям среды – комплексное явление, включающее в качестве основных экологические и морфофизиологические составляющие [4, 5, 13, 48, 64, 65, 67, 71].

Для исследования воздействия техногенных факторов на морфофизиологические показатели рыжей полевки был использован метод морфофизиологических индикаторов [62, 63, 66, 74], позволяющий по комплексу экsterьерных и интерьерных признаков оценивать степень благополучия и интенсивность жизнедеятельности особей.

Анализ экстерьерных признаков (масса и длина тела) показывает, что животные сравнимых демографических групп на фоновой территории в целом отличаются более крупными размерами, что свидетельствует прежде всего о снижении качества и количества кормовых ресурсов на импактных территориях. Различия в наибольшей степени выражены в группах неразмножающихся сеголеток. Индексы сердца, почки и надпочечника оказались в целом более высокими для рыжей полевки техногенных территорий, что указывает на более высокий уровень интенсивности метаболизма, мобилизации внутренних резервов и двигательной активности особей. Эти данные достаточно хорошо согласуются с ранее полученной информацией о более интенсивных процессах жизнедеятельности рыжей полевки импактных популяций. В то же время индекс печени особей в техногенной среде более низок, что подчеркивает неблагополучность условий обитания, не позволяющих индивидуумам создавать значительные энергетические резервы. Для неразмножающихся самцов сеголеток техногенных зон были отмечены более крупные средние размеры семенников, что еще раз свидетельствует о более интенсивном созревании молодняка на техногенных территориях.

В качестве меры напряженности существования животных были использованы ренально-гепаральный (оригинальный вариант) и супраренально-гепаральный [20, 49, 54, 55] индексы, которые являются отражением как интенсивности метаболических и мобилизационных процессов, протекающих в организме, так и энергетических резервов, на основе которых преодолеваются неблагоприятные воздействия. Очевидно, что в неблагополучных ситуациях, требующих интенсификации обмена веществ и мобилизации внутренних ресурсов организма, когда уже растрячены энергетические резервы печени, жизнеспособность особей сведена к минимуму. Последнее и находит свое выражение в высоких значениях ренально-гепарального и супраренально-гепарального индексов у животных техногенных территорий, что подчеркивает неблагополучие их существования в этих условиях. Наибольшие различия обнаружены между неполовозрелыми сеголетками сравниваемых популяций, что свидетельствует о повышенной напряженности существования особей именно этих демографических групп в импактной среде и хорошо согласуется с данными об их более высокой смертности в этих условиях на этапе поиска благоприятных микрочастков. У

половозрелых животных, занимающих в техногенной среде наиболее благополучные микростации, различия в индексах, как правило, менее выражены и касаются только части интерьерных признаков. Надо отметить, что данная морфофизиологическая дифференциация может быть также объяснена различиями в соотношении дисперсирующих и оседлых особей сравниваемых популяций вследствие сходства фенотипов особей импактных территорий с расселяющимися животными, а фоновых – с резидентами [29].

Проведенный анализ морфофизиологических особенностей мелких млекопитающих, населяющих техногенные и фоновые территории, показывает, что их адаптация к неблагоприятному воздействию техногенных факторов идет по пути интенсификации процессов жизнедеятельности, позволяющих компенсировать повышенную смертность животных на техногенных территориях. Интенсификация жизнедеятельности, связанная с повышенным воспроизводством особей, более быстрым их половым созреванием, повышенной подвижностью, позволяющей поддерживать целостность популяционной системы в условиях разреженной плотности, получает свое выражение в увеличенных значениях индексов сердца, почек и надпочечников. Неблагополучие экологической обстановки отражается на энергетическом депо организма – печени, что приводит к существенному снижению индекса данного органа у животных техногенных зон. Существенные противоречия между "потребностями" населения техногенных территорий интенсифицировать жизнедеятельность (иной вариант для популяции означает вымирание) и ограниченными "возможностями" животных осуществлять эту интенсификацию в условиях неблагоприятной экологической обстановки приводят к увеличению физиологической напряженности существования индивидуумов, что выражается в увеличенных значениях супрапенально-гепарального и ренально-гепарального индексов.

Физиологическая напряженность наиболее велика у неполовозрелых особей, что объясняет значительную гибель этой группы животных. Последнее, вероятно, определяется спецификой ситуации на техногенных территориях, с которой сталкиваются прибыльные особи, перешедшие к самостоятельному существованию. С одной стороны, в результате популяционной регуляции организм "настраивается" на быстрый рост и созревание с целью компенсации больших популяционных потерь, а с другой стороны – неблагоприятная экологическая обстановка приводит к физиологической напряженности организма и возрастанию вероятности гибели.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ свидетельствует о значительном негативном интегральном влиянии техногенных воздействий на ключевые характеристики популяций мелких млекопитающих. Популяционная устойчивость мелких млекопитающих в условиях техногенной пессимизации среды достигается за счет интенсификации процессов жизнедеятельности индивидуумов. Данный механизм с позиций эволюционно-экологического подхода является наиболее примитивным, но тем не менее он позволяет поддерживать существование и целостность популяционных систем мелких млекопитающих.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 97-04-48061, 97-04-48082).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Башенина Н.В. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 355 с.
2. Бердюгин К.И. // Исследование актуальных проблем териологии. Свердловск: ИЭРИЖ УНЦ АН СССР, 1983. С. 13.
3. Берзиня А.Я. // Загрязнение природной среды выбросами автотранспорта. Рига, 1980. С. 28.
4. Большаков В.Н. // Вопросы эволюционной и популяционной экологии животных. Свердловск: ИЭРИЖ УФАН СССР, 1969. Вып. 71. С. 28.

5. *Большаков В.Н.* Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972. 200 с.
6. *Большаков В.Н., Кубанцев Б.С.* Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. М.: Наука, 1984. 233 с.
7. *Гашев С.Н.* Влияние нефтяного загрязнения на фауну и экологию мелких млекопитающих Среднего Приобья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: ИЭРиЖ УрО РАН, 1991. 26 с.
8. *Герасимов А.А., Мухачева С.В.* // Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург: УИФ "Наука", 1994. С. 205.
9. *Демидов В.В.* // Экология. 1991. № 5. С. 33.
10. Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1975. 352 с.
11. *Жигальский О.А.* Механизмы динамики популяций мелких млекопитающих: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск: ИЭРиЖ УНЦ АН СССР, 1989. 49с.
12. *Ивантер Э.В.* Популяционная экология мелких млекопитающих таежного северо-запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.
13. *Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Туманов И.Л.* Адаптивные особенности мелких млекопитающих. Л.: Наука, 1985. 318 с.
14. *Игнатова Н.К.* // Организмы, популяции и сообщества в экстремальных условиях. Тез. докл. М., 1986. С. 55.
15. *Катаев Г.Д.* // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. Тез. докл. Пущино, 1984. С. 90.
16. *Катаев Г.Д.* // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных. Ч. 2. М.: ВТО АН СССР, 1987. С. 89.
17. *Катаев Г.Д.* // Экотоксикология и охрана природы: Тез. докл. респ. совещ. Рига, 1988. С. 195.
18. *Катаев Г.Д.* // Мониторинг фонового загрязнения природных сред. Л.: Гидрометеоиздат, 1989. Вып. 5. С. 223.
19. *Коли Г.* Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.
20. *Корнеев Г.А., Карпов А.А.* // Состояние и перспективы профилактики чумы. Саратов, 1978. С. 72.
21. *Кошкина Т.В.* Популяционная регуляция численности у грызунов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск: ИЭРиЖ УНЦ АН СССР, 1974. 59 с.
22. *Кутенков А.П.* Использование территории европейской рыжей полевкой (*Clethrionomys glareolus* Schreber.) в разных типах лесов заповедника "Кивач": Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1979. 21 с.
23. *Кутенков А.П.* // Зоол. журн. 1979. Т. 58. Вып. 2. С. 234.
24. *Литвинчук Н.К.* // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. Тез. докл. Пущино, 1984. С. 117.
25. *Лукьянин О.А.* // Экология. 1988. № 1. С. 47.
26. *Лукьянин О.А.* // Экология. 1989. № 2. С. 32.
27. *Лукьянин О.А.* // Экология. 1991. № 6. С. 36.
28. *Лукьянин О.А.* // Экология. 1993. № 1. С. 47.
29. *Лукьянин О.А., Лукьянинова Л.Е.* // Экология. 1997. № 2. С. 131.
30. *Лукьянинова Л.Е.* Экологическая характеристика и особенности населения мелких млекопитающих в условиях техногенного воздействия: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: ИЭРиЖ УрО АН СССР, 1990. 24 с.
31. *Лукьянинова Л.Е., Лукьянин О.А.* // Животные в условиях антропогенного ландшафта. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 1992. С. 85.
32. *Лукьянинова Л.Е., Лукьянин О.А., Пястолова О.А.* // Экология. 1994. № 3. С. 69.
33. *Лукьянинова Л.Е., Пястолова О.А., Лукьянин О.А., Микишевич Н.В.* // Экология. 1990. № 2. С. 53.
34. *Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
35. *Макфедьен Э.* Экология животных. М.: Мир, 1965. 375 с.

5. *Большаков В.Н.* Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972. 200 с.
6. *Большаков В.Н., Кубанцев Б.С.* Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. М.: Наука, 1984. 233 с.
7. *Гашев С.Н.* Влияние нефтяного загрязнения на фауну и экологию мелких млекопитающих Среднего Приобья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: ИЭРиЖ УрО РАН, 1991. 26 с.
8. *Герасимов А.А., Мухачева С.В.* // Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург: УИФ "Наука", 1994. С. 205.
9. *Демидов В.В.* // Экология. 1991. № 5. С. 33.
10. Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1975. 352 с.
11. *Жигальский О.А.* Механизмы динамики популяций мелких млекопитающих: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск: ИЭРиЖ УНЦ АН СССР, 1989. 49с.
12. *Ивантер Э.В.* Популяционная экология мелких млекопитающих таежного северо-запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.
13. *Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Туманов И.Л.* Адаптивные особенности мелких млекопитающих. Л.: Наука, 1985. 318 с.
14. *Игнатова Н.К.* // Организмы, популяции и сообщества в экстремальных условиях. Тез. докл. М., 1986. С. 55.
15. *Катаев Г.Д.* // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. Тез. докл. Пущино, 1984. С. 90.
16. *Катаев Г.Д.* // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных. Ч. 2. М.: ВТО АН СССР, 1987. С. 89.
17. *Катаев Г.Д.* // Экотоксикология и охрана природы: Тез. докл. респ. совещ. Рига, 1988. С. 195.
18. *Катаев Г.Д.* // Мониторинг фонового загрязнения природных сред. Л.: Гидрометеоиздат, 1989. Вып. 5. С. 223.
19. *Коли Г.* Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.
20. *Корнеев Г.А., Карпов А.А.* // Состояние и перспективы профилактики чумы. Саратов, 1978. С. 72.
21. *Кошкина Т.В.* Популяционная регуляция численности у грызунов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск: ИЭРиЖ УНЦ АН СССР, 1974. 59 с.
22. *Кутенков А.П.* Использование территории европейской рыжей полевкой (*Clethrionomys glareolus* Schreber.) в разных типах лесов заповедника "Кивач": Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1979. 21 с.
23. *Кутенков А.П.* // Зоол. журн. 1979. Т. 58. Вып. 2. С. 234.
24. *Литвинчук Н.К.* // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. Тез. докл. Пущино, 1984. С. 117.
25. *Лукьяннов О.А.* // Экология. 1988. № 1. С. 47.
26. *Лукьяннов О.А.* // Экология. 1989. № 2. С. 32.
27. *Лукьяннов О.А.* // Экология. 1991. № 6. С. 36.
28. *Лукьяннов О.А.* // Экология. 1993. № 1. С. 47.
29. *Лукьяннов О.А., Лукьяннова Л.Е.* // Экология. 1997. № 2. С. 131.
30. *Лукьяннова Л.Е.* Экологическая характеристика и особенности населения мелких млекопитающих в условиях техногенного воздействия: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: ИЭРиЖ УрО АН СССР, 1990. 24 с.
31. *Лукьяннова Л.Е., Лукьяннов О.А.* // Животные в условиях антропогенного ландшафта. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 1992. С. 85.
32. *Лукьяннова Л.Е., Лукьяннов О.А., Пястолова О.А.* // Экология. 1994. № 3. С. 69.
33. *Лукьяннова Л.Е., Пястолова О.А., Лукьяннов О.А., Михневич Н.В.* // Экология. 1990. № 2. С. 53.
34. *Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
35. *Макфедъен Э.* Экология животных. М.: Мир, 1965. 375 с.

36. Мухачева С.В. // Биота Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 1994. С. 35.
37. Мухачева С.В. Экотоксикологические особенности и структура населения мелких млекопитающих в градиенте техногенного загрязнения среды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 1996. 25 с.
38. Мухачева С.В., Лукьянов О.А. // Экология. 1997. № 1. С. 34.
39. Наумов Н.П. // Журн. общ. биологии. 1945. Т. 6. № 1. С. 37.
40. Наумов Н.П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 203 с.
41. Наумов Н.П. // Вопросы краевой общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. Т. 9. М.: Медгиз, 1955. С. 179.
42. Наумов Н.П. Экология животных. М.: Сов. наука, 1955. 533 с.
43. Наумов Н.П. // Журн. общ. биологии. 1965. Т. 26. № 6. С. 625.
44. Наумов Н.П. // Зоол. журн. 1967. Т. 46. Вып. 10. С. 1470.
45. Наумов Н.П. // Биологическая кибернетика. М.: Высш. шк., 1977. С. 336.
46. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 742 с.
47. Окулова Н.М. Биологические взаимосвязи в лесных экосистемах (на примере природных очагов клещевого энцефалита). М.: Наука, 1986. 248 с.
48. Оленев Г.В. // Журн. общ. биологии. 1981. Т. 42. № 4. С. 506.
49. Оленев Г.В. // Вид и его продуктивность в ареале. Матер. V Всесоюз. совещ. Вильнюс, 1988. С. 53.
50. Охлопков И.М. Экология полевок гор осевой части Верхоянского хребта (северо-восточная Якутия): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: Ин-т биол. СО РАН, 1994. 20 с.
51. Петросян Л.А., Захаров В.В. Введение в математическую экологию. Л.: Изд-во ЛГУ, 1986. 222 с.
52. Петруевич К.К. // Вопросы экологии. Т. 6. М.: Наука, 1962. С. 116.
53. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.
54. Пузанский В.Н. Экологические и морфологические особенности равнинных и горных популяций водяной полевки в Дагестанской АССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: ИЭРиЖ УНЦ АН СССР, 1974. 24 с.
55. Пузанский В.Н. // Экология. 1974. № 2. С. 81.
56. Пястолова О.А. Эколо-морфологические особенности субарктических популяций полевки-экономки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: ИЭРиЖ УНЦ АН СССР, 1967. 20 с.
57. Садыков О.Ф., Бененсон И.Е. Динамика численности мелких млекопитающих. Концепции, гипотезы, модели. М.: Наука, 1992. 191 с.
58. Симак С.В. Мелкие млекопитающие степной зоны Южного Урала в условиях эксплуатируемых и заповедных экосистем: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 1993. 15 с.
59. Флинт В.Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука, 1977. 183 с.
60. Формозов А.Н. // Фауна и экология грызунов. М.: МОИП, 1948. Вып. 3. С. 3.
61. Ходашова К.С. // Зональные особенности населения наземных животных. М.: Наука, 1966. С. 7.
62. Шварц С.С. Опыт экологического анализа некоторых морфофизиологических признаков наземных позвоночных: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1953. 35 с.
63. Шварц С.С. // Зоол. журн. 1958. Т. 37. Вып. 2. С. 161.
64. Шварц С.С. // Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию. Тюмень: УФАН СССР, 1959. Т. 1. Вып. 1. С. 239.
65. Шварц С.С. // Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию. Тюмень: УФАН СССР, 1959. Т. 1. Вып. 1. С. 177.
66. Шварц С.С. Принципы и методы современной экологии животных. Свердловск: УФАН СССР, 1960. 51 с.
67. Шварц С.С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Млекопитающие. Свердловск: УФАН СССР, 1963. Т. 1. 132 с.

68. Шварц С.С. // Зоол. журн. 1967. Т. 46. Вып. 10. С. 1456.
69. Шварц С.С. // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1971. № 4. С. 485.
70. Шварц С.С. // Экология. 1972. № 6. С. 13.
71. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
72. Шварц С.С., Большаков В.Н. // Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 3.
73. Шварц С.С., Большаков В.Н., Пястолова О.А. // Зоол. журн. 1964. Т. 43. Вып. 4. С. 483.
74. Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов. Свердловск: УФАН СССР, 1968. 387 с.
75. Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. 262 с.
76. Шилов И.А. // Популяционные проблемы в биогеоценологии. М.: Наука, 1988. С. 5.
77. Шилова С.А. // Экология популяций: структура и динамика. М.: Наука, 1995. С. 144.
78. Щипанов Н.А. // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных. М.: ВТО АН СССР, 1987. Ч. 1. С. 78.
79. Щипанов Н.А. // Зоол. журн. 1990. Т. 69. Вып. 5. С. 113.
80. Щипанов Н.А. // Успехи соврем. биологии. 1992. Т. 112. Вып. 5–6. С. 643.
81. Христов Л., Стоянов Д.П., Костова В.Ц. // Экология. 1985. № 15. С. 20.
82. Anderson P.K. // The biologist. 1980. V. 62. P. 70.
83. Cannon H.L. // Geol. surv. profess. pap. 1976. № 957. P. 53.
84. Cockburn A. // Austral. J. Ecology. 1981. V. 6. P. 255.
85. Hansson L. // Oikos. 1977. V. 29. P. 539.
86. Kataev G.D., Suomela J., Palokangas P. // Oecologia. 1994. V. 97. P. 491.
87. Lukyanov O. // Pol. ecol. studies. 1994. V. 20. № 3–4. P. 237.
88. Okubo A. Diffusion and ecological problems: mathematical models. V. 10. Berlin: Verlag, 1980. 254 p.
89. Smith M.H., Manlove M.N., Joule J. // Populations of small mammals under natural conditions. Pittsburg, 1978. P. 99.
90. Stickel L.F. // J. Mammal. 1960. V. 41. P. 433.

Институт экологии растений и животных
УрО РАН, Екатеринбург

L.E. LUKYANOVA, O.A. LUKYANOV

A RESPONSE OF SMALL MAMMAL COMMUNITIES AND POPULATIONS TO INDUSTRIAL IMPACT

II. POPULATIONS (THE BANK VOLE AS A MODEL)

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of Russian Academy of Sciences,
Ekaterinburg, Russia*

Phenomenology and basic laws of transforming the small mammal populations under industrial impact are discussed. The analysis performed testifies to the significant influence of industrial loads on the key population parameters. Impact populations are characterized by the lower level of abundance and area colonization, increased spatial mosaicity, and higher amplitude of the numbers dynamics. Adaptation of small mammals to the degrading environment is realized on the basis of compensatory demographic responses such as intensification of reproduction and reparation dispersal, which enable to compensate the additional mortality of animals. Marginal populations under natural extreme conditions are less stable to technogenic loads compared to those from central parts of the species range. These facts are in good agreement with the concept of small mammal adaptation to natural extreme habitat conditions. Adaptation complexes of eurybiontic small mammals to extreme conditions of the natural and industrial environment are generally similar and characterize a nonspecific response of populations to effects of negative environmental factors.