

Литература

1. Методика выполнения измерений массовой концентрации тяжелых металлов в биологических объектах на рентгено-флуоресцентном спектрометре «Спектроскан». – СПб.: ГП ВНИИФТРИ, 1994. – 102 с.
2. Соболева С.В., Ченцова Л.И., Почекутов И.С. Оценка сезонных накоплений тяжелых металлов в коре тополя различных районов г. Красноярска // Вестн. КрасГАУ. – 2011. – № 12. – С.143–147.
3. Методические рекомендации по геохимической оценке загрязнения территорий городов химическими элементами: СанПиН 4266-87. – М.: ИМГРЭ, 1987. – 36 с.
4. ОНД-86. Методика расчета концентраций в атмосферном воздухе вредных веществ, содержащихся в выбросах предприятий. – Л.: Гидрометеоздат, 1987. – 92 с.
5. Степень Р.А., Есякова О.А., Соболева С.В. Оценка загрязнения атмосферы биоиндикационными методами: монография. – Красноярск: СибГТУ, 2013. – 142 с.
6. Шунелько Е.В. Многокомпонентная биоиндикация городских транспортно-селитебных ландшафтов: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Воронеж, 2000. – 25 с.
7. Рязанова Т.В., Чупрова Н.А., Исаева Е.В. Химия древесины. – Красноярск: КГТА, 1996. – 358 с.
8. О состоянии и охране окружающей среды в Красноярском крае за 2010 г. Государственный доклад. – Красноярск, 2010. – 243 с. [Электронный ресурс] // <http://www.krskstate.ru>.



УДК 575.22; 502.4

А.А. Сычев, Э.А. Снегин

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА *HELICOPSIS STRIATA* (GASTROPODA, PULMONATA, HYGROMIIDAE) В УСЛОВИЯХ ЛЕСОСТЕПНОГО ЛАНДШАФТА ЮГА СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ*

*В статье описываются особенности внутрипопуляционной структуры наземного моллюска *Helicopsis striata* на примере модельной изолированной популяции, обитающей на юге Среднерусской возвышенности. Выявлена морфологическая дифференциация и определены демографические характеристики субпопуляций. На основе анализа изоферментов изучена структура генофондов исследуемых групп. Вычислена эффективная численность и дается прогноз времени дальнейшего существования популяции.*

Ключевые слова: особо охраняемый вид, наземный моллюск, лесостепь, внутрипопуляционная структура.

А.А. Sichev, E.A. Snegin

INTRA-POPULATION STRUCTURE OF *HELICOPSIS STRIATA* (GASTROPODA, PULMONATA, HYGROMIIDAE) IN THE FOREST-STEPPE LANDSCAPE CONDITIONS OF THE MID-RUSSIA UPLAND SOUTH

*The intra-population structure peculiarities of terrestrial mollusk *Helicopsis striata* on the example of the model isolated population located in the south of Mid-Russian Upland are described in the article. The morphological differentiation is revealed and the demographic characteristics of subpopulations are defined. The gene pool structure of the researched groups is studied on the basis of the isoenzyme analysis. The effective number is calculated and the forecast of the population further existence term is given.*

Key words: specially protected kind, terrestrial mollusk, forest-steppe, intra-population structure.

Введение. Известно, что вследствие нарушения панмиксии и наличия пространственно-временной неоднородности биотопов происходит дифференциация целостной биологической популяции на внутрипопуляционные группировки (субпопуляции) [1]. Подразделенность является имманентным качеством популяций биологических видов и одним из ведущих механизмов поддержания устойчивости ее существования в условиях колеблющейся среды [2].

В этой связи весьма актуальным является анализ внутрипопуляционной структуры особо охраняемых видов с целью охраны и восстановления их популяций в естественных биотопах.

* Работа выполнена при поддержке МО РФ. Госзадание № 4.8480.2013.

Цель исследований. Определить степень пространственной структурированности и ее значение в обеспечении жизнеспособности модельной популяции наземного моллюска *Helicopsis striata* (Müller, 1774) в условиях лесостепи Среднерусской возвышенности.

Данный вид является индикатором реликтовых лугостепных экосистем, называемых «сниженные Альпы», занесен в охранный список МСОП [3] и Красную книгу Белгородской области [4].

Стоит также отметить, что южная лесостепь Среднерусской возвышенности является восточной границей видового ареала *H. striata*, где он часто формирует сильно изолированные локальные популяции. Особенности адаптации таких групп в условиях малой подвижности улиток, безусловно, заслуживают внимание.

Материалы и методы исследований. В качестве модели нами выбрана изолированная популяция *H. striata*, обитающая в окрестностях г. Белгорода (урочище «Белая гора»). Группа расположена на правом крутом берегу реки Северский Донец и представлена цепью из пяти субпопуляций или демов (рис. 1; координаты 50°37'28,66" с.ш., 36°37'15,97" в.д.). Общая длина занимаемого биотопа составляет около 700 м. Субпопуляции в различной степени изолированы друг от друга оврагами, пешеходными дорожками, дачными застройками, меловыми обнажениями.

Материал собирался в 2010–2011 гг. вручную. В каждой субпопуляции на участке площадью 25 м² проводилось описание биотопа, определялась плотность населения живых особей *H. striata*. На собранных особях подсчитывалось количество оборотов с округлением возраста до четверти. Для упрощения анализа собранных особей разбивали на четыре условные возрастные группы: I – 2,25–3,0 оборота раковины; II – 3,25–4,0; III – 4,25–5,0; IV – 5,25–6,0 оборотов. После определения возраста моллюсков возвращали обратно в биотоп. На каждом участке случайным образом отбирались живые особи с пятью оборотами на раковине для промера основных морфометрических параметров и расчета стандартных морфометрических индексов [5, 6]. Промеры проводились на бинокулярном микроскопе МБС-10 с окулярмикрометром. Промерено было 223 раковины.



Рис. 1. Схема расположения субпопуляций *H. striata* в биотопе «Белая гора»

Также в пределах обозначенных участков проводились выборки живых особей *H. striata* для анализа генетической структуры. В качестве генетических маркеров были использованы двухаллельные мономеры неспецифических эстераз (*EST7* и *EST8*) и двухаллельный димер супероксиддисутазы (*SOD2*), полученные с помощью диск-электрофореза в вертикальных пластинах 10 % полиакриламидного геля (камера VE-3, «Helios»). Генотипы определены у 198 особей. Кроме этого, в субпопуляции №2 для определения особенностей распределения особей внутри группы было сформировано 28 пробных площадок размером 1 м², где также определялась плотность поселения и проводился отбор улиток для морфометрического анализа. Данные обрабатывались в пакетах статистических программ Excel, Statistica 6, GenAlEx и TFPGA.

Результаты исследований и их обсуждение. Согласно полученным данным, демографическая структура изучаемой популяции выглядит неоднородной (табл. 1). При этом наблюдается прямая корреляция между увеличением плотности особей в субпопуляциях и повышением долей неполовозрелых особей I и II возрастов ($R=0,99\pm 0,05$; $P=0,001$). Наибольшие размеры особей, а соответственно наименьшая плотность, отмечены в группе №1 (табл. 2). Аналогичную картину мы наблюдали при распределении особей внутри субпопуляций №2, где размеры особей также во многом определяются плотностью населения (рис. 2). Однофакторный дисперсионный анализ морфометрических признаков подтвердил наш вывод о неоднородно-

сти внутривидовой структуры – по всем конхиологическим признакам отмечена достоверная дифференциация (табл. 3).

Таблица 1

Плотность населения особей и демографическая структура в субпопуляциях

| Субпопуляция | Число особей на 1 м ² | Доли особей различных возрастных классов | | | |
|--------------|----------------------------------|--|-------|-------|-------|
| | | I | II | III | IV |
| 1 | 20 | 0,000 | 0,067 | 0,600 | 0,333 |
| 2 | 352 | 0,057 | 0,239 | 0,701 | 0,004 |
| 3 | 131 | 0,041 | 0,122 | 0,786 | 0,051 |
| 4 | 483 | 0,116 | 0,312 | 0,566 | 0,006 |
| 5 | 195 | 0,110 | 0,116 | 0,753 | 0,021 |

Таблица 2

Средние значения морфометрических признаков раковины (мм) в субпопуляциях *H. striata* (M±Δ, P=0,95)

| N | БД | ВР | ВЗ | ШУ | ВУ | V _p (мм ³) | Sy (мм ²) |
|----|----------|---------|---------|---------|---------|-----------------------------------|-----------------------|
| 36 | 11,8±0,2 | 8,2±0,2 | 3,1±0,2 | 5,7±0,1 | 5,5±0,1 | 572,1±32,1 | 24,9±1,1 |
| 48 | 9,7±0,2 | 7,0±0,1 | 2,9±0,1 | 4,6±0,1 | 4,5±0,1 | 338,7±18,8 | 16,3±0,8 |
| 42 | 10,1±0,2 | 7,2±0,1 | 3,0±0,1 | 4,8±0,1 | 4,7±0,1 | 368,6±17,3 | 17,8±0,7 |
| 52 | 8,9±0,2 | 6,6±0,1 | 3,0±0,1 | 4,2±0,1 | 4,0±0,1 | 263,9±13,2 | 13,3±0,5 |
| 45 | 10,5±0,2 | 7,1±0,1 | 2,8±0,1 | 5,0±0,1 | 4,8±0,1 | 397,1±17,7 | 18,8±0,7 |

Примечание: N – объем выборки, %; БД – большой диаметр раковины; ВР – высота раковины; ВЗ – высота завитка; ШУ – ширина устья; ВУ – высота устья; V_p – объем раковины; Sy – площадь устья.

Стоит отметить, что аналогичную картину мы наблюдали при сопоставлении конхиологических признаков между популяциями, обитающими на юге Среднерусской возвышенности [6], то есть межпопуляционные различия по размерным характеристикам вполне сопоставимы с внутривидовой дифференциацией. Такая картина, вероятно, обусловлена микроклиматическими особенностями биотопов, формирующих конституцию животных в ходе онтогенеза, а также намечающейся генетической дивергенцией между субпопуляциями.

Таблица 3

Результаты однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) морфометрических признаков в субпопуляциях

| Показатель | Источник вариации | SS | df | MS | F | Fst |
|------------|-------------------|-----------|-----|------------|-------|-----|
| БД | Между группами | 192,8 | 4 | 48,202 | 128,7 | 2,4 |
| | Внутри групп | 81,7 | 218 | 0,375 | | |
| ВР | Между группами | 51,8 | 4 | 12,962 | 62,8 | |
| | Внутри групп | 45,0 | 218 | 0,206 | | |
| ВЗ | Между группами | 1,5 | 4 | 0,376 | 2,7 | |
| | Внутри групп | 30,4 | 218 | 0,139 | | |
| ШУ | Между группами | 50,8 | 4 | 12,708 | 109,5 | |
| | Внутри групп | 25,3 | 218 | 0,116 | | |
| ВУ | Между группами | 51,3 | 4 | 12,820 | 122,4 | |
| | Внутри групп | 22,8 | 218 | 0,105 | | |
| V | Между группами | 2127102,5 | 4 | 531775,630 | 120,5 | |
| | Внутри групп | 962094,9 | 218 | 4413,279 | | |
| S | Между группами | 3004,1 | 4 | 751,023 | 121,1 | |
| | Внутри групп | 1352,0 | 218 | 6,202 | | |

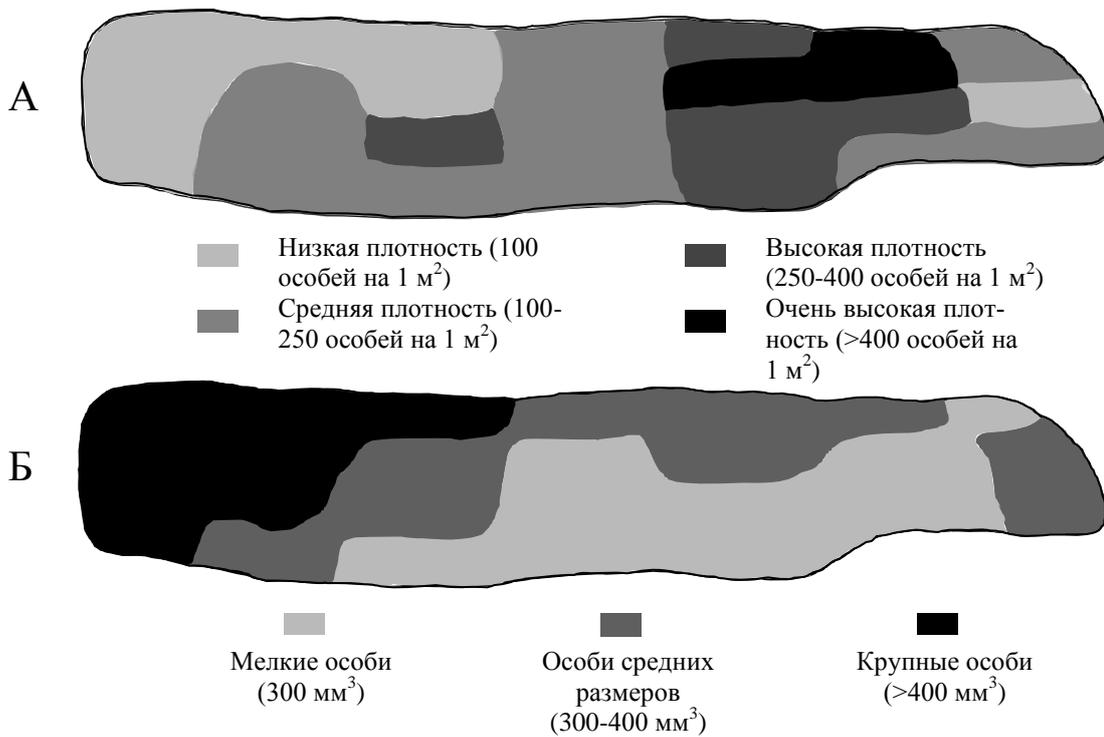


Рис. 2. Пространственная дифференциация субпопуляции № 2 по плотности населения особей (А) и объему раковины (V_p) (Б)

Частоты аллелей и показатели генетической изменчивости приведены в табл. 4. Согласно полученным данным, отмечается варьирование показателей генетической изменчивости между субпопуляциями как по отдельным локусам изоферментов, так и по усредненным значениям. Самой мономорфной оказалась субпопуляция №5, где отмечена полная гомозиготность по аллелю *EST7-1*. Тем не менее уровень генетической дифференциации между субпопуляциями, оцениваемый по коэффициенту инбридинга $F_{st}=0,090$ (табл. 5), демонстрирует незначительную разобщенность исследуемых демонов, особенно при сопоставлении с показателем генетической дифференциации популяций *H. striata*, полученным нами ранее для всего юга Среднерусской возвышенности ($F_{st}=0,356$) [6]. Таким образом, генетическая структура, оцениваемая с помощью полиморфных изоферментных локусов, больше соответствует пространственному расположению субпопуляций, чем морфологические параметры раковины, подверженные модификационной изменчивости. Этот тезис подтверждается построенной дендрограммой генетических расстояний между субпопуляциями по Нею [7] (рис. 3), которая указывает на прямую зависимость генетического родства изучаемых демонов от степени их пространственной удаленности, что соответствует модели изоляции расстоянием.

Таблица 4

Частоты аллелей и показатели генетической изменчивости в субпопуляциях *H. striata*

| Субпопуляция | Локус | Аллель | | A | Ae | I | Ho | He | F |
|--------------|---------|--------|-------|---|-------|-------|-------|-------|--------|
| | | 1 | 2 | | | | | | |
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
| 1 (N=40) | EST7 | 0,675 | 0,325 | 2 | 1,782 | 0,631 | 0,550 | 0,439 | -0,254 |
| | EST8 | 0,45 | 0,55 | 2 | 1,980 | 0,688 | 0,400 | 0,495 | 0,192 |
| | SOD2 | 0,925 | 0,075 | 2 | 1,161 | 0,266 | 0,150 | 0,139 | -0,081 |
| | Среднее | | | 2 | 1,641 | 0,528 | 0,367 | 0,358 | -0,048 |
| 2 (N=40) | EST7 | 0,8 | 0,2 | 2 | 1,471 | 0,500 | 0,300 | 0,320 | 0,062 |
| | EST8 | 0,538 | 0,463 | 2 | 1,989 | 0,69 | 0,625 | 0,497 | -0,257 |
| | SOD 2 | 0,788 | 0,213 | 2 | 1,503 | 0,517 | 0,375 | 0,335 | -0,120 |
| | Среднее | | | 2 | 1,654 | 0,569 | 0,433 | 0,384 | -0,105 |

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
|---------------|---------|-------|-------|-----|-------|-------|-------|-------|--------|
| 3 (N=38) | EST7 | 0,908 | 0,092 | 2 | 1,201 | 0,307 | 0,184 | 0,167 | -0,101 |
| | EST8 | 0,289 | 0,711 | 2 | 1,699 | 0,602 | 0,579 | 0,411 | -0,407 |
| | SOD2 | 0,579 | 0,421 | 2 | 1,951 | 0,681 | 0,526 | 0,488 | -0,080 |
| | Среднее | | | 2 | 1,617 | 0,53 | 0,430 | 0,355 | -0,196 |
| 4 (N=40) | EST7 | 0,8 | 0,2 | 2 | 1,471 | 0,500 | 0,350 | 0,320 | -0,094 |
| | EST8 | 0,212 | 0,788 | 2 | 1,503 | 0,517 | 0,325 | 0,335 | 0,029 |
| | SOD2 | 0,788 | 0,213 | 2 | 1,503 | 0,517 | 0,375 | 0,335 | -0,120 |
| | Среднее | | | 2 | 1,492 | 0,512 | 0,350 | 0,33 | -0,062 |
| 5 (N=40) | EST7 | 1 | 0 | 1 | 1,0 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | - |
| | EST8 | 0,563 | 0,437 | 2 | 1,969 | 0,685 | 0,525 | 0,492 | -0,067 |
| | SOD2 | 0,563 | 0,438 | 2 | 1,969 | 0,685 | 0,425 | 0,492 | 0,137 |
| | Среднее | | | 1,7 | 1,646 | 0,457 | 0,317 | 0,328 | 0,035 |
| Общее среднее | | | | 1,9 | 1,61 | 0,519 | 0,379 | 0,351 | -0,083 |

Примечание: N – число особей в выборке; A – наблюдаемое число аллелей; A_e – эффективное число аллелей; I – индекс Шеннона; N_o – средняя наблюдаемая гетерозиготность; N_e – средняя ожидаемая гетерозиготность; F – коэффициент инбридинга.

В заключение нами был проведен расчет эффективной численности как отдельных демов, так и популяции в целом, с целью оценки потенциального времени их дальнейшего существования. Срок жизни определялся по формулам $t=1,5 N_e$, где t – количество поколений [8]; $N_e=(4N-2)/(V+2)$, где N – численность половозрелых особей в популяции; V – дисперсия индивидуальной плодовитости [9].

Таблица 5

Коэффициенты инбридинга на разных уровнях иерархической структуры популяции *H. striata* по результатам изоферментного анализа

| Локус | Популяция | | | Субпопуляция №2 | | |
|---------|-----------|----------|----------|-----------------|----------|----------|
| | F_{is} | F_{it} | F_{st} | F_{is} | F_{it} | F_{st} |
| EST7 | 0,11 | 0,012 | 0,089 | -0,07 | -0,047 | 0,022 |
| EST8 | 0,1 | 0,014 | 0,078 | 0,115 | 0,124 | 0,009 |
| SOD2 | 0,04 | 0,064 | 0,097 | -0,024 | -0,015 | 0,009 |
| Среднее | 0,08 | 0,013 | 0,090 | 0,007 | 0,021 | 0,013 |

Примечание: F_{it} – коэффициент инбридинга особи относительно популяции; F_{is} – коэффициент инбридинга особи относительно субпопуляции; F_{st} – коэффициент инбридинга субпопуляции относительно популяции.

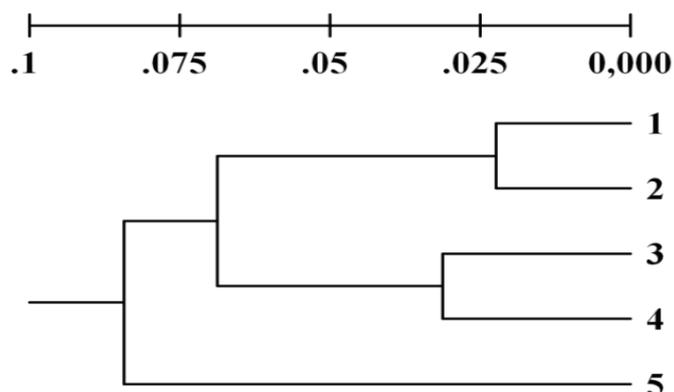


Рис. 3. Дендрограмма генетических расстояний субпопуляций (UPGMA)

Для определения дисперсии индивидуальной плодовитости было изучено 83 кладки *H. striata*. Кладки яиц были получены в период массового спаривания *H. striata* по методике, описанной нами ранее [6, 10]. Согласно данным, представленным в табл. 6, размер кладки прямо пропорционален размеру животных ($R=0,97\pm 0,08$; $P=0,001$). Тем не менее дисперсия количества отложенных яиц уменьшается параллельно с уменьшением размеров половозрелых особей и увеличения их численности. А это в свою очередь значительно повышает срок дальнейшего существования популяции. Самой уязвимой группой, по нашим данным, является субпопуляция №1, где в условиях малой плотности обитают наиболее крупные улитки, обладающие наибольшими размерами кладок и наибольшим значением дисперсии индивидуальной плодовитости. Предполагаемый срок жизни этой субпопуляции оценивается 160 годами.

При этом стоит отметить, что усредненные показатели потенциальной продолжительности жизни всей популяции имеют более низкую оценку (84088 лет), чем некоторых субпопуляций. Самым жизнеспособным демоном, по нашим данным, является группа №2, предполагаемый срок жизни которой равен 421131 год.

Таблица 6

**Данные по кладкам яиц, эффективная численность субпопуляций
H. striata и прогноз времени их дальнейшего существования**

| Субпопуляция | Число кладок | Среднее количество яиц в кладке | <i>U</i> | <i>N</i> | <i>V</i> | <i>Ne</i> | <i>Ne/N</i> (%) | <i>T</i> |
|--------------|--------------|---------------------------------|----------|----------|----------|-----------|-----------------|----------|
| 1 | 10 | 31,6±11,6 | 19 | 4675 | 348,9 | 53 | 1,1 | 160 |
| 2 | 16 | 12,9±1,4 | 248 | 372000 | 8,6 | 140377 | 37,7 | 421131 |
| 3 | 19 | 12,4±3,1 | 109 | 874400 | 47,0 | 71380 | 8,2 | 214139 |
| 4 | 14 | 9,9±1,2 | 276 | 110400 | 4,9 | 64000 | 58,0 | 191999 |
| 5 | 24 | 19±2,8 | 151 | 150700 | 47,9 | 12080 | 8,0 | 36240 |
| Популяция | 83 | 14,2±1,5 | 136 | 1512175 | 107,9 | 28029 | 1,8 | 84088 |

Примечание: *U* – плотность половозрелых особей (m^2); *N* – общая предполагаемая численность половозрелых особей; *V* – дисперсия индивидуальной плодовитости; *Ne* – эффективная численность; *T* – предполагаемое время существования группы в годах, которое рассчитывалось исходя из того, что срок жизни одного поколения *H. striata* составляет два года.

Заключение. Таким образом, на основании полученных данных о связи плотности населения особей их средних размеров и плодовитости можно сделать вывод о действии внутривидовых механизмов регуляции функционального состояния популяции в колеблющихся условиях среды. При этом средние значения демографических и морфофизиологических параметров в большей степени определяются экологическими факторами. В связи с этим пространственная дифференциация изолированной популяции *H. striata* происходит в основном по количественным признакам раковины, плотности населения особей в биотопе и их плодовитости. При этом по частотам аллелей генетических маркеров такой степени подразделенности нами не выявлено.

Стоит отметить также, что морфофизиологическое своеобразие локальных групп на фоне общего генофонда значительно повышает уровень жизнеспособности популяции в целом за счет увеличения приспособленности наиболее «успешных» субпопуляций.

Литература

1. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. – М.: Наука, 1980. – 153 с.
2. Кайданов Л.З. Генетика популяций: учеб. для вузов. – М.: Высш. шк., 1996. – 320 с.
3. Красная книга МСОП // <http://www.iucnredlist.org/details/157067/0>.
4. Красная книга Белгородской области. Редкие и исчезающие растения, грибы, лишайники и животные / под. ред. А.В. Присного. – Белгород, 2005. – 532 с.

5. Шилейко А.А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea // Фауна СССР. Моллюски. – Л.: Наука, 1978. – Т. 3. – Вып. 6. – 384 с.
6. Снегин Э.А., Сычев А.А. Оценка жизнеспособности популяций особо охраняемого вида *Helicopsis striata* Müller (*Mollusca, Gastropoda: Pulmonata*) в условиях юга Среднерусской возвышенности // Теоретическая и прикладная экология. – 2011. – № 2. – С. 83–92.
7. Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. – 1978. – Vol. 89. – P. 583–590.
8. Биология охраны природы / под ред. М.Э. Сулей, Б. Уилкокс. – М.: Мир, 1983. – 430 с.
9. Crow J.F., Morton N.E. Measurement of gene frequency drift in small population // Evolution. – 1955. – Vol. 9. – P. 202–214.
10. Сычев А.А., Снегин Э.А. Изменчивость индивидуальной плодовитости и эффективная численность *Helicopsis striata* (*Gastropoda, Pulmonata, Helicoidea*) в условиях Среднерусской возвышенности // Тобольск научный – 2011: мат-лы VIII всерос. науч.-практ. конф. – Тобольск: Полиграфист, 2011. – С. 72–74.



УДК 575.17:591.15:599.323.4

М.И. Чепраков

СУТОЧНАЯ АКТИВНОСТЬ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА РАЗНЫХ ФАЗАХ ПОПУЛЯЦИОННОГО ЦИКЛА ВИДА, ДОМИНИРУЮЩЕГО В СООБЩЕСТВЕ*

В статье представлены результаты исследований по выявлению фазовых компонентов изменчивости суточной активности особей рыжей (*Clethrionomys glareolus*) и красной (*Cl. rutilus*) полевков. Установленные плотностно-зависимые изменения ритмов суточной активности, по мнению авторов, связаны с изменениями пространственной структуры популяции, происходящими в ходе динамики численности.

Ключевые слова: суточная активность, рыжая полевка, мелкие млекопитающие, фазы популяционного цикла.

М.И. Cheprakov

THE SMALL MAMMAL DAILY ACTIVITY IN THE POPULATION CYCLE DIFFERENT PHASES OF THE SPECIES DOMINATING IN THE COMMUNITY

The research results on the variability phase component identification of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) and northern red-backed vole (*Cl. rutilus*) specimen daily activity are presented in the article. The established density-dependent changes of the daily activity rhythms, according to the authors' view, are connected with changes of population spatial structure, occurring during the number dynamics.

Key words: daily activity, bank vole, small mammals, population cycle phases.

Введение. Суточная активность мелких млекопитающих, в частности, полевков, является полифазной. В ее основе лежит суточный многофазный ритм обмена веществ с периодом около 3 ч [1, 13]. Поведенческая активность полевков в течение суток может быть подвержена влиянию погодных условий [11, 12]. Хищничество, межвидовая конкуренция и динамика популяционного обилия в той или иной форме также могут оказывать воздействие на равномерность распределения суточного бюджета двигательной и кормовой активности [10, 14–16]. Изучение разнообразных процессов, происходящих в ходе межгодовых изменений популяционной численности, способствует пониманию механизмов, лежащих в их основе, что может быть использовано при разработке способов регуляции и управления размерами популяций живых организмов.

* Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 11-04-01369).