

Популяционная регуляция у млекопитающих: эволюция взгляда

В. ЛИДИКЕР

*Музей зоологии позвоночных, Калифорнийский университет
Беркли, Калифорния 94720, США*

АННОТАЦИЯ

В статье рассмотрены современные теоретические представления о популяционной регуляции у млекопитающих. Изложена эволюция методологического подхода – от исследования отдельных популяций отдельных видов животных до исследования ландшафтных систем, частью которых являются популяции. Системный подход приводит к наиболее полному и глубокому пониманию популяционной регуляции.

Популяционная динамика млекопитающих в основных своих чертах схожа с динамикой популяций других организмов. Однако млекопитающие всегда занимали и продолжают занимать особое место в популяционной биологии. Млекопитающие – разнообразный по видовому составу таксон, приспособленный к широкому спектру условий планеты. Они обладают способностью поддерживать постоянную температуру тела и подвижны, что защищает их от кратковременных колебаний физических параметров среды. Поскольку млекопитающие наделены сложной нервной системой наряду с разнообразными органами чувств и памятью, они устанавливают сложные взаимосвязи с биотическим и абиотическим окружением. Наконец, к этому таксону принадлежит и человек, поэтому исследования популяций млекопитающих проливают свет и на нашу собственную популяционную динамику. По этим причинам, а также потому, что некоторые виды представляют значительный экономический и эпидемиологический интерес для человека, популяционная регуляция у млекопитающих является предметом детальных исследований.

В этой статье я излагаю собственный взгляд на предмет в его историческом развитии для того, чтобы показать, насколько, по моему мне-

нию, изменилась эта область знаний за более чем 40 лет моего непосредственного в ней участия. Мои основные представления о популяционной динамике, несомненно, менялись согласно представлениям работающих в этой области исследователей. Тем не менее я не согласен с интерпретацией некоторых фактов, расстановкой акцентов и имею собственный взгляд на перспективы популяционных исследований. Проблема популяционной регуляции остается притягательной для исследователей, вызывает споры, что способствует более глубокому ее пониманию.

НЕКОТОРЫЕ ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Моя исходная позиция состоит в том, что предметом любого экологического исследования является взаимосвязь организма и среды [1]. Поскольку популяционная регуляция – это явление популяционного уровня, в качестве организма в этой ситуации выступает группа сходных между собой особей (вид). А среда – это факторы биотического и абиотического окружения, с которыми взаимодействует группа индивидуумов. Оба компонента и их взаимодействие включает в себя популяция как система исследования. Предметом экологических

исследований также являются системы, в которых организменный компонент может быть представлен отдельной особью (индивидуумом), биоценозом или более сложными сообществами. Во всех случаях взаимосвязь организма и среды полезнее рассматривать в экосистемном контексте [1, 2]. Системный подход к изучению объекта (в данном случае – популяции) предполагает изучение динамики как отдельных частей этой системы (индивидуумов), так и популяционного окружения, систем более высокого уровня – сообществ и ландшафтных систем, частью которых является популяция. Двойкий подход к исследованию, подобно двойному Янусу – взгляд внутрь системы и взгляд на то, что ее окружает, назван соответственно механистическим и контекстуальным [2]. Я надеюсь, что этот методологический подход имеет большие перспективы.

Другие, не столь философские, основные принципы непосредственно вытекают из ограниченности: а) пространства Земли, б) биосферы, в) энергии Солнца, достигающей Земли. Эти общие ограничения плюс необходимость разделять ресурсы среди всех живущих на Земле организмов определяют рост каждой популяции и всех популяций вместе взятых. Вследствие этого рост численности каждой популяции не бесконечен, и рано или поздно популяционному росту будут противодействовать силы \underline{s} (suppressing forces), стремящиеся уравновесить или снизить действие сил, направленных на максимальное воспроизводство \underline{e} (enhancing forces). Параметры \underline{s} и \underline{e} зависят от сил, определяющих численность: рождаемости и смертности, иммиграции и эмиграции. Параметр \underline{e} , определяющий максимально возможное увеличение численности, соответствует традиционному параметру r_m , только он учитывает динамику как внутри, так и вне популяции. Поэтому \underline{e} не является константой. Тогда скорость изменения численности \underline{g} равна:

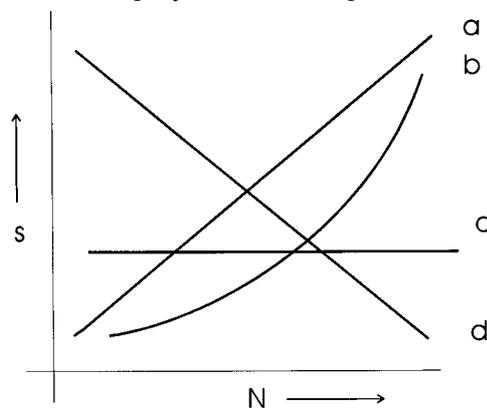
$$\underline{g} = \underline{e} - \underline{s},$$

где \underline{g} может принимать любой знак.

Параметры \underline{e} и \underline{s} являются сложными, результирующими многие взаимодействующие факторы, обуславливающие уровень рождаемости и смертности, интенсивность расселения, а в итоге – скорость изменения численности. В

целом, величина \underline{s} должна увеличиваться с ростом популяционной численности (\underline{N}), при этом различные силы, определяющие величину \underline{s} , могут производить несопоставимые эффекты (см. рисунок). Важно, чтобы действие всех влияющих факторов вызвало в результате увеличение \underline{s} с увеличением \underline{N} и, следовательно, в итоге параметр \underline{s} становился бы равным или превышал \underline{e} . Факторы, которые определяют рост \underline{s} с ростом \underline{N} , назвали регулируемыми, поскольку они являются внутренней гарантией того, что силы, определяющие величину \underline{s} , в конце концов остановят популяционный рост (см. рисунок, а, б). Факторы, которые не влияют на функцию \underline{s} от \underline{N} (см. рисунок, с) или влияют на \underline{s} независимым от \underline{N} образом (на рисунке не приведены), назвали нерегулируемыми (к ним относятся и случайные факторы). Несмотря на то что они могут оказывать главенствующее влияние на численность \underline{N} и даже способны снижать \underline{N} до нуля, действие только этих факторов не может гарантировать того, что когда-нибудь \underline{e} не превысит \underline{s} . К третьей группе факторов относятся силы, которым свойственно дестабилизировать \underline{N} , снижать ее до нуля или увеличивать до бесконечности (см. рисунок, d). Такие факторы называют антирегулируемыми, а их эффекты иногда называют Alee Effects (или Darling Effects при низкой численности).

Немаловажно в регуляции популяционной плотности сложное переплетение взаимодействующих сил, результатом которых становится



Супрессия популяционного прироста (\underline{s}) как функция численности (\underline{N}). а, b – регулирующие факторы; с – нерегулирующие факторы; d – антирегулирующие факторы.

Сравнение критических факторов регуляции плотности в двух популяциях калифорнийской полевки (*Microtus californicus*) и американского зайца-беляка (*Lepus americanus*). Популяции зайцев и полевок из Russell Reservation испытывают многолетние колебания. Численность популяции полевок из Brooks Island подвержена внутригодовым колебаниям. Данные [5–7]

Фактор	<i>Microtus californicus</i>		<i>Lepus americanus</i>
	Brooks Island	Russell Reservation	
Пик репродуктивной активности соответствует определенным стадиям вегетативного роста	+	+	+
Физиологические нарушения задерживают вступление в размножение	+	+	+
Влияние высокой плотности на продуктивность растений осуществляется с задержкой	+	+	+
Расселение на новые участки до достижения максимальной плотности	–	+	+
Антирегуляторное влияние хищников	–	+	+
Ограниченность местообитаний, пригодных для убежищ	–	+	+

величина g . Однако это не всегда комплекс сил, поскольку и один регулирующий фактор может приводить к нужному результату. Более того, такой фактор может появиться где угодно в системе организм–среда; он может быть свойством как организма (внутренним), так и среды (внешним). Однако, по моему мнению, в большинстве случаев действует все-таки совокупность сил, а итог их действия выражается в величинах s , e и g . Кроме того, весьма вероятно, что определенный комплекс действующих сил может изменяться во времени, особенно по сезонам, совместно с изменением величины N . Например, при низкой численности популяция может испытывать губительное действие антирегулирующих факторов и погибнуть, хотя условия среды благоприятны для увеличения численности. Поэтому ответить на вопрос, как регулируется численность в конкретной популяции, очень сложно. Даже на вопрос, какие наиболее важные факторы регулируют численность, ответить не просто.

Однако из этого не следует, что нет повторяющихся во времени или характерных для определенных видов животных примеров регуляции плотности. Из этого не следует также, что изучение регуляции плотности – занятие изначально безнадежное. На самом деле все обстоит иначе. Ощущение тщетности возникает при упорном отстаивании однофакторного объяснения ситуации [3, 4]. Кроме того, даже если в регуляции действительно участвуют взаимодействующие факторы, изменения в проявле-

ниях одного или нескольких из них могут существенно влиять на величину g и тем самым указывать исследователям на те силы, которые наиболее существенно влияют на численность и посредством которых возможно ею управлять. Окончательная картина регуляции не может быть дана, тем не менее проявление действия таких критических факторов в определенное время означает, что они достаточны для полного или адекватного объяснения популяционной регуляции. Относительный вклад этих критических факторов в регуляцию зависит, вероятно, от совокупности всех других совместно действующих сил.

Существует ли общий способ регуляции для разных видов? По моему мнению, реалистичное объяснение изменений плотности может быть дано для отдельной популяции; объяснение пространственно-временных и межвидовых изменений пока не столь определено. На это указывают результаты современных исследований (см. таблицу), но в будущем я ожидаю большего прогресса в этой области. Несомненно, последуют полезные обобщения.

ИССЛЕДОВАНИЯ НА ПОПУЛЯЦИОННОМ УРОВНЕ

В ранних исследованиях популяционной динамики преобладал одновидовой подход. Этой же парадигмы часто придерживались и при построении математических моделей. По-

пуляционная плотность представлялась игрой между рождаемостью и смертностью, требовалось только измерить составляющие этих двух скоростей жизни. Очень часто учитывали лишь вклад смертности, а рождаемость считали неизменной. Любопытно, что исследователи демографии человеческого общества обычно игнорировали вариации в смертности (за исключением тех случаев, когда эти вариации были вызваны возрастной структурой) и включали в модели только рождаемость. В большинстве случаев исключали из рассмотрения расселение (dispersal) животных [8, 9].

С развитием экспериментальных методов в экологии и появлением изолированных лабораторных популяций микрокосмом для мелких млекопитающих стала "популяционная тюрьма" (см., например, [10–12]). В свою очередь, все большее число экспериментальных исследований проводилось на огороженных участках в условиях, приближенных к природным [13–15] и представляющих собой более реалистичный микрокосм. Эти исследования прояснили многие нерешенные вопросы, в частности, было выяснено возможное значение физиологических и социальных факторов в регуляции. Однако в ряде случаев трудно определить, насколько верно результаты экспериментальных исследований вскрывают регуляцию в естественных условиях.

Одним из продуктивных направлений является тщательное (механистическое) рассмотрение роли отдельных индивидуумов в исследуемой популяции [16, 17]. Пришло понимание того, что различные индивидуумы не идентичны между собой и не статичны, что, по крайней мере, разные возрастные и половые когорты выполняют свою роль в популяции и по-разному влияют на общую популяционную траекторию (например, [18, 19]). Два примера из моего исследования, выполненного на *Microtus californicus*, в котором реализован этот редуционистский подход, иллюстрируют его продуктивность.

1. В целом соотношение полов в популяции приблизительно одинаково, хотя отмечаются незначительные сезонные колебания. По-видимому, этот показатель не оказывает существенного влияния на демографию. Однако, когда каждый

пол изучается отдельно, обнаруживаются коренные отличия в использовании индивидуальных участков, репродуктивном успехе в разных местообитаниях, способах расселения по территории [2, 5, 19].

2. Многолетние колебания численности часто сопровождаются увеличением средней массы тела на пике численности (эффект Chitty). Отчетливая выраженность этой связи приводила к логическому заключению о причинной обусловленности циклов численности [20–23]. Однако при анализе индивидуальной изменчивости массы тела оказалось, что этот эффект обязан своим существованием относительно небольшой группе индивидуумов, преимущественно самцам, с высокой продолжительностью жизни в фазы подъема и поэтому достигающим необычайно большой массы тела [24]. Периодическое появление таких крупных индивидуумов несущественно для демографии.

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Существенный прогресс в исследованиях популяционного уровня наметился с установления того факта, что картина демографических изменений в одной и той же популяции нередко изменяется во времени. Примерами могут служить исследования видов *Microtus* из Иллинойса [25] и долговременные наблюдения за изменениями плотности грызунов в Северной Швеции [26, 27]. Эти и другие результаты поставили под сомнение подход к изучению популяционной регуляции с позиций одной популяции или одного вида.

Еще большим вызовом общепринятым подходам послужили вскрытые пространственные отличия в демографической динамике популяций одного вида. Одним из наиболее убедительных примеров таких изменений являются отличия в демографической динамике у полевков из Скандинавии в направлении с севера на юг [28, 29]. На севере циклы численности полевков являются многолетними, а к югу их период уменьшается, они становятся годовыми или нерегулярными. У бурого лемминга (*Lemmus sibiricus*) на Аляске демографическая картина изменяется к северу

[30]. Изменения меньшего географического масштаба демонстрирует *Clethrionomys rufocanus* на Хоккайдо, в Японии, здесь выраженность циклов усиливается от побережья к центру [31, 32]. И даже на еще более узком географическом пространстве нами обнаружены изменения в продолжительности циклов: например, у *Microtus californicus*, обитающих в Калифорнии, в районе Сан-Францисского залива [5], от 4–5-летних в некоторых местообитаниях до двухлетних [33] и годовых [6], вплоть до отсутствия циклов [34]. Ясно, что для объяснения этих вариаций, помимо сведений о составляющих скоростей жизни, требуется много другой дополнительной информации.

В последние два десятилетия приходит понимание, что многие виды млекопитающих (возможно, их большинство) представляют собой коллекцию полуизолированных локальных популяций (демов), различным образом связанных между собой посредством дисперсии (метапопуляция). Имеется обширный теоретический задел, помогающий понять динамику структурированных таким образом популяций [35, 36]. Понятно, что локальные популяции часто вымирают, а освободившиеся участки могут затем заселяться вновь. Долгосрочный успех метапопуляционного множества зависит, главным образом, от размеров демов, числа продуцируемых в них эмигрантов, возможности их успешного расселения и пространственной специфики, накладывающейся на эти переменные. Важна и синхронность демографии в демах, которая, в свою очередь, зависит от локализации катастрофических событий или других демографических воздействий и уровня междемовой дисперсии. В конце концов, мы должны рассматривать пространство, в пределах которого метапопуляция может быть связана с другими метапопуляциями [37]. Динамика локальных популяций больше не может рассматриваться как динамика изолированных популяций.

ИССЛЕДОВАНИЯ НА УРОВНЕ СООБЩЕСТВ

Становится все более очевидным, что неотъемлемым аспектом глубокого изучения популяционной регуляции является исследование со-

обществ. Когда я анализировал результаты 13-летнего изучения популяции *Microtus californicus*, обитающей на острове площадью 22 га, то осознал четкую зависимость демографии от структуры сообщества [6]. Отсутствие хищников здесь является, вероятно, решающим фактором. Кроме того, высокая продуктивность мозаики однолетних и многолетних злаков и разнотравья на острове предохраняет популяцию от чрезмерного падения численности в засушливый сезон, что так характерно для других популяций этой области. И более того, воздействие численности полевых зимой на продуктивность растений в летний сезон осуществляется здесь с задержкой, что существенно влияет на выживаемость полевых во время остановки размножения. Добавлю, что плотность полевых в засушливый сезон драматично влияет на способность выживших полевых адекватно реагировать на восстановление благоприятных условий спустя несколько месяцев. Соседние популяции, являющиеся частью других по составу сообществ, претерпевают отличную от островной популяции демографическую динамику.

Остфельд с коллегами [38, 39] продемонстрировали тесную зависимость динамики *Peromyscus leucopus* на востоке Нью-Йорка от урожая желудей (*Quercus*). Он, в свою очередь, определяет скорость уничтожения хомячками личинок непарного шелкопряда (*Lymantria dispar*) и, следовательно, состояние древесной кроны. От урожая желудей зависят характер использования территории белохвостым оленем (*Odocoileus virginiana*), плотность живущих на оленях клещей (*Ixodes* spp.) и передача через спирохету (*Borrelia burgdorferi*) болезни Лайме человеку. Отличия в смеси элементов сообщества обуславливают демографическую специфику популяций хомячков. В сходном исследовании Пуцек с коллегами [40] подтвердили важность урожая плодов для динамики популяций мелких млекопитающих и их хищников в Беловежской Пуще на востоке Польши.

Продуктивным направлением исследований на уровне сообществ стала экспериментальная проверка многофакторных моделей регуляции.

Например, Батсли вместе со студентами [41, 42,] выполнил серию экспериментов с целью выяснения роли нескольких взаимодействующих факторов в популяционной динамике двух видов полевок (*Microtus*). Тестировали влияние хищников, межвидовой конкуренции и качества местообитаний. Петерсон [43] исследовал взаимодействие внутренних факторов (уровень инбридинга) и стрессоров окружающей среды (гербициды) у *Microtus canicaudus*.

Эти примеры показали, что наше понимание популяционной регуляции существенно углубляется, если изучать конкретные виды животных как членов определенных сообществ [44]. Этот подход особенно полезен при изучении пространственно-временной демографической динамики.

ИССЛЕДОВАНИЯ НА УРОВНЕ ЛАНДШАФТНЫХ СИСТЕМ

Наибольшие достижения в этой области науки появились в результате вовлечения ландшафтной экологии в основное русло экологических исследований [2, 45, 46]. Ландшафтная экология имеет, конечно, длинную историю развития, по крайней мере от начала сельскохозяйственных реформ в Европе в XIX в. [45, 47, 48]. Первоначально особое внимание уделяли исследованию ландшафтов большого пространственного масштаба и среде, измененной деятельностью человека, поскольку эти направления обычно игнорировались традиционными экологами. В середине 1980-х годов дисциплина получила более широкое распространение в мире и привлекла внимание большинства экологов. Отчасти это объяснялось непрекращающимся разрушающим влиянием человеческой деятельности на природу и все большей необходимостью разрешения этой тревожной тенденции с помощью экологов. К этому времени экологи уже были готовы к изучению пространственной динамики, и в том числе к исследованию динамики метапопуляций.

Экологов, исследующих млекопитающих, привлекло это новое направление, потому что в данной области они на один шаг опережали большинство других специалистов. Начиная с

30-х годов советские ученые, разрабатывающие меры борьбы с вредителями сельского хозяйства, выдвинули концепции о пространственной структуре популяций и динамической природе взаимодействий между субпопуляциями [49–51]. В 1967 г. их традиции продолжил Р. К. Андерсон, а в 1970-х годах он привлек внимание других маммологов (например, [8, 52–55, 56]) к этим исследованиям, как и к результатам некоторых собственных работ на *Mus musculus* [57].

Все же оставался большой разрыв между новой ландшафтной и прочей экологией. В 1986 г. я предполагал, что теоретические представления о ландшафтах станут неотъемлемой составной частью главных направлений экологических исследований, если ландшафт рассматривать как уровень организации живых существ, находящийся над сообществом [2]. Тогда можно дать определение ландшафту как экологической системе, содержащей более одного типа сообществ. Оно логично вытекает из понятия о сообществе как экологической системе, содержащей более одного типа (вида) организмов. Чтобы квалифицировать ландшафт как уровень организации живых существ в иерархии жизни, он должен обладать характеристическими свойствами, отсутствующими у составляющих его сообществ. Что и было сделано и детализировано Лидикером [45] и Вайнсом с соавторами [58].

Лучше ли мы стали понимать популяционную регуляцию у млекопитающих с развитием этих идей? Я думаю, что да, и потенциал еще не исчерпан. Все больше появляется примеров, показывающих, что поведение популяции на части занимаемой территории (в одном типе сообщества) существенно зависит от типа соседнего с ним сообщества. Динамика, подобная роднику и его стоку (source-sink dynamics), сначала рассматривалась в контексте потоков расселяющихся животных [8], снижающих при наличии соседнего сообщества, способного принять большое число иммигрантов (sink), плотность популяции-источника (source). Напротив, местообитания, являющиеся естественными барьерами, будут, вероятно, способствовать увеличению плотности популяции-источника и нарушать успешное расселение животных [8]. Эти положения позже были формализованы Пулиамом [59]. Динами-

ка родник–сток является одним из возможных механизмов многолетних циклов численности у полевок [8, 9, 44]. Дальнейшее развитие эти идеи получили в гипотезе регуляции численности ROMPA (ratio of optimal to marginal patch areas) [44, 45, 60, 61].

Вольф [62] предположил, что американский заяц-беляк во время 10-летнего цикла численности нуждается в двух типах местообитаний: один тип служит источником хорошего корма, а другой более пригоден для защиты от хищников. Аналогично местообитания, служащие убежищем для *Microtus xanthognathus*, находятся в пограничных (в данном случае – с ельниками) сообществах, экотонах, которые обеспечены зрелой, пригодной для сооружения нор почвой и содержат заросшие хвощом (*Equisetum*) участки, которые служат кормовой базой во время зимовки [63]. При исследовании характера использования местообитаний неразмножающимися хлопковыми крысами (*Sigmodon hispidus*) в Южной Каролине мы установили, что взрослые самцы предпочитают участки с представителями растений рода *Rubus*, если они соседствуют с лугом [64]. Оксанен и Шнейдер [65] показали, как пресс хищников в Северной Норвегии влияет на плотность мелких млекопитающих в определенных типах местообитаний, собственная продуктивность которых недостаточна для прокорма хищников. Плотность на малопродуктивных участках, находящихся по соседству с высокопродуктивными, была ниже, чем на непродуктивных участках, не соприкасающихся с продуктивными.

Наиболее убедительный пример последовал из работы Делатре, Гираудокса и их коллег на *Microtus arvalis* во Франции. Они выявили 7 видов демографических изменений в разных популяциях этого вида и сумели установить их связь с соотношением площадей лугов и лесов и наличием или отсутствием специализированных хищников и хищников-генералистов [66–68]. В целом их результаты подтверждают ROMPA-гипотезу в том, что при низких соотношениях преобладают популяции со стабильно низкой численностью. При промежуточных соотношениях, особенно при наличии специализирован-

ных хищников, наблюдаются многолетние циклы. Участки с высоким соотношением характеризовались предельно высокой плотностью и годовыми, а не многолетними циклами.

Это только часть примеров, показывающих, что использование ландшафтного подхода позволяет углубить наши знания. В последнее время отмечается повышенный интерес к реакциям млекопитающих на границах их местообитаний, а это значит, что в будущем мы узнаем много нового о том, как организмы взаимодействуют со все более возрастающей фрагментацией мира, осуществляемой человеком [37, 46, 69]. Я больше внимания уделил мелким млекопитающим, но обсуждавшийся здесь феномен не уникален. Крупные млекопитающие также существуют в пространственно гетерогенной среде, но могут более тонко ощущать отличия в окружающей обстановке. Бурые медведи (*Ursus arctos*), говорят, лучше себя чувствуют в лесах на юге Аляски, если в пределах их участка есть ручей с лососями.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Это короткое сообщение показывает, как расширились мои представления о популяционной регуляции плотности у млекопитающих – от традиционной концентрации интереса на свойствах популяции до включения в сферу внимания окружающего ландшафта. В настоящее время мой взгляд на проблему можно выразить в следующих основных положениях:

1. Регуляцию плотности, как и любую другую экологическую проблему, следует изучать в системном контексте. Наиболее полное решение проблемы возможно лишь при совместном осуществлении механистического и контекстуального подхода.

2. Регуляция, в принципе, может быть простой и включать действие одного или нескольких регулирующих факторов. В реальности, скорее всего, будет действовать совокупность сил – специфическая композиция факторов, которая может изменяться во времени и пространстве.

3. Регуляция плотности является необходимым следствием ограниченности биосферы и

получаемой энергии. Однако другие виды сил (нерегулирующие и антирегулирующие) могут иметь критическое значение в определенное время и в определенных ситуациях. Фактически регуляция в широком диапазоне плотности может быть очень слабой, вследствие чего популяционная траектория может быть неопределенной, а регуляция достигать эффекта только при плотности, близкой к максимально возможной для определенной популяции на конкретном отрезке времени. Возможны также множественные равновесные состояния.

4. В реальности динамика численности часто не соответствует равновесным моделям регуляции; чаще ожидаемого происходит вымирание локальных популяций.

5. Демографическая картина, вероятно, должна повторяться в конкретных популяциях во времени и в разных популяциях одного вида.

6. Группы видов с похожей картиной демографических изменений, возможно, должны иметь сходные механизмы регуляции численности.

7. Локальная популяционная динамика в основном должна быть связана с динамикой соседних демов.

8. Особенности ландшафта, такие как величина пригодных для обитания участков, их связанность, возможность использования граничных местообитаний, наличие естественных барьеров и относительное соотношение оптимальных и второстепенных местообитаний – все может оказывать влияние на локальную динамику. Ландшафт может модифицировать воздействия отдельных факторов (например, пресс хищников) и являться важным компонентом, определяющим плотность.

Я считаю, что мы добились значительного прогресса в понимании популяционной регуляции, и надеюсь, что процесс будет продолжаться. Стремление к более глубокому пониманию популяционной динамики у млекопитающих – это больше, чем упражнение для ума. Новые знания найдут перспективное приложение в области охраны животного мира и управления численностью, оба направления важны для нашего будущего и будущего видов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Я благодарю М. П. Мошкина за предоставленную мне возможность выразить свой взгляд на дорогой мне предмет и надеюсь, что мой опыт послужит некоторой поддержкой и ориентиром для моих коллег во всем мире. Благодарю Л. Н. Лидикера за подготовку рисунка.

Перевод с английского – канд. биол. наук Г. Г. Назаровой.

ЛИТЕРАТУРА

1. W. Z. Lidicker Jr, Populations of Small Mammals under Natural Conditions. D. P. Snyder (ed.), Pymatuning Lab. Ecol. Spec. Pub. No. 5, Univ. of Pittsburgh, 1978, 122–141.
2. W. Z. Lidicker Jr, *Oikos*, 1988, 53, 278–281.
3. D. Chitty, Do Lemmings Commit Suicide? Beautiful Hypotheses and Ugly Facts, New York, Oxford Univ. Press, 1996.
4. W. Z. Lidicker, Jr, *Ecology*, 1997, 78, 1934–1935.
5. A. Cockburn, W. Z. Lidicker Jr, *Oecologia*, 1983, 59, 167–177.
6. W. Z. Lidicker Jr, *Ecol. Monogr.*, 1973, 43, 271–302.
7. W. Z. Lidicker Jr, *Media Ambiente*, 1983, 6, 3–11.
8. Z. Lidicker Jr, Small Mammals: Their Production and Population Dynamics, F. B. Galley, K. Petruszewicz, and L. Ryszkowski (eds.), London, Cambridge Univ. Press, 1975, 103–128.
9. W. Z. Lidicker Jr, Contrib. in Marine Science Supplement (Univ. of Texas), 1985, 27, 369–385.
10. J. J. Christian, *Ecology*, 1956, 37, 258–273.
11. Z. Lidicker Jr, *Res. Pop. Ecol.*, 1965, 7, 57–72.
12. K. Petruszewicz, *Ekol. Polska*, 1963, A 11, 87–125.
13. W. Z. Lidicker Jr., *Res. Pop. Ecol.*, 1976, 18, 14–27.
14. W. Z. Lidicker Jr, *Jour. Anim. Ecol.*, 1976, 45, 677–697.
15. W. Z. Lidicker Jr, *J. Mammology*, 1979, 60, 447–466.
16. A. Lomnicki, *Jour. Anim. Ecol.*, 1978, 47, 461–475.
17. A. Lomnicki, *Oikos*, 1980, 35, 185–193.
18. R. S. Ostfeld, *Canad. J. Zool.*, 1985, 63, 2277–2282.
19. R. S. Ostfeld, W. Z. Lidicker Jr., E. J. Heske, *Oikos*, 1985, 45, 433–442.
20. R. Boonstra, C. J. Krebs, *Ecology*, 1979, 60, 567–573.
21. D. Chitty, *Canad. J. Zool.*, 1960, 38, 99–113.
22. H. Chitty, D. Chitty, Symp. Theriologicum Brno, 1962, 77–86.
23. J. Krebs, *Canad. J. Zool.*, 1978, 56, 2463–2480.
24. W. Z. Lidicker Jr., R. S. Ostfeld, *Oikos*, 1991, 61, 108–121.
25. L. L. Getz, J. Hoffmann, B. J. Klatt et al., *Canad. J. Zool.*, 1987, 65, 1317–1325.
26. B. Hornfeldt, *Ecology*, 1994, 75, 791–806.
27. B. Nickasson, B. Hornfeldt, A. Lindkvist et al., *Amer. Jour. Tropical Med. Hyg.*, 1995, 53, 134–140.
28. L. Hansson, H. Henttonen, *Oecologia*, 1985, 67, 394–402.
29. H. Henttonen, A. D. McGuire, L. Hansson, *Ann. Zool. Fennici*, 1985, 22, 221–227.

30. F. A. Pitelka, G. O. Batzli, The Biology of Lemmings. N. C. Stenseth and R. A. Ims (eds.), Linnaean Soc. of London Symp., 1993, 15, 213–236.
31. O. N. Bjornstad, S. Champely, N. C. Stenseth, T. Saitoh, *Phil. Trans. Roy. Soc.*, London, 1996, B 351, 867–875.
32. N. C. Stenseth, O. N. Bjornstad, T. Saitoh, *Japan. Proc. Roy. Soc.*, London, 1996, B 263, 1117–1126.
33. M. Salvioni, and W. Z. Lidicker Jr., *Oecologia*, 1995, 101, 426–438.
34. R. S. Ostfeld, L. L. Klosterman, *J. Mammology*, 1986, **67**, 693–704.
35. M. Gilpin, I. Hanski (eds.), *Biol. Jour. Linn. Soc.*, 1991, 42, 1–336.
36. I. A. Hanski, M. E. Gilpin (eds.), *Metapopulation Biology; Ecology, Genetics, and Evolution*, San Diego, Calif., Academic Press, 1997, 512.
37. W. Z. Lidicker Jr., W. D. Koenig, *Metapopulations and wildlife conservation*, D. R. McCullough (ed.), Covello, Island Press, 1996. CA, 85–194.
38. C. G. Jones, R. S. Ostfeld, M. P. Richard et al., *Science*, 1998, 279, 1023–1026.
39. R. S. Ostfeld, C. G. Jones, J. O. Wolff, *BioSci.*, 1996, 46, 323–330.
40. Z. Pucek, W. Jedrzejewski, B. Jedrzejewska, M. Pucek, *Acta Theriol.*, 1993, 38, 199–232.
41. E. A. Desy, G. O. Batzli, *Ecology*, 1989, 70, 411–421.
42. E. A. Desy, G. O. Batzli, J. Liu, *Oikos*, 1990, **58**, 159–168.
43. J. A. Peterson, Gray-Tailed Vole Population Responses to Inbreeding and Environmental Stress. Unpub. PhD Dissertation, Univ. California, Berkeley, 1996, 216.
44. Z. Lidicker Jr., *J. Mammology*, 1988, 69, 225–235.
45. W. Z. Lidicker, Jr., *Landscape Approaches in Mammalian Ecology and Conservation*, W. Z. Lidicker Jr. (ed.), Minneapolis, Univ. Minn. Press, 1995, 3–19.
46. W. Z. Lidicker Jr., *Landscape Ecol.*, 1998, in press.
47. L. Hansson, *Landscape approaches in mammalian ecology and conservation*, W. Z. Lidicker Jr. (ed.), Minneapolis, Univ. Minn. Press, 1995, 20–39.
48. M. G. Turner, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1989, 20, 171–197.
49. Б. К. Фенюк, *Вестн. микробиологии, эпидемиологии и паразитологии*, 1937, 16, 478–492.
50. Н. П. Наумов, *Пространственная организация и механизмы динамики численности популяций животных*, М., Изд-во АН СССР, 1964, 256.
51. И. Я. Поляков, *Проблема прогноза и распространения вредителей и болезней*, Тр. Всесоз. Ин-та защиты растений, 1958, 12, 3–17.
52. L. Hansson, *Oikos*, 1977, 29, 539–544.
53. P. K. Anderson, *Symp. Zool. Soc. London*, 1970, 26, 299–325.
54. Z. Lidicker Jr., *Acta Zool. Fennica*, 1985, 173, 23–27.
55. J. Middleton, G. Merriam, *J. Applied Ecol.*, 1983, 20, 625–644.
56. N. C. Stenseth, *Oikos*, 1980, 35, 165–184.
57. R. H. Yahner, *Jour. Wildlife Manage.*, 1983, 47, 74–84.
58. J. A. Wiens, N. C. Stenseth, B. Van Home, R. A. Ims, *Oikos*, 1993, 66, 369–380.
59. H. R. Pulliam, *Amer. Nat.*, 1988, 132, 652–661.
60. W. Z. Lidicker Jr., *J. Mammology*, 1991, 72, 631–635.
61. R. S. Ostfeld, *Effects of Resource Distribution on Animal-plant Interactions*. M. D. Hunter, T. Ohgushi, and P. W. Price (eds.), London, Academic Press, 1992, 43–74.
62. J. O. Wolff, *Ecol. Monogr.*, 1980, 50, 111–130.
63. J. O. Wolff, W. Z. Lidicker Jr., *Canad. J. Zool.*, 1980, 58, 1800–1812.
64. W. Z. Lidicker Jr., J. O. Wolff, L. N. Lidicker, M. H. Smith, *Landscape Ecology*, 1992, 6, 259–268.
65. T. Oksanen, M. Schneider, *Landscape Approaches in Mammalian Ecology and Conservation*, W. Z. Lidicker Jr. (ed.), Minneapolis, Univ. Minn. Press, 1995, 122–150.
66. P. Delattre, P. Giraudoux, J. Baudry et al., *Agric., Ecosystems and Environ.*, 1992, 39, 153–169.
67. P. Delattre, B. De Sousa, E. Fichet-Calvet et al., *Landscape Ecol.*, 1998, in press.
68. P. Giraudoux, P. Delattre, M. Habert et al., *Agric., Ecosystems and Environ.*, 1997, 66, 47–60.
69. W. Z. Lidicker Jr., J. A. Peterson, *The Ecology of Small Mammals: Experimental Landscape Approaches*, G. W. Barrett, J. D. Peles (eds.), Chicago, Univ. of Chicago Press, 1998, in press.

Population Regulation in Mammals: an Evolving View

Z. WILLIAM LIDICKER JR.

The modern basic theoretical principles of population regulation in mammals are reviewed in this paper. Consistent with the most fruitful systemic approach, a population, as the object of study, can be understood by both investigating the dynamics of the parts of the system (individual organisms) and by examining the context of population system in more inclusive community and landscape systems whose part it is.