

УДК 591.526:323.4

## ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ РЕГУЛИРОВАНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Жигальский О.А.

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, e-mail: zig@ecology.uran.ru*

На основании многолетних наблюдений за комплексом внешних условий и состоянием популяций мелких млекопитающих количественно оценено распределение влияний внутривидовых и внешних факторов на динамику их численности и структуры. Показано, что основное влияние на демографические процессы популяций на протяжении всего сезона размножения оказывают плотностно-зависимые механизмы регуляции (эндогенные факторы). Экзогенные (хищники, кормовые и погодные) факторы выступают в качестве воздействий, ограничивающих рост населения популяции, и наиболее эффективны в переходные осенне-зимний и зимне-весенний периоды.

**Ключевые слова:** регулирование численности, динамика, структура, демография, циклы, полевки, кормовая база, хищники, плотностно-зависимая регуляция

## ECOLOGICAL REGULATION IN POPULATIONS OF SMALL MAMMALS

Zhigalskii O.A

*Institute of Plant and Animal Ecology Ural Branch, Yekaterinburg, e-mail: zig@ipae.uran.ru*

The influence of intrapopulation and external factors on the numbers and structure of small mammals were estimated quantitatively based on the data of long-term studies. The density-dependent mechanism regulator (endogenic factors) are shown to be the major factors affecting the demographic processes during the whole reproduction season. The exogenic (fodder and weather) factors limit the growth of populations. These factors, limiting population growth, and the most effective in the transitional autumn-winter and winter-spring seasons.

**Keywords:** regulation numbers, dynamics, structure, demography, rodents, cycle, voles, food supply, predators, density-dependent regulation

Динамика популяций мелких млекопитающих формируется под влиянием совокупного действия эндо- и экзогенных факторов и имеет характер сложных сезонных и многолетних колебаний [2–4, 7–9]. Сезонность размножения определяет дискретность популяционной динамики, а поэтому может рассматриваться как один из основных факторов, вызывающих запаздывание реакции популяции на изменения внешних и внутренних условий [4]. Наличие подобного рода запаздывания, высокий репродуктивный потенциал мелких млекопитающих, плотностно-зависимая внутривидовая конкуренция, влияние хищников, изменения кормовой базы и целый ряд других факторов могут являться причинами возникновения, как популяционных автоколебаний, так и хаотических колебаний.

Несмотря на большое количество работ, посвященных динамике популяций и анализу механизмов формирования ее цикличности, в современной экологии не существует единого мнения о причинах и основных факторах возникновения этого явления [1–5, 7–10]. Поддержание численности популяций и механизмы ее формирования – одна из актуальнейших проблем популяционной экологии.

**Цель исследования** – выявить циклическую составляющую в многолетней динамике популяций рыжей полевки в центре

и на периферии ареала и оценить роль внутривидовых и внешних факторов в формировании ее циклов.

### Материал и методы исследования

В основу исследования положены материалы многолетнего изучения популяционной динамики на двух стационарных участках, переданные в наше распоряжение А.Д. Бернштейн, А.В. Хворенковым (удмуртский стационар) и Э.В. Ивантером (карельский стационар). Выбор местоположения стационаров осуществлен в соответствии с задачами изучения географических особенностей цикличности рыжей полевки. Удмуртский стационар расположен в бореальной зоне липово-пихтово-еловых подтаежных лесов (57°20' с. ш., 52° в. д.), он отнесен к оптимальной для рыжей полевки области в центре ареала. Карельский стационар расположен в бореальной зоне, подзоне средне-таежных лесов – периферия ареала рыжей полевки (61°40' с. ш., 33°30' в. д.). На территориях обследованных стационаров рыжая полевка доминирует.

Материал собирался стандартным методом ловушко-линий [6]. Отловы проводили регулярно четыре раза в год (апрель, июнь, август и октябрь). За весь период работы отловлено 26893 мелких млекопитающих, в отловах преобладала европейская рыжая полевка (*Myodes (Clethrionomys) glareolus* Shreber, 1780) – 70,4% от общего числа отловленных животных (18936). За весь период отработано более 103000 ловушко-суток. Среди большого числа экзогенных факторов анализировались среднемесячные температуры воздуха, количество осадков, высота снежного покрова и зимние корма (семена липы и ели в баллах от 0 до 5). Для обработки данных использовали методы одномерной и многомерной статистики: спектральный и дисперсионный анализы. Различия считались достоверными на уровне значимости  $p < 0,05$ .

### Результаты исследования и их обсуждение

При рассмотрении многолетней динамики численности полевых возникает вполне закономерный вопрос – случайны колебания ее численности, или они подчиняются некоторым закономерностям. Для решения этого вопроса проведен спектральный анализ многолетних рядов численности рыжей полевки с двух стационарных географически удаленных участков.

В спектрах рядов численности, обеих популяций выявлен явно выраженный пик спектральной плотности соответствующий периоду от 2 до 5 лет. На спектрограмме обнаружен еще один мощный выброс соответствующий сезонному пику с периодом один год. Поэтому можно считать, что наблюдаемые изменения численности популяций рыжей полевки представляют собой сложный процесс, состоящий из суммы двух колебаний (сезонной и многолетней составляющих). В исследованных популяциях выделены четыре фазы популяционного цикла. Кроме того, обнаружены повторяющиеся переходы из одной фазы в другие, но для каждой популяции характерна присущая только ей структура переходов. На удмуртском стационаре (центр ареала) популяционный цикл имеет продолжительность 2–4 года, а на карельском стационаре (периферия ареала) длительность популяционного цикла колеблется от 2 до 5 лет.

В удмуртской и карельской популяции, несмотря на постоянно меняющиеся условия каждого конкретного года, во всех случаях происходит переход из фазы «пик» в фазу «депрессия». Динамика численности и структуры населения наблюдаемых популяций более всего напоминает один из типичных сценариев перехода хаотического движения через некоторые промежуточные к стационарному состоянию. При таком характере динамики всплески хаотического поведения чередуются с участками, на которых происходят почти периодические колебания.

В результате проведенного анализа сценарий развития циклов рыжей полевки можно представить себе следующим образом. Популяционный цикл представляет собой на две качественно различные части. Первая – «популяционный крах» или «детерминированная» часть цикла – переход из фазы «пик» в фазу «депрессия». Этот переход наблюдается в обеих популяциях в разные годы, несмотря на все многообразие условий каждого конкретного из них и местонахождения популяции. Такая ситуация

может иметь место только в том случае, если демографические процессы определяются главным образом внутрипопуляционными факторами и слабо зависят от внешних условий.

Вторую часть цикла можно назвать «стохастической», она начинается с устойчивой точки цикла фазы «депрессия». Длительность этой части цикла связана с возможностью популяции увеличивать свою численность, а скорость этого процесса определяется различным соотношением влияния как внешних, так и внутрипопуляционных факторов. Вероятнее всего, определяющими в этой части цикла являются внешние условия (погодные и кормовые факторы, численность хищников, месторасположение популяции в ареале вида и др.). Подобное явление отмечено и для других частей ареала рыжей полевки.

Каким образом можно объяснить феномен цикличности или в общем случае процесс регулирования численности? На рисунке представлена общая схема регулирования численности в системе кормовой ресурс – мелкие млекопитающие – хищники. В данном случае к внешним условиям откосится весь комплекс погодных и климатических факторов (температура, количество осадков, влажность, антропогенные факторы), кормовой ресурс и хищники, а к внутренним внутрипопуляционные гомеостатические плотностно-зависимые механизмы регуляции.

Согласно современным представлениям схему регулирования численности мелких млекопитающих в общем виде можно представить состоящей из следующих основных блоков (рисунк): грызуны, хищники, кормовые ресурсы (растительный покров) и комплекс внешних условий [2–5, 7, 8].

Численность популяций полевых определяет ее плотность и структуру населения, которые в зависимости от количества и качества кормовых ресурсов и численности хищников могут «включать» или «выключать» плотностно-зависимые механизмы изменяющие уровень смертности и интенсивность размножения зверьков. Увеличение плотности зверьков на территории приводит к уменьшению густоты растительного покрова и снижению наземной и корневой биомассы растений и если эти воздействия превышают величины допустимого воздействия на растительные сообщества, уменьшается его продуктивность, что в дальнейшем может стать причиной падения численности.

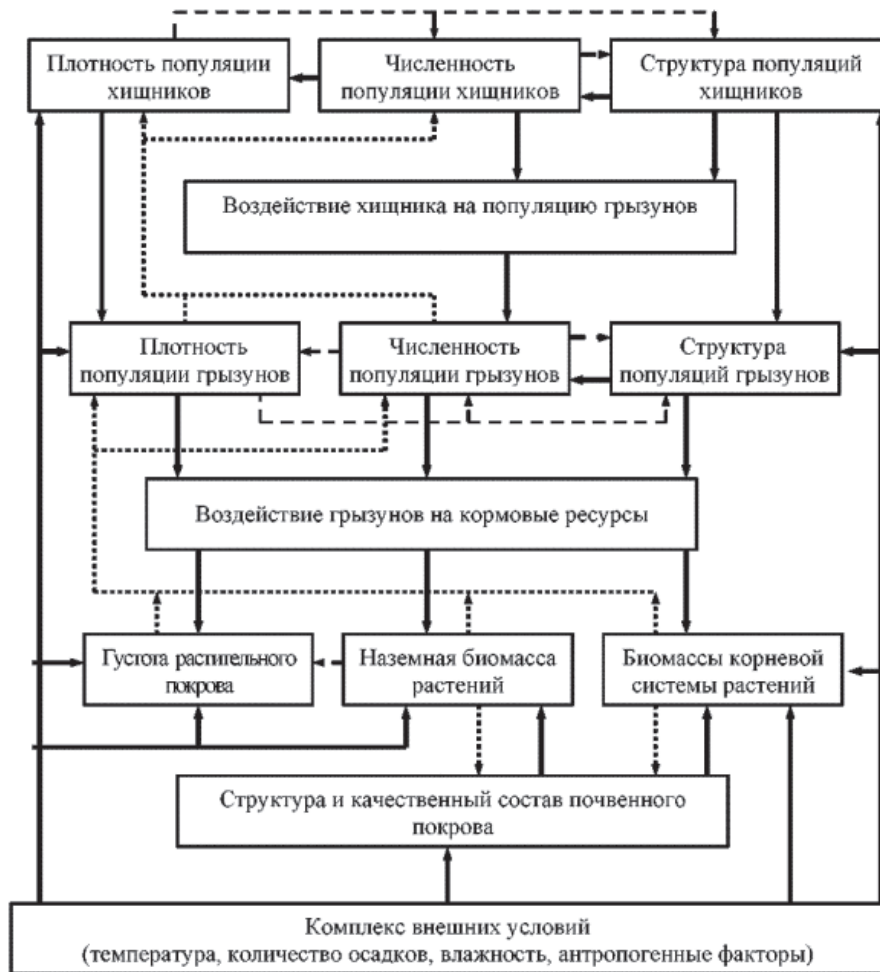


Схема взаимодействия популяций грызунов, хищников и кормовой базы.  
 Примечания: сплошная линия – прямое воздействие; линия из точек – обратные связи; пунктирная линия – взаимодействия на одном трофическом уровне

Известно, что переход биомассы с уровня первичных продуцентов на уровень первичных консументов связан с потерей вещества и энергии. В среднем считается, что лишь 10% фитомассы и связанной с ней энергии переходит с предыдущего уровня на следующий, остальная энергия и биомасса расходуется на поддержание жизнедеятельности и процессы роста и развития. В лесных биоценозах кормовые ресурсы в летний период настолько велики, что изъятие 10% общей биомассы не могут стать причиной снижения численности полевков. В то время как высокая урожайность семян липы и ели осенью предыдущего года (зимние корма) могут инициировать зимнее размножение и высокую весеннюю численность следующего года [4].

Численность хищников также как и численность полевков формирует свою плотность и структуру популяции. Основой пи-

цевого рациона хищников служат мелкие млекопитающие. Поэтому увеличение плотности и изменение структуры населения хищников приводит к возрастанию потребностей животных в пище, что может приводить к снижению плотности популяций грызунов. Но согласно опубликованным ранее данным хищники не могут являться причиной снижения численности полевков, так как они могут изъять из популяции полевков не более 5–7% от общей биомассы полевков, не оказывая тем самым существенного влияния на популяцию своих жертв [2].

### Заключение

Таким образом, внутривидовые факторы формируют «детерминируемую» часть цикла. Переход этот для обеих популяций осуществляется за один осенне-зимне-весенний период и не влияет на длительность цикла. Длительность «стоха-

стической» части цикла определяется с одной стороны состоянием популяции и ее возможностью увеличить свою численность, а с другой ограничивающими факторами – погодные и кормовые условия, пресс хищников и др., в число которых входит и месторасположение популяции в ареале вида. В центре ареала длительность «стохастической» части цикла составляет 1–3 года. На периферии ареала этот промежуток времени составляет 2–4 года.

Автор выражает благодарность Трушину С.П. за помощь в подготовке статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы научных исследований УрО РАН (проект № 12-С-4-1012) и РФФИ (грант № 13-04-00802).

#### Список литературы

1. Большаков В.Н., Кубанцев Б.С. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. – М.: Наука, 1984. – 233 с.
2. Жигальский О.А. Анализ популяционной динамики мелких млекопитающих // Зоол. журн. – 2002. – Т. 81. – № 9. – С. 1078–1106.
3. Жигальский О.А. Структура популяционных циклов рыжей полевки (*Myodes glareolus*) в центре и на периферии ареала // Известия РАН. Серия биологическая. – 2011. – № 6. – С. 733–746.
4. Жигальский О.А. Сезонная динамика популяции рыжей полевки в Удмуртии // Вестник Удмуртского университета. – 2012. – Вып. 4. – С. 64–70.
5. Ивантер Э.В., Жигальский О.А. Опыт популяционного анализа механизмов динамики численности рыжей полевки (*Clethrionomus glareolus*) на северном пределе ареала // Зоол. жур. – 2000. – Т. 79. – № 8. – С. 979–989.
6. Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Жигальский О.А.. Методы изучения грызунов в полевых условиях. – М.: Изд-во ЛКИ, 2008. – 416 с.
7. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. – М.: Наука. 1980. – 277 с.
8. Шилов И.А. О механизмах популяционного гомеостаза у животных // Успехи соврем. биол. – 1967. – Т. 64. – Вып. 2(5). – С. 333–351.
9. Krebs C.J. Population cycles revisited // J. Mammal. – 1996. – Vol. 77, № 1. – P. 8–24.
10. Zhigalsky O.A. Factorial analysis of population dynamics in rodents // Polish ecological studies – 1992. – Vol. 18, № 1–2. Quarterly. – P. 3–158.