

УДК 591.5+599.32+59.08

ДЕМОГРАФИЯ И МОРФОФИЗИОЛОГИЯ МИГРИРУЮЩИХ И ОСЕДЛЫХ ОСОБЕЙ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*Clethrionomys glareolus*, Schreber 1780)¹

© 1997 г. О. А. Лукьянов, Л. Е. Лукьянова

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

Поступила в редакцию 30.05.95 г.

На примере популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Schreber 1780), населяющей пихтово-еловые леса Среднего Урала (Висимский заповедник), на основе метода многосуточного безвозвратного изъятия с использованием модифицированной процедуры Н.А. Щипанова (1990) исследовались демографические и морфофизиологические особенности мигрирующих и оседлых особей в условиях насыщенных местообитаний. К основным биологическим особенностям мигрирующих и оседлых особей в этих условиях можно отнести следующие: 1) преобладание среди мигрантов ювенильных особей; 2) сбалансированное соотношение полов; 3) лучшее физическое состояние оседлых особей, выражающееся в более крупных размерах тела, более быстрых темпах роста, меньшей степени стрессированности; 4) более раннее половое созревание мигрирующих особей. По комплексу морфофизиологических показателей оседлые особи приближаются к фенотипу *K*-стратегов, тогда как мигранты – *r*-стратегов.

1. ВВЕДЕНИЕ

Анализ биологической специфики мигрирующих и оседлых особей занимает одно из центральных мест в исследованиях, связанных с изучением механизмов, типов и эволюции дисперсии мелких млекопитающих (Gaines, McClenaghan, 1980; Stenseth, 1983; Lidicker, 1985). Из-за трудностей, возникающих при идентификации оседлых и мигрирующих особей, в настоящее время выполнено лишь очень ограниченное число исследований по этой проблематике (см. "Animal Dispersal...", 1992).

Целью данной работы является исследование демографической и морфофизиологической специфики мигрирующих и оседлых особей мелких млекопитающих на примере одного из широко распространенных видов – рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Schreber 1780). С позиций концепции морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968) анализ оседлых и мигрирующих особей может оказаться весьма эффективным из-за априорно существующих различий в экологии данных категорий животных.

2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1. Анализ обилия оседлых и мигрирующих особей

Изучение оседлых и мигрирующих особей проведено в июле 1992 г. на популяции рыжей по-

левки, населяющей пихтово-еловые леса Среднего Урала (Висимский заповедник). Для сбора информации использован метод многосуточного безвозвратного изъятия, позволяющий количественно оценивать как обилие оседлых и мигрирующих особей, так и их пропорции в последовательных уловах (Лукьянов, 1988; Щипанов, 1990). Отлов животных в течение десяти суток проводили линией из 160 давилок, расставленных с интервалом 10 м друг от друга. Ловушки инспектировались ежедневно, в утренние часы. В качестве приманки использован кедровый орех, являющийся одним из наиболее предпочитаемых кормовых объектов лесных полевок, состояние которого практически не зависит от погодных условий. Всего было отловлено 223 особи рыжей полевки.

Анализ обилия оседлых и мигрирующих особей и их пропорций в уловах проводили на основе эффекта стабилизации последовательных уловов по модифицированной нами процедуре Н.А. Щипанова (1990), которая предусматривает построение графика изменения суточных уловов животных в зависимости от дня отлова. При этом снижение величины последовательных суточных уловов рассматривается как показатель наличия оседлых особей в зоне облова, тогда как отсутствие такого снижения свидетельствует о наличии на этой территории только нетерриториальных животных (рис. 1). С практической точки зрения это означает, что в выборке особей, накопленной после завершения периода изъятия оседлого населения, будут преобладать мигрирующие особи (в идеальном случае приближаясь к 100%), тогда

¹ Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках проектов 94-04-12862, 96-04-48013.

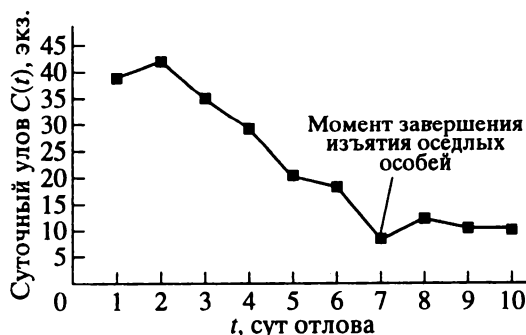


Рис. 1. Изменение последовательных суточных уловов рыжей полевки в течение десяти суток изъятия в линию из 160 ловушек (Средний Урал, Висимский заповедник, июль 1992 г.)

Оценки параметров: исходная численность оседлых особей $N_0 = 123 \pm 8$ экз.; среднесуточный улов мигрантов $S = 10 \pm 0.8$ экз.; вероятность поимки особей за сутки $p = 0.42 \pm 0.03$; среднесуточный поток мигрантов $M = 24 \pm 2.5$ экз.; доля мигрирующих особей в общем населении $v = 100M/(N_0 + M) = 16.4 \pm 1.9\%$; относительное обилие по первым четырем суткам $l = 23 \pm 2$ экз. на 100 лов.-сут.

как в улове, накопленном до этого момента времени, как правило, должны преобладать оседлые животные. Этих особенностей вполне достаточно для целенаправленного исследования биологических характеристик оседлых и мигрирующих особей, поскольку очевидно, что в выборках с преобладанием оседлых особей среднестатистические характеристики будут смещены в пользу резидентов, тогда как в выборках с преобладанием мигрирующих животных — в пользу мигрантов.

Следует отметить, что в отловах продолжительностью порядка десяти и более суток момент стабилизации последовательных уловов, отражающий завершение периода изъятия t^* оседлых особей, достаточно хорошо заметен на графиках кривых вылова. При этом оценка среднего суточного улова мигрирующих особей может быть рассчитана по следующему выражению:

$$S = B/(t - t^*), \quad (1)$$

где $B = \sum_{i=1}^{t^*} C_i$ — накопленный улов животных после вылова оседлых особей; C_i — улов животных в сутки с порядковым номером i ; t — продолжительность эксперимента; t^* — продолжительность отлова оседлых особей. Исходная численность оседлых особей в зоне облова оценивается по следующему выражению:

$$N_0 = A - St, \quad (2)$$

где $A = \sum_{i=1}^t C_i$ — накопленный улов животных в течение всего периода отлова t ; C_i — улов животных в сутки с порядковым номером i ; S — средний суточный улов мигрантов.

Оценка среднесуточного улова мигрирующих особей, получаемая по выражению (1), представляет собой смещенную заниженную оценку величины действительного суточного потока (M) мигрирующих особей. Для оценки значения последнего необходимо располагать информацией о вероятности поимки животных в единицу времени. Усредненная вероятность отлова особей p за сутки в предположении, что она у оседлых и мигрирующих особей одинакова, может быть вычислена, исходя из следующего выражения:

$$p = \frac{\sum_{i=1}^{t^*} (C_i - S)p_i}{N_0}, \quad (3)$$

где C_i — улов животных в сутки с порядковым номером i ; S — средний суточный улов мигрантов; N_0 — исходная численность оседлых особей; t^* — продолжительность отлова оседлых особей; $p_i = (C_i - S)/(N_0 - K_{i-1} + (i-1)S)$ — вероятность отлова особей в i -е сутки, $K_{i-1} = C_1 + C_2 + \dots + C_{i-1}$ — накопленный улов за $i-1$ суток ($i = 1, \dots, t^*$).

В итоге на основании отношения оценок усредненного улова мигрирующих особей S и их среднесуточной улавливаемости p может быть вычислена несмещенная оценка потока мигрирующих особей M , ежесуточно проходящих через территорию облова:

$$M = S/p. \quad (4)$$

Ожидаемая доля мигрантов P_m в кумулятивном улове K_{t^*} , накопленном за период полного отлова резидентов t^* , может быть вычислена на основе оценки усредненного суточного улова мигрирующих особей S по следующему выражению:

$$P_m = (t^*S)/K_{t^*}. \quad (5)$$

2.2. Морфофизиологический и демографический анализ

Отловленных животных подвергали морфофизиологическому анализу (Шварц и др., 1968). Исследовались признаки, косвенно характеризующие процессы роста, физиологического развития и напряженности обменных процессов в организме. Для этого измеряли линейные (длина тела, кондио-базальная длина черепа, длина лицевой части черепа, скуловая ширина, ширина межглазничного промежутка и высота черепа) и весовые показатели (вес тела, сердца, почки, надпочечника, печени, селезенки, тимуса, семенника), визуально оценивали состояние генеративной системы самок. Анализировали как абсолютные размеры показателей, так и их индексы. Индексы внутренних органов вычисляли в промилле (‰) как отношение веса органа (мг) к весу тела (г). Индексы краниометрических признаков вычисляли как отношение линейного размера соответ-

ствующего краниометрического показателя (мм) к кондило-базальной длине черепа (мм).

Возрастные классы рыжих полевок определяли на основе корневой поверхности зубов по методике, предложенной Г.В. Оленевым (1989). В соответствии с рекомендациями данного автора на основе рисунка торцевой поверхности M^2 , скрытой в альвеоле челюсти, и по индексу корня, было выделено семь возрастных классов полевок (1–6-й класс – сеголетки возраста 1–3 мес., 7-й класс – перезимовавшие особи). Степень физиологической зрелости животных каждого пола оценивали по комплексу признаков, учитывая степень развития тимуса, вес и размеры тела, состояние генеративной системы.

Исследование морфофизиологических особенностей мигрирующих и оседлых особей было ограничено только группой сеголеток, составляющих большую часть (80%) общей выборки. Для обеспечения репрезентативности выборок с преобладанием оседлых и мигрирующих особей брали сеголеток только 2–5-возрастного класса. Частные возрастные классы сеголеток в исследуемых выборках были представлены в пропорциональных соотношениях, что гарантировало сопоставимость среднестатистического возраста анализируемых групп животных. Сопоставимость оказалась возможной благодаря значительной разрешающей способности методики определения возраста (Оленев, 1989). После отбраковки особей с отсутствием информации хотя бы по одному из анализируемых признаков общий объем выборок для морфофизиологического анализа оседлых и мигрирующих особей составил для самцов 50 экз., а для самок – 44 экз.

Для исследования различий между выборками с преобладанием мигрирующих и оседлых особей по морфофизиологическим показателям был использован дискриминантный анализ в интерпретации У.Р. Клекка (1989), позволяющий изучать различия между двумя и более группами объектов по нескольким переменным одновременно. При этом проводилось построение канонической дискриминантной функции, являющейся линейной комбинацией исходных переменных и максимизирующей отличия между выборками с преобладанием мигрантов и резидентов. Статистическую значимость дискриминантной функции проверяли по остаточной дискриминантной способности системы до определения этой функции на основе Λ -статистики Уилкса, с дальнейшей аппроксимацией функции от этой статистики распределением хи-квадрат (χ^2) с числом степеней свободы, равным числу изученных признаков. В качестве другой оценки полезности дискриминантной функции использовали коэффициент канонической корреляции, отражающий степень зависимости между сравниваемыми группами и дискриминантной функцией. Для определения индивидуальной дискриминантной мощности переменных

оценивали их корреляцию (т.е. полные структурные коэффициенты) со значениями дискриминантной функции.

В качестве меры центральной тенденции морфофизиологических показателей особей из выборок с преобладанием оседлых и мигрирующих особей использованы оценки средних арифметических, а в качестве меры индивидуальной изменчивости – стандартные отклонения.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ

Кривая вылова рыжей полевки в течение десяти суток изъятия линией из 160 ловушек свидетельствует (рис. 1) о закономерном снижении последовательных уловов, выходящем на седьмые сутки на плато, характеризующее ежесуточный миграционный поток животных, пересекающих зону действия ловушек. В соответствии с модифицированной процедурой Н.А. Щипанова (1990) исходная численность оседлых животных в зоне облова линии составила $N_0 = 123 \pm 8$ особей, суточная вероятность поимки $p = 0.42 \pm 0.03$, среднестатистический ежесуточный поток мигрантов $M = 24 \pm 2.5$ экз. Таким образом, доля мигрирующих особей в общем населении ($100\%M/(N_0 + M)$) рыжих полевок составляет $16 \pm 2\%$. В целом же население характеризовалось средним уровнем относительного обилия, которое составило по первым четырем суткам $I = 23 \pm 2$ особи на 100 ловушко-суток.

В выборке особей, накопленной с 7-х по 10-е сутки отлова, т.е. после завершения периода изъятия оседлого населения, преобладают мигрирующие особи (в данном случае их доля приближается к 100%), поэтому на ее основе мы будем характеризовать как групповые, так и индивидуальные свойства мигрирующих особей. В выборке, накопленной в течение первых шести суток, преобладают оседлые особи, доля которых в данном случае составляет около 70%. Поэтому ожидается, что в данной выборке среднестатистические оценки различных признаков животных будут смещены в пользу оседлых.

Демографическая структура выборок рыжей полевки с преобладанием оседлых и мигрирующих особей приведена в табл. 1. Возрастная структура резидентных и мигрирующих животных существенно различалась ($\chi^2 = 9.87$; $df = 3$; $p < 0.05$). Мигранты в сравнении с резидентами были представлены более молодыми животными: средний относительный возраст мигрантов (в шкале классов) составил 3.35 ± 0.29 , тогда как для резидентов – 4.03 ± 0.29 ($t = 2.11$; $df = 221$; $p < 0.05$). Среди мигрантов доля перезимовавших особей (7-й класс) была снижена более чем в 3 раза в сравнении с оседлыми, а сеголеток – повышена в 1.2 раза. Соотношение полов в выборках с преобладанием оседлых и мигрирующих рыжих полевок не различалось и было сбалансированным.

Таблица 1. Возрастная и половая структура выборок рыжей полевки с преобладанием оседлых и мигрирующих особей (Средний Урал, Висимский заповедник, июль 1992 г.)

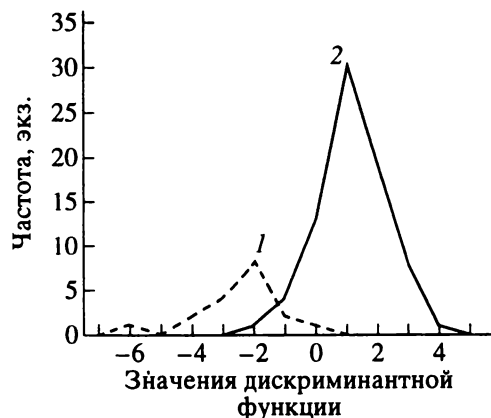
Возрастной класс и пол	Выборки				Σ
	Резиденты		Мигранты		
	Частота	Доля	Частота	Доля	
1	26	0.142	11	0.275	37
2-3	50	0.273	7	0.175	57
4-6	65	0.355	19	0.475	84
7	42	0.230	3	0.075	45
Σ	183	1.000	40	1.000	223
$df = 3 \quad \chi^2 = 9.87 > 0.05\chi^2_{3} = 7.81$					
Самцы	92	0.503	22	0.550	114
Самки	91	0.497	18	0.450	109
Σ	183	1.000	40	1.000	223
$df = 1 \quad \chi^2 = 0.29 < 0.5\chi^2_{1} = 0.46$					

Таблица 2. Характеристика дискриминантных способностей функций, позволяющих разделять выборки с преобладанием оседлых и мигрирующих особей (2-5-й класс возраста) рыжей полевки (Средний Урал, Висимский заповедник, июль 1992 г.)

Группа	Характеристика дискриминантных функций					
	Собственное значение	Каноническая корреляция	Остаточная дискриминация по Λ-критерию	Критерий χ^2	Степени свободы	Уровни значимости
Самцы	2.08	0.822	0.325	39.9	25	<0.05
Самки	2.65	0.852	0.274	39.5	23	<0.05

Особенностью данного сезона исследования являлось то, что из-за чрезмерного количества осадков в виде дождя, вызвавших поднятие уровня грунтовых вод и затопление значительной части местообитаний рыжих полевков, практически все

сеголетки (около 99%: 176 особей из 178) не принимали участие в размножении и входили во вторую физиологическую функциональную группировку (2 ФФГ) по терминологии Г.В. Оленева (1989). В размножении принимали участие только перезимовавшие животные, относящиеся к первой ФФГ.

**Рис. 2.** Полигоны распределения рыжих полевков (2-5-й класс возраста) из выборок с преобладанием мигрирующих (1) и оседлых (2) особей по значениям канонической дискриминантной функции, измеренной в единицах стандартного отклонения (Средний Урал, Висимский заповедник, июль 1992 г.).

Результаты морфофизиологического сравнения особей-сеголеток (класс возраста 2-5) из выборок с преобладанием оседлых и мигрирующих особей, полученные на основе дискриминантного анализа, приведены в табл. 2. Дискриминантные функции, позволяющие различать выборки с преобладанием оседлых и мигрирующих особей, оказались статистически значимыми как для самцов, так и для самок, что свидетельствует о существовании значительных различий между оседлыми и мигрирующими особями по комплексу морфофизиологических показателей (рис. 2). Об этом также свидетельствуют высокие коэффициенты канонической корреляции между значениями дискриминантной функции и исследуемыми выборками.

Дискриминантная мощность признаков, выраженная в виде коэффициентов их корреляции с дискриминантной функцией, и средние значения

Таблица 3. Дискриминантная мощность (коэффициент корреляции признака с дискриминантной функцией) и средние значения весовых и линейных признаков и их индексов неполовозрелых самцов и самок (2–5-й класс возраста) рыжей полевки из выборок с преобладанием оседлых и мигрирующих особей (Средний Урал, Висимский заповедник, июль 1992 г.)

Признаки	Дискриминантная мощность признаков		Среднестатистические значения признаков			
	Самцы	Самки	Резиденты		Мигранты	
			Самцы $n = 39$	Самки $n = 37$	Самцы $n = 11$	Самки $n = 7$
Весовые, мг:						
тела, г	0.06	0.38*	17.2	17.1	17.1	15.7
сердца	0.20	0.32*	118.5	116.0	112.6	105.7
почки	0.45***	0.22	129.3	128.3	115.3	120.6
надпочечника	-0.44**	-0.05	2.92	3.03	3.82	3.14
печени	0.27 ⁺	0.64***	1163.3	1131.9	1080.0	912.9
селезенки	-0.01	0.52***	73.7	71.4	74.0	45.9
тимуса	0.66***	0.75***	69.8	75.5	50.5	44.4
семенника	-0.14	–	10.6	–	11.1	–
Линейные, мм:						
длина тела	0.16	0.40**	90.1	88.6	89.1	85.3
кондило-базальная длина черепа	-0.23 ⁺	0.14	21.82	21.71	22.02	21.55
длина лицевой части черепа	-0.07	-0.16	12.90	12.82	12.96	12.91
скуловая ширина черепа	-0.05	-0.10	12.06	11.97	12.09	12.01
межглазничная ширина черепа	0.34*	-0.12	3.95	3.92	3.89	3.94
высота черепа	0.21	0.31*	8.94	8.85	8.86	8.68
Органометрические индексы, %:						
сердца	0.18	0.01	6.88	6.80	6.59	6.79
почки	0.44**	-0.09	7.52	7.53	6.74	7.69
надпочечника	-0.46***	-0.14	0.170	0.178	0.224	0.202
печени	0.28 ⁺	0.49***	67.4	66.3	63.3	58.4
селезенки	-0.02	0.48***	4.26	4.17	4.36	2.91
тимуса	0.63***	0.75***	4.07	4.42	2.96	2.81
семенника	-0.135	–	0.62	–	0.65	–
Краниометрические индексы:						
лицевой части черепа	0.24 ⁺	-0.42**	0.591	0.591	0.589	0.599
скуловой ширины черепа	0.16	-0.25 ⁺	0.553	0.551	0.549	0.557
межглазничной ширины черепа	0.42**	-0.21	0.181	0.181	0.177	0.183
высоты черепа	0.39*	0.20	0.410	0.408	0.403	0.403

Уровни статистической значимости: + – $p \leq 0.1$; * – $p \leq 0.05$; ** – $p \leq 0.01$; *** – $p \leq 0.001$.

весовых, линейных показателей, органометрических и краниометрических индексов неполовозрелых самцов и самок рыжей полевки (класс возраста 2–5) из выборок с преобладанием оседлых и мигрирующих особей представлены в табл. 3. Как для самцов, так и для самок наибольшая дискриминация резидентов и мигрантов была зарегистрирована для комплекса органометрических показателей, характеризующих абсолютные и относительные размеры внутренних органов.

Оседлые и мигрирующие самки также существенно различались по весу и длине тела. Для краниометрических признаков была отмечена наименьшая дискриминантная способность. Резиденты и мигранты среди самцов различались по кондило-базальной длине и межглазничной ширине черепа, а также по индексам лицевой части, межглазничной ширины и высоты черепа, тогда как самки – по высоте черепа и индексам лицевой части и скуловой ширины черепа.

Таблица 4. Индивидуальная изменчивость (в стандартных отклонениях) весовых и линейных признаков их индексов неполовозрелых самцов и самок (2–5-й класс возраста) рыжей полевки из выборок с преобладанием оседлых и мигрирующих особей (Средний Урал, Висимский заповедник, июль 1992 г.)

Признаки	Самцы		Самки	
	Резиденты $n = 39$	Мигранты $n = 11$	Резиденты $n = 37$	Мигранты $n = 7$
Весовые, мг:				
тела, г	1.1	1.2	1.4	1.5
сердца	15.1	11.9	12.5	16.4
почки	13.4	15.7	15.2	14.9
надпочечника	0.87*	1.17	1.12	1.07
печени	154.8	110.1	131.0*	51.9
селезенки	37.9	31.0	19.5	12.4
тимуса	11.6	12.8	13.4	14.0
семенника	1.7	1.4	–	–
Линейные, мм:				
длина тела	3.0	2.5	3.5	3.0
кондило-базальная длина черепа	0.47	0.50	0.50	0.59
длина лицевой части черепа	0.25	0.27	0.29	0.26
скуловая ширина черепа	0.33	0.43	0.31	0.20
межглазничная ширина черепа	0.09***	0.17	0.11	0.07
высота черепа	0.19*	0.29	0.25	0.34
Органометрические индексы, %о:				
сердца	0.85	0.58	0.65**	1.39
почки	0.83	0.74	0.88	0.91
надпочечника	0.05*	0.07	0.07	0.08
печени	7.2	6.5	6.3	6.5
селезенки	2.1	1.9	1.08	0.67
тимуса	0.73	0.74	0.70	0.77
семенника	0.11	0.08	–	–
Краниометрические индексы:				
лицевой части черепа	0.010	0.008	0.010	0.009
скуловой ширины черепа	0.012*	0.017	0.013	0.014
межглазничной ширины черепа	0.006*	0.008	0.006	0.007
высоты черепа	0.009*	0.014	0.013	0.008

Уровни статистической значимости различия стандартных отклонений по F -критерию: + – $p \leq 0.1$; * – $p \leq 0.05$; ** – $p \leq 0.01$; *** – $p \leq 0.005$.

Оседлые особи отличались от мигрантов (см. табл. 3) более крупными размерами тела (самки), более высокими как абсолютными, так и относительными размерами сердца (самки), почки (самцы), печени и тимуса (самцы и самки), селезенки (самки). Резидентные самцы в сравнении с мигрирующими характеризовались меньшей кондило-базальной длиной и большей межглазничной шириной черепа. У них к тому же были отмечены большие значения краниометрических индексов (лицевой части, межглазничной ширины и высоты черепа). Оседлые и мигрирующие самки также различались по ряду краниометри-

ческих признаков. В данном случае резиденты имели большую высоту черепа и меньшие значения индексов лицевой части и скуловой ширины.

Уровень индивидуальной абсолютной изменчивости мигрирующих самцов по ряду признаков был более высоким в сравнении с резидентами (табл. 4). Из 25 проанализированных случаев вариации признаков в 7 наблюдались статистически достоверные отличия в изменчивости показателей мигрирующих и оседлых самцов. Причем у мигрирующих самцов она была существенно выше в сравнении с резидентными. Изменчивость мигрирующих и оседлых самок в целом была

сравнима по величине. По индексу сердца наблюдалась повышенная вариабельность мигрирующих самок в сравнении с оседлыми, тогда как по весу печени – противоположная тенденция.

4. ОБСУЖДЕНИЕ

Эволюционные и экологические последствия миграционных (дисперсионных) процессов в популяциях организмов в существенной мере зависят от групповой и индивидуальной специфики резидентных и мигрирующих особей (Gaines, McClenaghan, 1980; Stenseth, 1983; Lidicker, 1985). По мере увеличения различий между данными категориями особей можно ожидать возрастания роли миграционных явлений в структурно-функциональной организации и эволюции популяций. В связи с этим в настоящее время прилагаются значительные усилия для изучения биологической природы мигрирующих и резидентных особей.

На примере одного из широко распространенных видов мелких млекопитающих – рыжей полевки – сделана попытка охарактеризовать мигрирующих и оседлых особей в отношении демографических и морфофизиологических характеристик. Несмотря на то, что общее обилие рыжих полевок не превышало среднего уровня, экологическая емкость заселенных локальных участков была перенасыщена из-за затопления значительной части пригодных местообитаний. Вследствие этого половое созревание сеголеток было практически полностью ингибировано, и в размножении принимали участие только перезимовавшие животные. Данная реакция популяций мелких млекопитающих достаточно хорошо изучена и наблюдается в экстремальных условиях существования (засуха, повышенная плотность) (Оленев, 1981).

Изучение демографии выборок рыжей полевки с преобладанием оседлых и мигрирующих особей показывает, что сравниваемые категории особей существенно различаются по возрастной структуре. Среди мигрирующих преобладали животные более младших возрастных групп в сравнении с оседлыми. Судя по специфике возрастных групп, принимающих участие в миграционных процессах, в изученной популяции рыжей полевки может быть прежде всего выделена натальная дисперсия ювенильных особей (Howard, 1960; Greenwood, Harvey, 1982). Натальная дисперсия, или перемещение неполовозрелых особей из мест рождения в места, где они размножаются или могли бы размножаться, является одним из наиболее распространенных типов пространственных перемещений мелких млекопитающих (Lidicker, 1985). Особенностью изучаемого миграционного процесса является то, что соотношение полов среди оседлых и мигрирующих особей не различалось и было сбалансиро-

ванным, что свидетельствует о неизбирательном в отношении пола характере миграции.

Соотношение полов и возрастных групп является одним из основных показателей типа миграционного процесса (Lidicker, 1985). При дисперсии насыщения, вызываемой переуплотнением популяции, когда доминирующие в социальном отношении особи вытесняют субординантных в пессимальные местообитания, среди мигрантов преобладают ювенильные особи и при этом наблюдается либо сбалансированное соотношение полов, либо смещенное в пользу самок. В отличие от этого при дисперсии преднасыщения мигранты представляют в отношении возраста, как правило, случайную выборку из популяции, соотношение полов в которой смещено в пользу самцов (Lidicker, 1985). Судя по возрастной структуре, соотношению полов, а также почти полному ингибированию полового созревания сеголеток, вызванного локальным переуплотнением населения, изучаемый миграционный процесс по своей причинной основе более всего приближается к дисперсии насыщения.

Более полное представление о характере миграционного процесса может быть получено на основе анализа морфофизиологических особенностей мигрирующих и оседлых особей. Для неполовозрелых самцов и самок рыжих полевок одного и того же возраста наибольшие различия между оседлыми и мигрирующими особями были зарегистрированы для весовых морфофизиологических показателей размеров тела и внутренних органов, наименьшие – для краниометрических признаков. Известно, что изменчивость краниометрических показателей в меньшей степени детерминирована внешней средой в сравнении с органометрическими (Шварц и др., 1968; Clark, 1940; Long, 1968; Robbins, 1973). В соответствии с этим низкая степень дифференциации резидентных и мигрирующих особей по краниометрическим признакам и высокая по органометрическим прежде всего свидетельствуют о существовании различий в средовом окружении сравниваемых групп особей.

В соответствии с концепцией морфофизиологических индикаторов резидентные особи от мигрирующих отличались по ряду показателей, свидетельствующих о более благоприятных условиях существования первой категории животных, на что указывают их более крупные размеры тела и печени. О значительной напряженности существования мигрантов свидетельствуют также повышенные значения индексов надпочечников. Для оседлых особей, судя по высоким значениям размеров сердца, почки, селезенки, характерна большая интенсивность обменных процессов в сравнении с мигрантами. Эти данные в сочетании с краниометрическими особенностями (меньшая кондило-базальная длина, большая межглазничная ширина и высота черепа резидентных) косвенно свидетельствуют о более высокой скорости

роста животных этой группировки в сравнении с мигрантами, что подтверждается также высокими значениями индексов межглазничной ширины и высоты черепа оседлых особей и низкими – скуловой ширины. О более быстром росте резидентов свидетельствуют и более крупные размеры тела (самки) в одном и том же возрасте. Напротив, мигранты отличались от резидентов, судя по относительным размерам тимуса, более высокими темпами физиологического развития. Это подтверждает представление о том, что дисперсирующие особи в сравнении с филопатричными становятся репродуктивно зрелыми в более раннем возрасте (Krebs et al., 1976; Sullivan, 1977). У самцов различия оседлых и мигрирующих особей по уровню морфофизиологических признаков дополняются их спецификой в отношении индивидуальной изменчивости. Изменчивость мигрирующих особей существенно выше, чем у оседлых. Таким образом, судя по всему комплексу морфофизиологических показателей, оседлые особи приближаются к фенооблику *K*-стратегов, тогда как мигранты – *r*-стратегов (Пианка, 1981).

Данные, полученные в отношении морфофизиологических характеристик оседлых и мигрирующих особей, достаточно хорошо согласуются с теоретическими следствиями концепции дисперсии насыщения. Считается (Lidicker, 1985), что мигранты в условиях переуплотнения среды представляют собой излишек наиболее ослабленных в физическом состоянии особей, тогда как в ненасыщенной среде мигранты должны иметь нормальное физическое состояние и представлять случайную выборку из донорной популяции. Таким образом, как демографические, так и морфофизиологические особенности мигрирующих и оседлых особей рыжей полевки однозначно свидетельствуют в пользу того, что мы имеем дело с феноменом классической дисперсии, возникающей при перенасыщении емкости среды обитания.

Приведенные выше факты по демографическим и морфофизиологическим особенностям мигрирующих и оседлых особей рыжей полевки существенно дополняют спектр биологических характеристик данных категорий особей, который, видимо, присущ значительному числу видов мелких млекопитающих в насыщенной среде обитания. К основным особенностям мигрирующих и оседлых особей в насыщенной среде обитания можно отнести следующие: 1) преобладание среди мигрантов ювенильных особей; 2) сбалансированное соотношение полов; 3) лучшее физическое состояние оседлых особей, выражающееся в более крупных размерах тела, более быстрых темпах роста, меньшей степени стрессированности; 4) более раннее половое созревание мигрирующих особей. Очевидно, что данные специфические особенности оседлых и мигрирующих особей достаточно ощутимы и могут оказывать существенное

влияние на эволюцию и структурно-функциональную организацию популяций мелких млекопитающих.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Клекка У.Р. Дискриминантный анализ // Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: Финансы и статистика, 1989. С. 78–138.
- Лукьянов О.А. Оценка демографических параметров популяций мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Экология. 1988. № 1. С. 47–55.
- Оленев Г.В. Популяционные механизмы приспособлений к экстремальным факторам среды // Журнал общ. биол. 1981. Т. 42. № 4. С. 506–511.
- Оленев Г.В. Функциональная детерминированность онтогенетических изменений возрастных маркеров грызунов и их практическое использование в популяционных исследованиях // Экология. 1989. № 2. С. 19–31.
- Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных // Труды Ин-та биологии Уральского филиала АН СССР (Свердловск), 1968. Вып. 58. 387 с.
- Щипанов Н.А. Оценка плотности населения оседлых и величины потока нетерриториальных мелких млекопитающих при учете с безвозвратным изъятием // Зоол. журн. 1990. Т. 69. Вып. 5. С. 113–123.
- Animal dispersal. Small mammals as a model. Ed. N.C. Stenseth and W.Z. Lidicker, Jr. London; New York; Tokyo; Melbourne; Madras: Chapman & Hall, 1992. 365 p.
- Clark F.H. Correlation and body proportions in mice of the genus *Peromyscus* // Genetics. 1940. V. 26. P. 283–306.
- Gaines M.S., McClenaghan L.R. Dispersal in small mammals // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1980. V. 11. P. 163–196.
- Greenwood P.J., Harvey P.H. Natal and breeding dispersal in birds // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1982. V. 13. P. 1–21.
- Howard W.E. Innate and environmental dispersal of individual vertebrates // Am. Midl. Nat. 1960. V. 63. P. 152–161.
- Krebs C.J., Wingate I., LeDuc J., Redfield J.A., Taitt M., Hilborn R. *Microtus* population biology: dispersal in fluctuating populations of *M. townsendii* // Can. J. Zool. 1976. V. 54. P. 79–95.
- Lidicker W.Z., Jr. An overview of dispersal in non-volant small mammals // Marine Science. 1985. V. 27. Suppl. 1. P. 369–385.
- Long C.A. An analysis of patterns of variation in some representative Mammalia. Pt. I. A review of estimates of variability in selected measurements // Trans Kansas Acad. Sci. 1968. V. 71. P. 201–227.
- Robbins C.B. Nongeographic variation in *Taterillus gracilis* (Thomas) (Rodentia, Cricetidae) // J. Mammal. 1973. V. 54. P. 222–238.
- Stenseth N.C. Causes and consequences of dispersal in small mammals // The ecology of animal movement. Oxford, 1983. P. 63–101.
- Sullivan T.P. Demography and dispersal in island and mainland populations of the deer mouse, *Peromyscus maniculatus* // Ecology. 1977. V. 58. P. 964–978.