На правах рукописи
УДК 574:574.3:599.323.4

Кшнясев Иван Александрович

Популяционные циклы европейской рыжей полевки: Феноменология

03.00.16 - экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Екатеринбург - 2001

Работа выполнена в лаборатории экологической экспертизы и прогнозирования Института экологии растений и животных Уральского Отделения Российской Академии Наук.

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор Жигальский О. А.

Официальные оппоненты: член-корр. РАН, доктор биологических наук, профессор Ивантер Э. В.

доктор биологических наук, Кряжимский Ф. В.

Ведущая организация: Уральский государственный университет им. А. М. Горького

Защита диссертации состоится "7" VI 2001 года в 10 часов на заседании Диссертационного совета Д 004.005.01 в Институте экологии растений и животных УрО РАН по адресу: 620144 г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202.

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

Автореферат разослан "7" V 2001 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук М. Г. Нифонтова

Актуальность проблемы. Одной из задач современной экологии является анализ закономерностей и научное познание взаимодействий, определяющих динамику численности организмов (Бигон и др., 1989). Для многих видов живых организмов характерны достаточно сложные и/или закономерные колебания численности и структуры популяций, имеющие характер сезонных и многолетних циклов. Циклический характер динамики значительного числа популяций мелких млекопитающих интригует экологов на протяжении многих десятилетий, однако, феномен циклов до сих пор остается одной из неразрешенных проблем популяционной экологии. Существует мнение (Elton, 1942; Chitty, 1960; Stenseth, 1985, 1999; Sandel et al., 1991; Krebs, 1996 и др.), что объяснение феномена циклов может послужить ключом к пониманию факторов регуляции и механизмов динамики популяций животных.

За последние десятилетия экологами накоплен значительный материал по динамике большого числа популяций многих видов мелких млекопитающих и предложен ряд гипотез для ее объяснения (Лэк, 1957; Krebs, Myers, 1974; Чернявский, Ткачев, 1982; Садыков, Бененсон, 1992; Batzli, 1992; Krebs, 1996 и др.). В качестве гипотетической причины циклов были названы: солнечная активность, погода, корм, виды-конкуренты, хищники, болезни, стресс, плотностно-зависимый отбор, «материнский эффект» и др. Но ни одна из предложенных на сегодняшний день концепций не является общепризнанной. В силу вышесказанного, важным представляется комплексное исследование, основанное на материалах *количественного* учета *совокупности демографических признаков* (не только численности, но и структуры) популяций из *различных частей ареала* изучаемого вида, проведенных *несколько раз в год* в течение *многих лет* наблюдений.

В качестве объекта для анализа феномена популяционных циклов автором выбрана европейская рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780), так как этот вид зачастую является доминирующим в сообществах лесных грызунов в пределах его ареала, включающего лесную и лесостепную зону Евразии, и участвует в поддержании природных очагов ряда инфекций (ГЛПС, энцефалит, туляремия, лептоспироз и др.).

Цель исследования – анализ феномена популяционных циклов европейской рыжей полевки, основанный на материалах многолетних комплексных стационарных наблюдений в различных частях ее ареала.

Для достижения цели были поставлены следующие **задачи**:

1) проанализировать динамику численности популяций европейской рыжей полевки из центральной и периферической частей ее ареала, выявить ее закономерности;
2) выявить годы со сходной сезонной динамикой численности и структуры популяций и порядок их чередования в многолетних циклах;
3) охарактеризовать особенности сезонной динамики численности и структуры популяций на разных фазах многолетнего цикла;
4) сравнить структуру циклов популяций европейской рыжей полевки из разных частей видового ареала;
5) на модели роста популяций оценить и сравнить параметры (воспроизводство и смертность), стационарные состояния и их устойчивость для исследуемых популяций.

Научная новизна работы:

- *количественно* показаны циклы в динамике 4-х популяций рыжей полевки из центральной и периферической частей ее видового ареала, определены их период и структура;
- выявлены годы со сходной сезонной динамикой состояния (численности и структуры) популяции - фазы многолетнего цикла, показаны статистически значимые различия фаз, описаны демографические особенности различных фаз и закономерности их чередования в многолетних популяционных циклах;
- определены периоды циклов и количественно оценена многолетняя и сезонная компоненты дисперсии численности исследованных популяций;
- выявлена специфика структуры циклов популяций центра и периферии ареала, показаны различия их стационарных численностей;
- количественно оценены параметры модели роста популяций: «скорость воспроизводства», тип плотностной зависимости, порог внутривидовой конкуренции;

- оценено стационарное состояние и показана его неустойчивость (что означает способность генерировать автоколебания) для всех 4-х исследованных популяций.

Практическое значение результатов заключается в описании процессов, формирующих популяционные циклы, и построении модели, которая является инструментом анализа и прогнозирования динамики популяций мелких млекопитающих. Результаты работы могут быть включены в курсы популяционной экологии, биофизики и синергетики, преподаваемые в ВУЗах.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Динамика популяций европейской рыжей полевки различных частей ее ареала представляет собой сложные многокомпонентные колебания. Многолетняя компонента представляет собой автоколебания – квазипериодические популяционные циклы (2-3-4-5-летнего периода), в то время как внутригодовая компонента (вынужденные колебания) является следствием дискретности репродукции популяции – адаптации к сезонным изменениям совокупности внешних факторов.
2. Автоколебания, как в центре, так и на периферии ареала, являются результатом неустойчивости стационарного состояния, что определяется высокой скоростью воспроизводства и сверхкомпенсирующим характером реакции популяции на изменение ее плотности.
3. Плотностно-зависимая внутривидовая конкуренция реализуется в форме нелинейных зависимостей доли размножающихся животных и зимней выживаемости от плотности популяции и может рассматриваться как один из ведущих механизмов популяционного цикла.
4. Фазы многолетнего популяционного цикла («пик» - «депрессия» - «рост» - «пик») характеризуются различной сезонной динамикой плотности и демографической структуры популяции, чередование которых формирует популяционный цикл.
5. Для популяций европейской рыжей полевки разных частей ее видового ареала характерна специфическая структура популяционных циклов.

Апробация работы. Основные положения диссертации были представлены и обсуждались на следующих научных собраниях: 1) Всероссийское совещание «Экология популяций: структура и динамика» (Пущино, 1994); 2) II Всероссийский популяционный семинар "Жизнь популяций в гетерогенной среде" (Йошкар-Ола, 1998); 3) Всероссийская научная конференция «Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии» (Екатеринбург, 1999); 4-5) Всероссийский научный молодежный симпозиум "Безопасность биосферы" (Екатеринбург, УГТУ, 1997, 1999); 6) уральская конференция молодых ученых «Физика в биологии и медицине» (Екатеринбург, 1999); 7) III Всероссийский популяционный семинар "Онтогенез и популяция" (Йошкар-Ола, 2000); 8-14) конференции молодых ученых-экологов Уральского региона (Екатеринбург, 1994, 1995, 1996, 1997, 1998, 1999, 2000).

Публикации. По теме диссертации опубликована 21 работа.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из "Введения", 5 глав, заключения и выводов, приложения, списка литературы, включающего 433 источника, в том числе 277 иностранных. Работа иллюстрирована 34 таблицами, 12 рисунками и изложена на 154 страницах машинописного текста.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы

Приводятся сведения о современных концепциях цикличности динамики популяций мелких млекопитающих.

Глава 2. Материалы и методы

Основу данных, привлеченных для анализа, составили материалы многолетних наблюдений на стационарных участках, любезно предоставленные О.А. Жигальским, А.Д. Бернштейн, Т.В. Ивантер, Э.В. Ивантером. Многолетние наблюдения были проведены в несколько сроков учетов ежегодно на стационарных участках, расположенных в различных частях ареала европейской рыжей полевки. Характеристики природных условий районов исследований опубликованы ранее (Zhigalsky, 1992). Данные получены стандартным методом ловушко-линий (Кучерук, 1952). Состояние популяции в каждый из сроков учета было охарактеризовано набором демографических признаков: В

качестве оценки *плотности* популяции использован индекс относительного обилия (число особей на 100 ловушко-суток, %). Возраст животных определен с точностью до двух месяцев (Тупикова и др., 1970). *Возрастная структура* популяции охарактеризована долями (%) трех возрастных классов животных: 1-2 мес., 3-6 мес., >7мес. У каждого животного определен пол и состояние генеративных органов. Характеристиками *репродуктивной структуры* популяции служили доли (%) размножающихся самок и не размножающихся самцов. Для характеристики зимней смертности использованы оценки «*выживания популяции за зиму*» (%). Объем привлеченного в анализ материала представлен в табл. 1.

Таблица 1.

Объем использованного материала

Стационар, географические координаты	Период исследования, гг. (число лет)	Отработано ловушко–суток	Отловлено животных, особей
«Тульский» 54°СШ, 37°ВД -1 -2	1966-1976 (11) 1972-1981 (10)	91000	13500
«Удмуртский» 57°СШ, 52°ВД	1973-1991 (19)	20000	2500
«Карельский» 61°СШ, 33°ВД	1966-1987 (20)	71500	1100

Примечание: «Тульский» стационар - зона широколиственных лесов; «Удмуртский» стационар – бореальная зона, подтайга; «Карельский» стационар – бореальная зона, средняя тайга.

Анализ данных был выполнен на ПК. Использованы стандартные методы (в том числе многомерного) статистического анализа: (компонентный, дискриминантный, дисперсионный, регрессионный анализ и методы нелинейного оценивания). При проверке статистических гипотез использованы двухсторонние критерии, уровень значимости выбран 0,05.

Глава 3. Общая характеристика изменчивости демографических признаков популяций европейской рыжей полевки

В главе дана общая характеристика исследованных популяций и рассмотрены основные описательные статистики их демографических признаков. Выявлена значительная межгодовая изменчивость исследованных признаков. Сезонная динамика популяций рыжей полевки на рассматриваемых стационарах

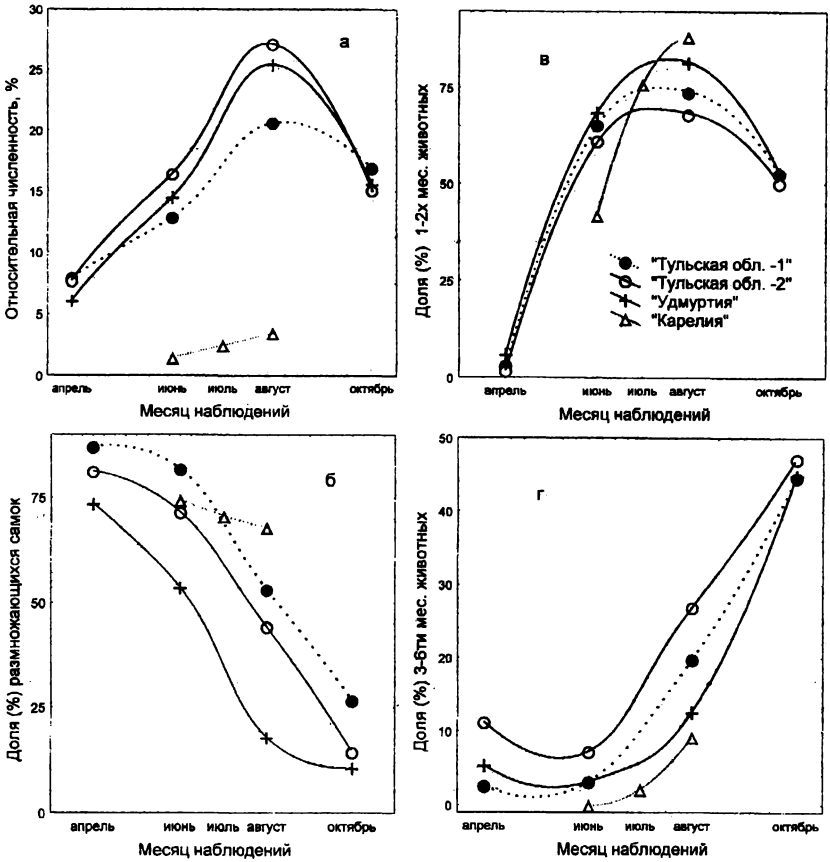

Рис. 1. Сезонная динамика (среднемноголетние значения): а – плотности; б – доли размножающихся самок; в – доли животных 1-2-х месячного возраста; г – доли животных 3-6-ти месячного возраста популяций рыжей полевки 4-х стационаров.

имеет типичный для лесных полевок умеренной зоны характер (Рис. 1): плотность растет с весны до конца лета и снижается осенью; доля размножающихся животных снижается от весны к осени; осенью популяции состоят практически полностью из сеголеток. С помощью критерия Вилкоксона для зависимых наблюдений (сравнивали демографические признаки в последовательные туры учетов) выявлены значимые внутригодовые изменения плотности, репродуктивной и возрастной структуры популяций, которые можно

рассматривать как результат сезонной приуроченности размножения животных, т.е. адаптации к закономерным изменениям совокупности факторов среды (фотопериод, качество и количество кормов, погодные условия и др.).

Таблица 2.

Значимые межпопуляционные различия демографических признаков, Н-критерий Краскела-Уоллиса.

Демографический признак, срок учета	Контрасты	H	N	P≤
Относительная численность (особей / 100 ловушко-суток)				
• В июне	(Т1+Т2+У) – К	31,5	60	0,0001
• В августе	(Т1+Т2+У) – К	32,8	60	0,0001
Доля (%) размножающихся самок				
• В июне	(Т1+Т2+К) – У	7,99	60	0,005
• В августе	(Т1+Т2+К) – У	19,9	60	0,0001
• В октябре	Т1 – Т2	7,16	21	0,0075
	Т1 – У	10,6	30	0,0011
	(Т2+У) – Т1	11,84	40	0,0006
Доля (%) неполовозрелых самцов				
• В июне	(Т1+Т2+У) – К	10,79	54	0,001
• В августе	(Т1+Т2) – У	6,69	40	0,01
	У – К	21,55	39	0,0001
	(Т1+Т2) – К	10,31	41	0,0013
Доля (%) 1-2х месячных животных				
• В июне	(Т1+Т2+У) – К	18,81	60	0,0001
• В августе	(Т1+Т2) – У	15,05	40	0,0005
	(Т1+Т2+У) – К	10,55	60	0,0012
Доля (%) 3-6ти месячных животных				
• В июне	(Т1+Т2+У) – К	13,04	60	0,0003
• В августе	(Т1+Т2) – У	6,97	40	0,0083
	(Т1+Т2) – К	12,22	41	0,0005
	(Т1+Т2) – (У+К)	12,85	60	0,0003

Примечание: «Т1» популяция стационара «1» в Тульской обл.; «Т2»- популяция стационара «2» в Тульской обл. (широколиственные леса); «У» - популяция стационара в Удмуртии (подтайга); «К» - популяция стационара в Карелии (средняя тайга). См. рис. 1 а-г.

Проанализированы «зональные» особенности демографических процессов исследуемых популяций (рис. 1), показаны статистически значимые различия их плотности и структуры (табл. 2). Карельский стационар (подзона

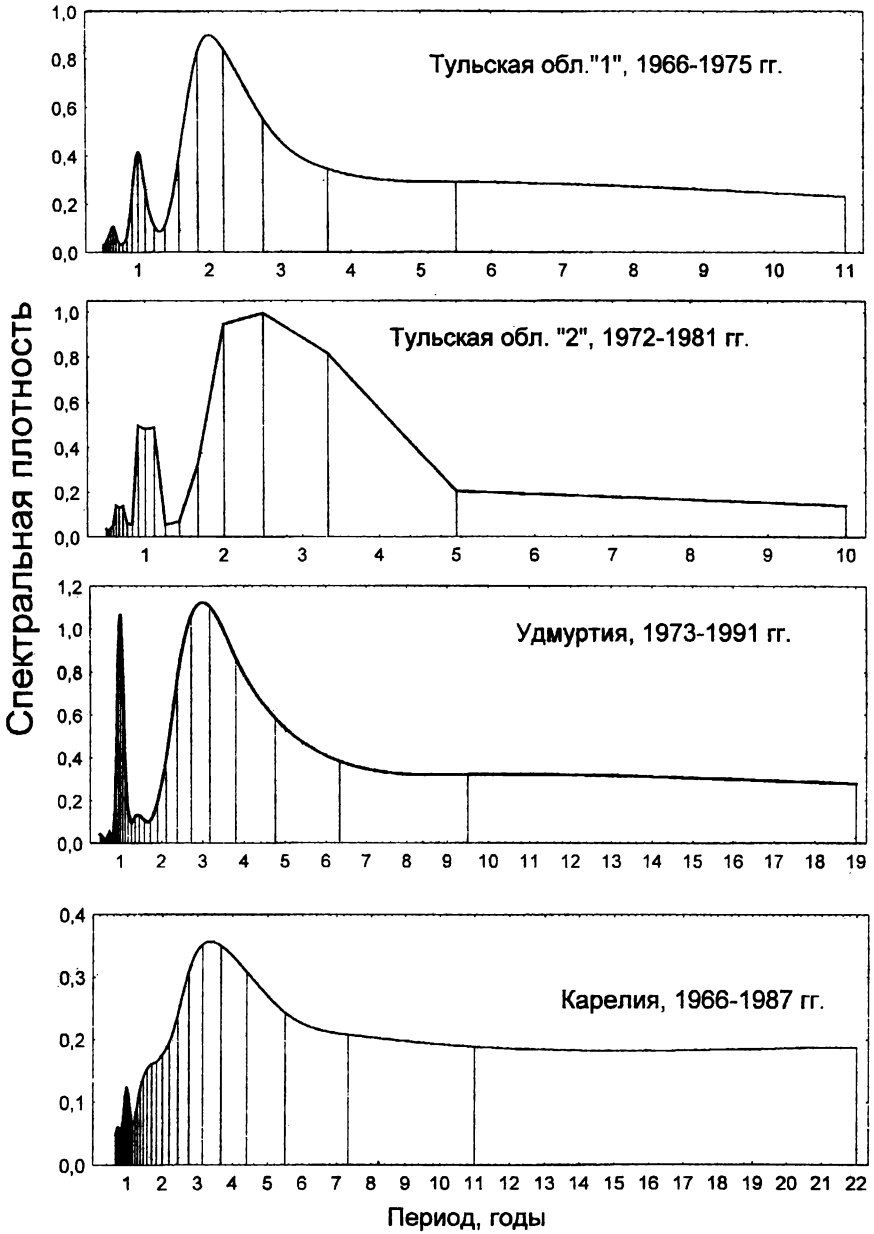

Рис. 2. Спектры мощности рядов относительной численности популяций европейской рыжей полевки 4-х исследованных стационаров.

средней тайги) отнесен к пессимуму ареала европейской рыжей полевки, так как среднемноголетняя численность популяции этого стационара значимо ($F(1;215)=145,9$; $p<0,0001$) ниже, чем популяций стационаров в Удмуртии (подтайга) и Тульской обл. (зона широколиственных лесов).

Анализ рядов численности исследованных популяций позволил выявить два четких пика спектральной плотности, сопоставленные цирканнуальным (сезонным) и многолетним циклическим компонентам (Рис. 2).

Для оценки межгодовой и внутригодовой (сезонной) компонент дисперсии численности каждой популяции использовали модель II дисперсионного анализа (Sokal, Rohlf, 1995). Внутригодовые (сезонные) колебания относительной численности значимы ($p<0,001$) и составляют 16,3%, 27,2%, 31,7%, 13,2% полной дисперсии численности популяций 4 стационаров («Тула-1», «Тула-2», «Удмуртия», «Карелия») соответственно. Многолетние колебания значимы ($p<0,001$) и «объясняют» 60%, 48,7%, 42,6%, 58% полной дисперсии численности. Значимость F- критерия может быть использована для характеристики динамики численности популяций. Таким образом, выявлены значимые циклические компоненты динамики численности четырех исследованных популяций.

Глава 4. Популяционные циклы

Анализ структуры связей демографических признаков популяций проведен с использованием Р-техники компонентного анализа (Иберла, 1980; Айвазян и др., 1989). Наибольший интерес, как «наиболее информативная», представляет первая главная компонента (ГК), объясняющая максимальную долю (47,1% - Тульская обл., 48,1% - Удмуртия, 48,1% - Карелия) суммарной дисперсии демографических признаков популяции и сопоставляемая фактору, оказывающему наиболее сильное влияние на ее динамику. Для исследованных популяций первую ГК формируют одни и те же демографические признаки. В автореферате приведены результаты компонентного анализа демографии популяций Тульского стационара (Табл. 3). Значение первой ГК интегрально характеризует состояние (плотность, репродуктивную и возрастную структуру) популяций и оценивает зависимые от плотности эффекты в конкретный год наблюдений. Динамика значений первой ГК демонстрирует

Таблица 3. **Результаты компонентного анализа. Тульская обл., 1966-1976, 1972-1981 гг.**

Три первых собственных вектора корреляционной матрицы и распределение объясняемых долей (%) дисперсии демографических признаков по трем главным компонентам.								
	Признаки, i = 1 19	Нагрузки, a_{ij} ; df=19			Объясняемая доля дисперсии, a^2_{ij}, %			$h^2_i = \Sigma a^2_{ij}$, % df (3;17)
		Главные компоненты, j = 1, 2, 3.						
		1	2	3	1	2	3	
Апрель	1. Численность	**,706***	**-,533***	,197	**49,8***	**28,4***	3,9	**82,1***
	2. % размножающихся ♀♀	**-,613***	**,435***	-,165	**37,5***	**19,0***	2,7	**59,2***
	3. % 1-2х мес. животных	,265	**,631***	-,151	7,0	**39,8***	2,3	**49,1***
	4. % 3-6ти мес. животных	,350	**,771***	,373#	12,2	**59,5***	13,9#	**85,6***
Июнь	5. Численность	**,876***	-,162	,116	**76,7***	2,6	1,3	**80,6***
	6. % размножающихся ♀♀	**-,784***	,357	-,044	**61,4***	12,7	0,2	**74,3***
	7. % не размножающихся ♂♂	**,819***	-,354	-,139	**67,0***	12,6	1,9	**81,5***
	8. % 1-2х мес. животных	-,083	-,386#	-,278	0,7	14,9#	7,7	23,3
	9. % 3-6ти мес. животных	,378#	**,826***	,248	14,3#	**68,2***	6,1	**88,6***
Август	10. Численность	**,897***	,220	,063	**80,4***	4,8	0,4	**85,7***
	11.% размножающихся ♀♀	**-,897***	-,024	,044	**80,5***	0,0	0,2	**80,8***
	12.% не размножающихся ♂♂	**,790***	,072	-,278	**62,5***	0,5	7,7	**70,7***
	13.% 1-2х мес. животных	-,237	,199	**-,906***	5,6	4,0	**82,1***	**91,7***
	14.% 3-6ти мес. животных	,183	-,105	**,925***	3,3	1,1	**85,5***	**89,9***
Октябрь	15.Численность	**,853***	,167	-,172	**72,8***	2,8	3,0	**78,6***
	16.% размножающихся ♀♀	**-,609***	-,134	,018	**37,0***	1,8	0,0	**38,8***
	17.% 1-2х мес. животных	**-,887***	-,092	,186	**78,7***	0,9	3,5	**83,0***
	18.% 3-6ти мес. животных	**,890***	,099	-,165	**79,2***	1,0	2,7	**82,9***
	19. Выживание за зиму, %	**-,830***	,035	,217	**69,0***	0,1	4,7	**73,8***
	Дисперсия	8,957	2,746	2,299	47,1	14,5	12,1	73,7

Примечание: *- $p < 0,05$, # – $0,05 < p < 0,1$.

циклические колебания 2-3-4-5 летнего периода. В динамике первой ГК Карельской популяции выявлено еще и наличие многолетнего колебательного тренда. Анализ динамики значений первой ГК четырех исследованных популяций позволил классифицировать все годы наблюдений на три или четыре «типа динамики», соответствующие однолетним фазам многолетних популяционных циклов:фаза «депрессии» (**I**), фаза «умеренной численности» (**II**), фаза «роста» (**III**) и фаза «пика» (**IV**). С помощью канонического дискриминантного анализа оценено качество предложенной классификации - во всех случаях значимыми являлись две дискриминантные функции. Для популяций Тульского стационара дискриминантная модель значима: Λ-Уилкса=0,0003; F(12;8)=14,64; p=0,0004. Показана статистическая значимость (p≤0,007) парных различий всех четырех фаз цикла. К фазе «депрессии» (**I**) отнесены: 1967, 1971, 1976, 1973*, 1978*, 1981* гг.; к фазе «умеренной численности» (**II**) 1969, 1974, 1975*, 1979* гг.; к фазе «роста» (**III**) - 1968, 1972, 1973, 1974*, 1976* гг.; к фазе «пика» (**IV**) - 1966, 1970, 1975, 1972*, 1977*, 1980* гг. (*- 2 стационар). Для популяции Удмуртского стационара дискриминантная модель значима - Λ-Уилкса = 0,006; F(18;16)=10,6; p≤0,00001. Все фазы цикла различаются значимо (p≤0,003). К фазе «депрессии» (**I**) отнесены: 1975, 1978, 1981, 1984, 1986, 1990 гг., к фазе «роста» (**III**) - 1973, 1976, 1979, 1982, 1987, 1988, 1991 гг. и к фазе «пика» (**IV**) - 1974, 1977, 1980, 1983, 1985, 1989 гг. «Качество» классификации на фазы цикла лет наблюдений популяции Карельского стационара оценено с помощью дискриминантного анализа по значениям первой ГК(t) и первой ГК(t+1). Для исключения влияния тренда ряд наблюдений был разбит на две части. Дискриминантная модель значима как для части ряда, соответствующего низким значениям среднемноголетней численности: Λ-Уилкса = 0,0313; F(6;16) = 12,4; p≤0,00001, так и для части ряда (*), соответствующего ее высоким значениям: Λ-Уилкса=0,0015; F(4;6) = 36,69; p≤0,0002. Показана статистическая значимость (p≤0,014 и p≤0,044) различий между всеми фазами популяционного цикла (отдельно для двух частей ряда): к фазе «депрессии» (**I**) отнесены - 1967, 1971, 1975, 1980*, 1983*, 1987 гг.; к фазе «низкой численности» (**II**) - 1968, 1972, 1976, 1985 гг.; к фазе «роста» (**III**) -1969, 1973, 1977*, 1978*, 1981, 1984 гг.; к фазе «пика» (**VI**) - 1966*, 1970, 1974, 1979*, 1982*, 1986 гг.

Таким образом, для всех 4-х исследованных популяций показано, что все фазы цикла статистически значимо различаются по совокупности демографических признаков.

Далее в работе рассмотрены особенности демографии популяций на разных фазах цикла; в автореферате в таблице 4 приведены материалы только по одной популяции (Удмуртия, 1973-1991 гг.). В фазе «депрессии» и «роста» популяция начинает репродуктивный сезон при низкой весенней плотности, а в фазе «пика» ее плотность превышает порог «включения» внутривидовой конкуренции (табл. 4). В апреле в фазе «депрессии» популяция состоит исключительно из перезимовавших особей (отличаясь по доле этого возрастного класса от других фаз - $p \leq 0{,}01$), тогда как в другие фазы в ней присутствуют зверьки всех 3 возрастных классов. Отсутствие животных моложе 7 мес. в апреле фазы «депрессии» - результат более раннего затухания размножения в предшествующем году, т.е. в фазе «пика», а отсутствие класса 1-2 мес. животных свидетельствует о более позднем начале размножения в фазе «депрессии», чем в другие фазы. Объяснить разницу в сроках начала и окончания размножения влиянием исключительно экзогенных факторов вряд ли возможно, так как к одной фазе относятся годы, различающиеся внешними условиями.

В июне численность популяции фазы «депрессии» значимо ниже, чем в другие фазы. В фазе «депрессии» (на следующий после пика год) для популяции характерна и более низкая скорость прироста численности. Численность популяции от апреля к июню в фазе «депрессии» возросла только в 1.17 ± 0.15 раза, тогда как в фазу «роста» в 2.93 ± 0.63 раза, а фазу «пика» в 2.19 ± 0.08 раза. Относительно низкие приросты численности в фазах «депрессия» и «пик», по сравнению с фазой «роста», очевидно, определяются разными причинами. В фазе «депрессии» состояние популяции не позволяет ей резко повысить свою численность (позднее начало размножения, низкая весенняя численность и др.). В фазе «пика» ограничение роста популяции, очевидно, происходит вследствие включения механизмов плотностно–зависимой регуляции, так как численность популяции в это время значительно превышает пороговую. Об этом наглядно свидетельствует и тот факт, что в фазе «пика» доля размножающих самок в июне значимо ниже, а доля неполовозрелых

Таблица 4. Демографическая характеристика (M ± m) фаз популяционного цикла рыжей полевки. Удмуртия 1973-1991 гг.

	Признак	Фаза цикла (число лет)			Значимые контрасты (p<0,05)
		«Депрессия» - I (n=6)	«Рост» - III (n=7)	«Пик» - IV (n=6)	
Апрель	1. Численность (5,5 [a] / 7,8 [b])	3,3 ± 1,00	5,1 ± 1,75	10,1 ± 1,40	IV от всех
	2. % размножающихся ♀♀	65,4 ± 15,89	81,5 ± 13,77	72,7 ± 11,11	n.s.
	3. % 1-2х мес. животных	0,0 ± 0,00	10,1 ± 5,50	7,4 ± 6,01	I — (III+IV) #
	4. % 3-6ти мес. животных	0,0 ± 0,00	10,7 ± 7,28	4,6 ± 2,29	I — (III+IV) #
Июнь	5. Численность (10,7 [a] / 16,5 [b])	5,0 ± 1,08	16,2 ± 5,02	22,1 ± 4,95	I от всех*
	6. % размножающихся ♀♀	75,4 ± 7,26	54,8 ± 10,93	30,8 ± 5,51	I – IV; IV — (I+III)
	7. % не размножающихся ♂♂	9,1 ± 3,90	42,3 ± 8,59	68,7 ± 3,81	Все
	8. % 1-2х мес. животных	63,2 ± 3,42	73,1 ± 4,91	69,1 ± 3,95	n.s.
	9. % 3-6ти мес. животных	0,0 ± 0,00	5,3 ± 1,56	4,0 ± 2,17	I — (III+IV), #
Август	10.Численность (19,1 [a] / 27,3 [b])	11,9 ± 2,59	31,0 ± 7,03	32,5 ± 4,08	I от всех*
	11.% размножающихся ♀♀	27,7 ± 7,19	20,8 ± 8,79	4,8 ± 2,75	I –IV, IV — (I+III)
	12.% не размножающихся ♂♂	79,9 ± 7,76	77,5 ± 7,00	95,3 ± 2,47	IV — (I+III) #
	13.% 1-2х мес. животных	78,0 ± 2,16	79,6 ± 4,28	87,9 ± 2,39	IV — (I+III)
	14.% 3-6ти мес. животных	19,4 ± 2,25	12,4 ± 3,84	6,2 ± 1,27	I — IV
Октябрь	15.Численность (12,3 [a] / 17,7 [b])	7,4 ± 2,10	19,1 ± 4,25	19,9 ± 3,77	I от всех
	16.% размножающихся ♀♀	16,2 ± 5,57	9,9 ± 3,33	6,3 ± 2,30	*I — IV, p<0,1*
	17.% 1-2х мес. животных	87,2 ± 2,65	60,1 ± 13,19	23,0 ± 6,55	I — IV, IV — (I+III)
	18.% 3-6ти мес. животных	12,2 ± 2,55	37,7 ± 13,07	74,1 ± 6,53	I — IV, IV — (I+III)
	19. Выживание за зиму, %	45,2 ± 8,75	54,1 ± 9,82	18,4 ± 5,22	I –IV, (I+III) от IV

Примечание: a,b – оценки пороговой и стационарной плотности популяции (особей / 100 ловушко-суток);
* - сравнивали логарифмированные значения; # - ANOVA Краскела-Уолисса

самцов значимо выше, чем в другие фазы. Обнаруженная зависимость доли размножающихся животных (как самок, так и самцов) от фазы цикла может быть интерпретирована с точки зрения концепции интерференционной конкуренции, опосредованной территориальными (социальными) взаимодействиями особей (Bujalska, 1991 и др.). В июне фазы «депрессии» перезимовавших животных значимо больше ($p<0,01$), чем в другие фазы, и отсутствуют зверьки весеннего рождения (1-2 мес.), что еще раз свидетельствует о позднем начале размножения в годы «депрессии». В августе фаза «депрессии» также значимо отличается от других фаз минимальной численностью (табл. 4). В период июнь – август кратность прироста численности составила: «депрессия» - 2.52 ± 0.37, «рост» – 2.97 ± 0.87, «пик» – 1.61 ± 0.11. Наименьшая дисперсия кратности прироста характерна для фазы «пика» ($F(5;5)=15,74$, $p<0,005$; и $F(6;5)=34,56$, $p<0,0007$) что, вероятно, также объясняется эффектами высокой плотности. К августу доля участвующих в размножении животных значимо снижается, во-первых, за счет сезонного затухания репродукции, а во-вторых, под действием плотности. Особенно ярко этот эффект проявляется в фазе «пика», когда доля животных, участвующих в размножении, минимальна (табл. 4). Доля молодых 1-2 мес. животных в августе максимальна в фазе «пика». В фазе «депрессии» в этот срок выше доля 3-6 мес. животных.

К октябрю численность популяции во все фазы снижается практически на одинаковую величину - примерно в 1.6 раза. При этом средняя численность в фазах «роста» и «пика» сходна и почти в 3 раза выше, чем в фазе «депрессии». Несмотря на то, что октябрь - время прекращения размножения, в фазе «депрессии» в популяции присутствуют порядка 16% размножающихся самок, а в фазе «пика» таковых лишь около 6% (табл. 4). Очевидно, что возрастная структура популяции осенью отражает особенности демографических процессов в течение лета. В фазе «пика» в октябре минимальна доля 1-2 мес. животных (т.е. рожденных во второй половине лета) и максимальна доля зверьков (3-6 мес.), пополнивших популяцию в первой половине сезона размножения. Столь существенные различия в возрастном составе могли проявиться только в том случае, если созревание прибылых животных и

включение их в репродукцию в фазе «пика» подавляется уже в июне – июле. Для фазы «депрессии» характерна противоположная возрастная структура, что, очевидно, связано с отсутствием плотностно-зависимого подавления размножения в этой фазе цикла. Вероятно, в результате различий в возрастной структуре и плотности населения, уходящего в зиму в разные фазы, значимо различна выживаемость популяции в течение критического зимнего периода (табл. 4). Группа животных, уходящих в зиму после фазы «пика» и служащих основой населения следующей за ней фазы «депрессии», состоит главным образом из зверьков раннелетних генераций, рост и развитие которых проходило при высоких плотностях и, вероятно, следствием, в том числе и подобного качественного состава популяции является ее высокая зимняя смертность. После фазы «пика» переживает зиму менее шестой части зверьков («популяционный крах»), а после фазы «депрессии» или «роста» - около половины (табл. 4).

Во всех рассмотренных популяциях обнаружены закономерные переходы из одной фазы популяционного цикла в другие, при этом для популяций различных частей ареала характерна специфическая структура цикла (Рис. 3). Общее для всех популяций – переход из фазы «пика» в фазу «депрессии».

Как было показано выше, фаза «пика» характеризуются: высокой плотностью, низкой долей репродуктивно-активных животных в начале-середине лета, ранним окончанием размножения, высокой долей животных раннелетних генераций в популяции, уходящей в зиму. После «пика» для популяции характерна высокая зимняя смертность, что приводит к низкой численности весной и в течение всего следующего года (фаза «депрессии» - I). Численность весной следующего после «депрессии» года относительно невысока и, вероятно, в зависимости от условий существования популяции, ее динамика в течение этого года соответствует фазе «роста» (III) или фазе «умеренной численности» (II). Достаточно ярко это выражено при сравнении «Тульской» и «Карельской» популяций. При достаточно близких периодах цикла (4 – 5 лет) «Тульская» популяция в 75% случаев из фазы «депрессии» (I) переходит в фазу «роста» (III), тогда как «Карельская» популяция в 75% переходит в

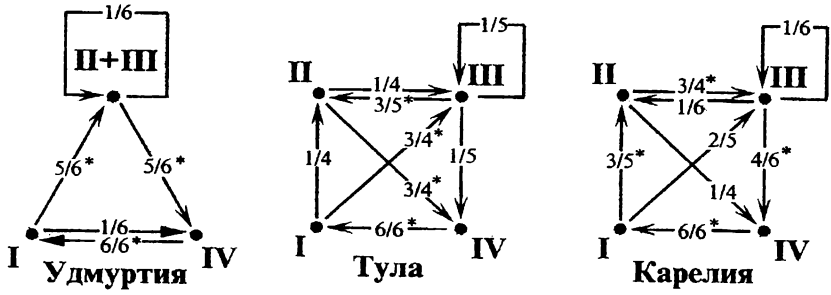

Рис. 3. Структура циклов популяций рыжей полевки в различных частях ареала.

Стрелки показывают переходы между фазами цикла, цифры над ними: числитель – число наблюдаемых переходов, знаменатель – число лет данной фазы. *- наиболее частые переходы. Римские цифры – фаза цикла: I - «депрессия», II - «умеренная численность», III - «рост», IV - «пик».

фазу «умеренной численности» (II). На следующий год судьба обеих популяций также различна. Если Карельская популяция переходит в фазу «роста» (III) и через год достигает «пика» (IV), то Тульская популяция после фазы «роста» (III) переходит в фазу «умеренной численности» (II), снижает численность (вероятнее всего, за счет эффектов «включения» плотностно-зависимых механизмов регуляции), а уже затем переходит в фазу «пика» (IV). Несколько иной характер имеет динамика Удмуртской популяции: из фазы «депрессии» (I) популяция переходит в фазу «роста» (III), а через год в фазу «пика» (IV). Популяционный цикл Удмуртской популяции оказывается в среднем короче, чем у популяций из Карелии и Тульской обл., и в 3 из 5 случаев наблюдений имеет продолжительность 3 года.

Таким образом, популяционный цикл можно разделить на две качественно различные части: первая из них «детерминированная» переход из фазы «пик » в фазу «депрессия». Этот переход наблюдается во всех популяциях и в различные годы, несмотря на все многообразие условий среды в связи с различным географическим положением популяций и особенностями лет наблюдений. Такая ситуация может иметь место в том случае, если поведение популяции, в этой части цикла, определяется главным образом внутрипопуляционными процессами и практически не зависит от внешних условий. Вторую часть цикла можно назвать «стохастической» - в нее популяция входит после «депрессии», длительность интервала между

последующими фазами «пика» определяется как внешними, так и внутрипопуляционными факторами, и, вероятнее всего, в этой части цикла внешние условия играют уже более заметную роль. Взаимодействие эндо- и экзогенных факторов в этой части цикла отражается на его структуре и продолжительности, специфичных для каждой популяции.

Глава 5. Оценка стационарных состояний и параметров модели роста исследуемых популяций

Для оценки стационарных состояний популяций и их устойчивости исследовали зависимость состояния («плотности») популяции (охарактеризованного значением первой канонической оси со сдвигом на константу (+7)) на следующий год от ее состояния в предыдущем году. Стационарное состояние популяции при этом графически устанавливается как точка пересечения линии регрессии и биссектрисы (Рис. 4а, б). Для описания динамики 3-х популяций из центральной части ареала была использована модель роста, учитывающая интенсивность внутривидовой конкуренции (Maynard Smith, Slatkin, 1973; Бигон и др., 1989):

$$N(t+1) = \lambda * N(t) / (1+ (a*N(t))^{b}),$$

где: a - параметр, характеризующий стационарное состояние -K ($a=(\lambda-1)^{1/b} / K$); λ – «скорость воспроизводства»; b – параметр, определяющий вид зависимости от плотности. Величина параметров λ и b определяет характер динамики популяций: от стационарной численности до циклов и хаоса. Для подбора параметров модели (табл. 5) использованы методы нелинейного оценивания, а для их сравнения – аппарат множественных сравнений (Sokal, Rohlf, 1995). Зависимость состояния популяции в следующем году от ее состояния в году предыдущем (рис. 4а, б) имеет нелинейный характер (парабола ветвями вниз), что означает, что мы можем рассматривать популяцию как нелинейную систему, т.е. как систему с изменяющимися свойствами (Пузаченко, 1995). Модель зависимого от плотности роста адекватно описывает наблюдаемые ряды динамики популяций; оценки параметров значимы и для трех различных популяций статистически не различаются.

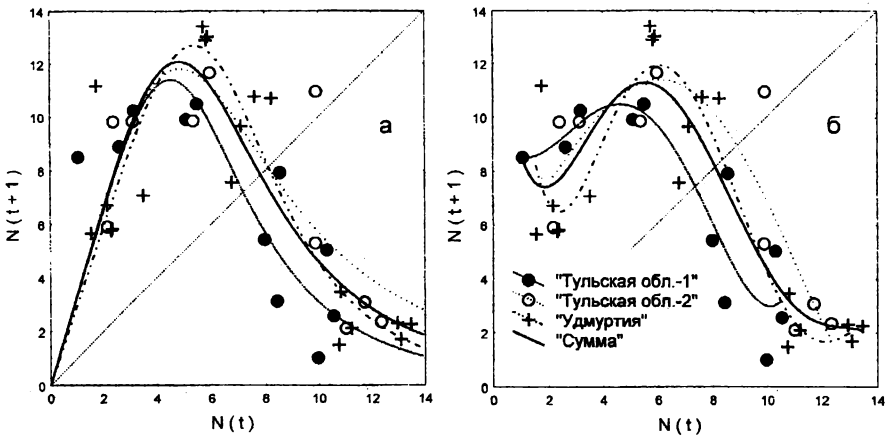

Рис. 4. (а) - Модель роста популяции, учитывающая зависимую от плотности интенсивность внутривидовой конкуренции; (б) – полиномиальная аппроксимация зависимости «плотности» популяции на будущий год от ее «плотности» в году предшествующем. Для данных 3-х стационаров: Тульская обл., 1966-1975 гг. и 1972*-1981* гг., Удмуртия 1973-1991 гг.

Таблица 5. **Оценка параметров модели роста популяций, учитывающей интенсивность внутривидовой конкуренции:**

Стационары (популяции)	Тульская обл. «1» 1966-1976 гг.	Тульская обл. «2» 1972-1981 гг.	Удмуртия 1973-1991 гг.
Статистики	$R^2 = 0,5511$	$R^2 = 0,6418$	$R^2 = 0,7413$
Параметр - λ			
Оценка	3,2684	3,3961	2,9387
Ст. ошибка	0,3131	0,3135	0,1925
t (df:1;2;3;=7;6;15)	10,3	10,83	15,27
p≤	0,000018	0,00004	0,000001
Параметр - ***a***			
Оценка	0,1675	0,1581	0,1404
Ст. ошибка	0,0086	0,00898	0,0045
t (df:1;2;3;=7;6;15)	19,46	17,61	31,4
p≤	0,000001	0,000002	0,000001
Параметр - ***b***			
Оценка	4,3777	3,5	5,0025
Ст. ошибка	0,6435	0,4416	0,6881
t (df:1;2;3;=7;6;15)	6,8	7,92	7,27
p≤	0,00024	0,00022	0,000003

Стационарные состояния популяций неустойчивы (dY*/dX* <-1), что означает генерацию автохтонных колебаний; зависимость от плотности имеет характер сверхкомпенсации (b>1). При плотности популяции ниже порога (точечные оценки плотности приведены в табл. 4) - абсциссы точки перегиба кривой (рис. 4а, б) не будет наблюдаться зависимого от плотности подавления созревания прибылых особей, а будут иметь место лишь сезонные эффекты – снижение доли размножающихся особей к осени (табл. 4). Смертность популяции будет определяться плотностно-независимыми факторами и выживание популяции за зиму будет высоким (табл. 4). При достижении некоторого порога плотности смертность существенно возрастает, и при значениях, больших стационарной, превышает пополнение популяции.

Полиномиальные регрессионные модели так же высоко значимы и объясняют несколько более высокую долю изменчивости состояния популяций (R^2): 77,7%, (p<0,003); 70,9% (p<0,025); 82,4% (p<0,00002) - на «1-ом» и «2-ом» стационарах из Тульской обл. и Удмуртии соответственно. Интерпретация частных коэффициентов регрессии следующая (Пузаченко, 1995): положительные коэффициенты характеризуют самовозбуждение, а отрицательные – самоингибирование популяций. Небольшое рассеивание эмпирических точек относительно полученных кривых (рис. 4а, б) интерпретируется (Уатт, 1971) как то, что динамика исследованных популяций регулируется в основном факторами, зависящими от плотности. Остаточная доля дисперсии может быть приписана эффектам не включенных в модель факторов (кормовые и погодные условия, эффекты хищничества и миграционные процессы и др.). Феномен зимнего размножения отражается в существовании еще одной точки перегиба кривых (рис. 4б) в области низкой численности и небольшого участка кривой, направленного влево и вверх в этой области. Т.е., в ответ на низкую плотность и соответствующую структуру популяции (преобладание молодых животных и высокую долю репродуктивно-активных особей осенью – табл. 4) можно ожидать зимнего размножения рыжей полевки (в оптимуме ареала).

ВЫВОДЫ

1. Популяции европейской рыжей полевки центра и периферии ареала характеризуются специфической сезонной динамикой плотности и демографической структуры.
2. Многолетняя динамика исследованных популяций характеризуется наличием циклических колебаний численности и демографической структуры - “популяционных циклов”.
3. Многолетние популяционные циклы исследованных популяций имеют 2-5-летнюю продолжительность и характеризуются закономерным чередованием фаз внутри циклов.
4. Годичные фазы популяционных циклов характеризуются специфической сезонной динамикой плотности и демографической структуры анализируемых популяций.
5. Основами возникновения популяционного цикла являются: высокая скорость воспроизводства, сверхкомпенсирующий тип зависимости внутривидовой конкуренции от плотности популяции, запаздывание реакции популяции (следствие сезонности размножения) на изменение ее плотности и структуры.
6. Плотностно-зависимая саморегуляция в интервале весна – осень реализуется в форме (нелинейной) обратной зависимости доли размножающихся животных в популяции от ее плотности (а в интервале осень – весна в форме обратной зависимости выживаемости за зиму от плотности и структуры популяции).
7. Плотностно-зависимые механизмы регуляции являются главным фактором межгодовой изменчивости плотности и структуры исследованных популяций.
8. Стационарное состояние каждой из исследованных популяций не устойчиво, а их многолетняя динамика может рассматриваться как автоколебания.
9. Для популяций европейской рыжей полевки разных частей ее видового ареала характерна специфическая структура популяционных циклов.

Список основных работ, опубликованных по теме диссертации

1. Кшнясев И. А., Жигальский О. А. Сезонная и многолетняя динамика численности популяций рыжей полевки // Экология популяций: структура и динамика. Материалы всеросс. совещания - Москва, 1995. - Ч. 2. - С. 622-632.
2. Кшнясев И. А. Сезонная и многолетняя динамика численности и возрастной структуры популяций полевок // Механизмы поддержания биологического разнообразия: Материалы конф. – Екатеринбург, 1995. - С. 198-204.
3. Кшнясев И. А. Циклические изменения состояния популяции рыжей полевки // Проблемы общей и прикладной экологии. Материалы конф. - Екатеринбург, 1996. - С. 114-127.
4. Кшнясев И. А. Исследование механизмов популяционных циклов рыжей полевки // Проблемы изучения биоразнообразия на популяционном и экосистемном уровне. Материалы конф. - Екатеринбург, 1997. - С. 106-116.
5. Кшнясев И. А. Популяционные циклы европейской рыжей полевки в центре ареала // Жизнь популяций в гетерогенной среде. - Йошкар-Ола, 1998. - Ч. 2. - С. 102-116.
6. Кшнясев И. А. Популяционные циклы европейской рыжей полевки на периферии ареала // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии. Материалы конф. – Екатеринбург, 1998. - С. 98-107.
7. Кшнясев И. А. Интервальная оценка компонент дисперсии демографических признаков популяции (на примере рыжей полевки) // Там же. - С. 243-244.
8. Кшнясев И. А. Автоколебания в динамике популяций мелких млекопитающих // Физика в биологии и медицине. Материалы конф. - Екатеринбург, 1999. - С. 56-57.
9. Кшнясев И. А. Анализ эндогенных механизмов динамики популяции европейской рыжей полевки (на основе материалов многолетних наблюдений в Удмуртии) // Развитие идей академика С. С. Шварца в современной экологии. Материалы конф. – Екатеринбург, 1999. - С. 104-110.

10. Кшнясев И. А. Автоколебания в динамике популяции европейской рыжей полевки // Там же. - С. 110-112.
11. Кшнясев И. А. Нелинейная динамика популяций: теория и эмпирика // Безопасность биосферы: Сб. тез. докл. - Екатеринбург, 1999. - С. 207.
12. Жигальский О. А. Кшнясев И. А. Структура популяционных циклов рыжей полевки. // Докл. РАН - 1999. Т. 369, №2. - С. 281-282.
13. Кшнясев И. А., Жигальский О. А. Оценка циклических компонент динамики численности популяций мелких млекопитающих // Экология и рациональное природопользование на рубеже веков: Итоги и перспективы: Материалы междунар. конф.– Томск, 2000. - Т. 1. - С. 129-131.
14. Жигальский О. А., Кшнясев И. А. Популяционные циклы европейской рыжей полевки в оптимуме ареала // Экология – 2000 - №5. - С. 376-383.
15. Кшнясев И. А. Анализ популяций европейской рыжей полевки: Сравнение демографических признаков популяций различных природных зон // Биосфера и человечество: Материалы конф. – Екатеринбург, 2000. - С. 144-149.