

УДК 574.02 + 599.32 + 57.087.1

© 1999 г. О.А. ЛУКЬЯНОВ

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СВЯЗИ РАССЕЛЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

На основе метода многосуточного последовательного отлова дано количественное описание процесса расселения 27 голарктических видов мелких млекопитающих отряда грызунов (Rodentia). Показано, что доля нетерриториальных особей в населении представляет собой информативный популяционный параметр, отражающий интенсивность расселения мелких млекопитающих. При изоляции и специализации популяций интенсивность расселения особей снижается, тогда как в пессимальной среде наблюдается возрастание подвижности населения. Размер ареала видов положительно связан с интенсивностью расселения мелких млекопитающих, тогда как степень их подвидовой дифференциации – отрицательно.

1. ВВЕДЕНИЕ

Расселение, или ненаправленное пространственное перемещение особей на определенных стадиях жизненного цикла, является важным свойством биологических видов (Бигон и др., 1989). Несмотря на то, что расселение в качестве компонент иммиграции и эмиграции входит в основное уравнение популяционной динамики (Уильямсон, 1975; Гиляров, 1990), а также широко используется в современных концепциях популяционной генетики (Майр, 1968; Айяла, Кайгер, 1988), эволюционной экологии и биогеографии (Шварц, 1980; Пианка, 1981; Воронов, 1987), исследованию этого процесса в экологической практике не уделяется должного внимания. Сложившаяся ситуация прежде всего определяется методическими трудностями, возникающими при изучении пространственных перемещений организмов (Коли, 1979; Gaines, McClenaghan, 1980; Lidicker, 1985).

В результате этого многие из современных положений (см. обзоры Gaines, McClenaghan, 1980; Stenseth, 1983; Lidicker, 1985; Johnson, Gaines, 1990) относительно роли процесса расселения для устойчивого функционирования популяций (плотностно-зависимая регуляция, колонизации и реколонизация территорий, перенос генетических материалов и эволюция, функциональное и пространственное структурирование) все еще остаются декларативными и недостаточно обоснованы эмпирически. Проведению обобщений по рассматриваемой проблеме прежде всего препятствует недостаток данных, полученных на основе унифицированных подходов. Вследствие этого для широкого круга организмов остаются эмпирически не выявленными экологические связи процесса расселения с основными видовыми и популяционно-биоценотическими характеристиками.

Цель данной работы заключается в исследовании на примере мелких млекопитающих отряда грызунов (Rodentia), представляющих собой удобную модель для изучения экологических и эволюционных аспектов пространственных перемещений (Lidicker,

1985), связей интенсивности расселения¹ организмов с такими видовыми и популяционно-биоценотическими характеристиками, как размер ареала и степень подвидовой дифференциации видов, центральное или периферийное положение популяций, относительная значимость в сообществе и интенсивность воздействия на них негативных антропогенных факторов. Для количественной оценки интенсивности расселения мелких млекопитающих привлекается метод многосуточного последовательного отлова (Лукьянов, 1988, 1996, 1997; Щипанов, 1990).

2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1. Характеристика материала

В качестве объектов количественного изучения расселения мелких млекопитающих на основе метода многосуточного последовательного отлова использовано 27 видов 12 родов (*Clethrionomys*, *Apodemus*, *Microtus*, *Meriones*, *Peromyscus*, *Dipodomys*, *Perognathus*, *Arvicola*, *Neotoma*, *Ammospermophilus*, *Lemmus*, *Dicrostonyx*) отряда грызунов. Общий объем данных составляет более 31 тыс. особей, объединенных в 117 популяционных выборок, из широкого спектра экогеографических условий Старого и Нового Света (табл. 1). При отборе материала исходили из требований, чтобы таксономический статус и степень подвидовой дифференциации видов были определены, а исходные данные об отловах были оформлены в виде многосуточных кривых вылова животных и получены на основе стандартных методов учета. Экспериментальные данные по многосуточному изъятию мелких млекопитающих получены автором на Урале в период с 1979 по 1995 г. или заимствованы из тех опубликованных источников, в которых кривые вылова животных в большинстве случаев использовались для решения проблем, связанных в первую очередь с оценкой обилия, и напрямую не касались аспектов подвижности – оседлости населения.

Разнообразие условий, в которых обитают анализируемые виды, весьма обширно и охватывает широкий спектр макро- и мезоэкологических сред: темнохвойные, светлохвойные, широколиственные и смешанные леса, лесостепи, степи, дельтовый ландшафт, полупустыни и тундры Евразии, различные типы горных местообитаний Судет, Урала и Алтая, чапараль, креозотовые пустыни и жестколистные леса Северной Америки. Набор условий среды, связанных с деятельностью человека, представлен градиентным рядом местообитаний вблизи источников техногенных загрязнителей среды (медеплавильное производство на Среднем Урале), вырубками лесов, лесопосадками, сельскохозяйственными угодьями и пастбищами. Данный спектр свойств дополняется центральным и периферийным положением популяций в видовом ареале, степенью их открытости – замкнутости (изолированные, полуизолированные и стенотопные), а также их относительной значимости в сообществе (экологически доминантные и субдоминантные), фазами популяционной динамики и сезоном исследования.

Отлов мелких млекопитающих проводился методом ловушко-линий и на площадках (соответственно 30 и 70% выборок) в течение 4–21 сут. Число ловушек в линиях варьировало от 45 до 950 шт., интервал между ловушками в линиях составлял 5–10 м. Суммарное количество ловушек, экспонировавшихся при линейных учетах, составляет приблизительно 23,9 тыс. шт.; было отработано 143,9 тыс. ловушко-суток и отловлено приблизительно 14,5 тыс. экз. мелких млекопитающих. Размер площадок варьировал от 0,5 до 5,8 га, интервал между точками отлова на сетках составлял 10–15 м. При

¹ Отечественные специалисты по группе мелких млекопитающих для обозначения перемещений не-территориальных особей традиционно используют ряд взаимозаменяемых терминов: "миграция", "внутри-популяционная миграция", "подвижность населения", "кочевки" и т.д., которые, как правило, по своей сути соответствуют общеэкологическому термину "расселение", понимаемому в самом широком смысле и тождественному англоязычному – "dispersal" (Коли, 1979; Lidicker, 1985; Бигон и др., 1989).

Характеристика условий расселения мелких млекопитающих

Вид	п. экз.	AR, млн. км ²	DIF	Авторы*
<i>Clethrionomys glareolus</i>	11164	6,18	35	1–11
<i>C. rutilus</i>	4942	11,76	20	1, 5, 12
<i>C. rufocanus</i>	4125	12,44	10	1, 3, 5, 12, 13
<i>Arvicola terrestris</i>	697	11,90	30	14, 15
<i>Microtus agrestis</i>	2593	8,71	15	1, 5, 16, 17
<i>M. arvalis</i> **	190	10,32	7	5, 19
<i>M. oeconomus</i>	2051	13,81	15	5, 12, 18
<i>M. montebelli</i>	100	0,37	4***	20
<i>Apodemus flavicollis</i>	1835	1,77	10	6–10
<i>A. agrarius</i>	523	5,95	10	5, 6, 9, 21
<i>Lemmus sibiricus</i>	242	2,75	12	22
<i>Dicrostonyx torquatus</i>	32	2,75	3	22
<i>Meriones tamariscinus</i>	1862	1,75	7	23
<i>M. meridianus</i>	86	2,28	5	24
<i>Peromyscus crinitus</i>	140	0,83	8	25
<i>P. maniculatus</i>	76	13,04	69	25
<i>P. truei</i>	31	1,64	15	25
<i>P. eremicus</i>	68	2,15	14	25
<i>P. californicus</i>	14	0,22	5	25
<i>Perognathus formosus</i>	169	0,41	9	25
<i>P. longimembris</i>	58	0,22	9	25
<i>P. fallax</i>	15	0,10	5	25
<i>Dipodomys merriami</i>	68	1,37	19	25
<i>D. agilis</i>	17	0,07	7	25
<i>D. microps</i>	13	0,33	13	25
<i>Neotoma lepida</i>	69	1,98	31	25
<i>Amospermophilus leucurus</i>	25	0,83	9	25

Примечание. п – количество отловов, AR – площадь ареала, млн. км², DIF – число подвидов.

* 1 – собственные данные; 2 – Мухачева, Лукьянов, 1997; 3 – Семенов-Тянь-Шанский, 1970; 4 – Krylov, 1975; 5 – Марин, 1983; 6 – Ryszkowski, 1969/1970; 7 – Puzek, Olszewski, 1971; 8 – Adamczyk, Ryszkowski, 1968; 9 – Chudoba, Huminski, 1980; 10 – Pelikan, 1971; 11 – Hansson, 1969; 12 – Жигальский, Белан, 1995; 13 – Tanaka, 1970; 14 – Myllymaki, 1974; 15 – Myllymaki, 1969/1970; 16 – Myllymaki et al., 1971; 17 – Pokki, 1981; 18 – Buchalczyk, Pucek, 1968; 19 – Gromadzki, Trojan, 1971; 20 – Tanaka, Kanamori, 1967; 21 – Klevezal Mina, 1984; 22 – Тупикова, Емельянова, 1975; 23 – Постников, 1955; 24 – Щипанов, 1990; 25 – Kaufmar et al., 1978.

** Объем вида определен в узком смысле (*Microtus arvalis sensu stricto* Pallas, 1779) по В.М. Малыгину (1983) и включает в себя две кареоформы – "arvalis" и "obscurus", число подвидов оценено по И.М. Громов и М.А. Ербаевой (1995).

*** Размер ареала и число подвидов *Microtus montebelli* соответствуют суммарной площади и числу основных островов Японии.

этом на 56% площадок проводили безвозвратное изъятие населения, а на 44% – отлов – мечение – выпуск. В экспериментах по мечению животных в качестве последовательных суточных уловов рассматривали уловы впервые зарегистрированных особей. Суммарная площадь отлова сетками ловушек составляет не менее 500 га, соответственно за это время было отработано приблизительно 260 тыс. ловушко-суток и изъято или зарегистрировано около 16,7 тыс. экз. мелких млекопитающих.

Размеры ареалов (табл. 1) оценены на основе картографических материалов и информации, представленных в руководствах В.Е. Флинта с соавт. (1970), В.Е. Соколова (1977) и Холла (Hall, 1981), а число подвидов – по данным И.М. Громова с соавт. (1963) (максимальные оценки) и Холла (Hall, 1981).

2.2. Оценка расселения мелких млекопитающих методом многосуточного последовательного отлова

Для изучения процесса расселения в популяциях мелких млекопитающих использован метод многосуточного последовательного отлова, основанный на предположении, что последовательные суточные уловы территориальных оседлых особей убывают по экспоненциальному закону, а расселяющихся проходящих – остаются на постоянном уровне, что в конечном итоге позволяет количественно оценивать обилие этих категорий особей, а также их долю в населении (Лукьянов, 1988, 1991, 1997).

В преобладающем большинстве случаев, без признаков явно выраженной стабилизации последовательных уловов в течение периода отлова животных (рис. 1, 1), оценку исходной численности оседлых особей N_0 , обитающих в зоне действия ловушек до начала изъятия, потока мигрантов M , проходящих через эту территорию в течение суток, и суточной улавливаемости (вероятности поимки) p животных проводили с помощью метода линейной множественной регрессии, связывающей последовательные суточные уловы C_t с накопленными K_{t-1} и порядковыми номерами суток отлова (t) (Лукьянов, 1988):

$$C_t = p(N_0 + M) - pK_{t-1} + p^2M(t - 1). \quad (1)$$

Параметры данной регрессии оценивали стандартно методом наименьших квадратов (Поллард, 1982; Дрейпер, Смит, 1987).

Заметим, что уравнение (1) легко преобразуется в нелинейную регрессию типа:

$$C_t = p\{N_0(1 - p)^{t-1} + M\}, \quad (2)$$

которая может быть полезна при использовании пакетов стандартных статистических программ, включающих нелинейный регрессионный анализ.

Предложенная процедура применялась для анализа данных, полученных как при безвозвратном изъятии животных, так и при отлове – мечении – выпуске. В последнем случае последовательные уловы формировались только из вновь пойманных животных.

В ситуациях, связанных с эффектом "насыщения" орудий лова, который приводит к "выпукло-вогнутой" форме кривых вылова (рис. 1, 2), для анализа численности оседлых (N_0) и расселяющихся (M) особей использовали нелинейную регрессионную модель отлова животных с асимптотически возрастающей (со скоростью a) улавливаемостью (p) животных в ходе изъятия (Лукьянов, 1996):

$$C_t = \{1 - (1 - p)^{1+a(t-1)}\} \{M + N_0(1 - p)^{1+a(t-2)/2(t-1)}\}. \quad (3)$$

В случаях с явно выраженной стабилизацией последовательных уловов (рис. 1, 3), как правило, проявляющейся при отловах значительной продолжительности (порядка 10 сут и более), для оценки обилия оседлых и расселяющихся особей использована модифицированная процедура Н.А. Щипанова (Лукьянов, 1996; Лукьянов, Лукьянова, 1997).

Для сравнительного анализа интенсивности расселения наибольший интерес представляет доля расселяющихся особей во всем населении, которая вычисляется по следующему выражению: $V = M/(N_0 + M)$, и физически не зависит от абсолютных значений обилия резидентов и мигрантов.

2.3. Статистический анализ экологических связей расселения

В качестве наиболее приемлемого типа статистического анализа зависимости доли расселяющихся особей в населении мелких млекопитающих от видовых и популяционно-биоценотических переменных выбран линейный пошаговый регрессионный анализ, который дает возможность оценить влияние частных факториальных переменных

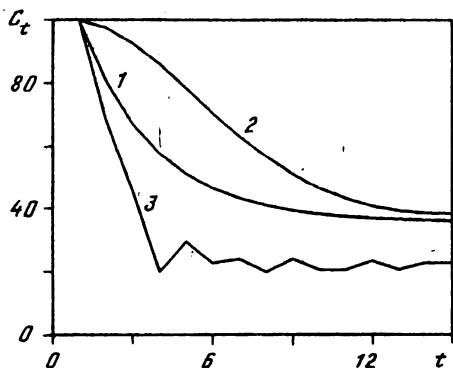


Рис. 1. Схемы, иллюстрирующие основные типы кривых вылова мелких млекопитающих, лежащие в основе анализа обилия оседлых и расселяющихся особей методом многосуточного последовательного отлова. По оси абсцисс – порядковый номер суток отлова, t ; по оси ординат – суточный улов, C_t . 1 – кривые вылова без четко выраженной стабилизации последовательных уловов; 2 – "выпукло-вогнутые" кривые вылова, обусловленные эффектом конкуренции животных за орудия лова; 3 – кривые вылова с выраженной стабилизацией последовательных уловов

(предикторов) на зависимую переменную отклика при условии, что остальные фиксированы на одном уровне (Дрейпер, Смит, 1987). В поставленной задаче в качестве предикторов выступают видовые и популяционно-биоценотические переменные, а также тип метода отлова, а в качестве зависимой переменной – оценки доли расселяющихся особей V в населении мелких млекопитающих.

Предварительно были выделены следующие потенциальные факториальные переменные или их группы, которые могли быть количественно измерены и в принципе оказывать влияние на оценки интенсивности расселения мелких млекопитающих: а) методическая, б) популяционно-биоценотические (уровень обилия, сезон, степень замкнутости – открытости популяций), в) размер ареала видов, г) степень подвидовой дифференциации, д) характеристики таксономической принадлежности особей.

Введение методической переменной диктовалось возможным смещением оценок расселения, которое обусловлено спецификой линейных и площадочных методов отлова. Для устранения этого эффекта использована номинальная ("фиктивная") переменная MT , которая при линейных методах отлова принимала значение $MT = 0$, а при площадочных – $MT = 1$.

Переменные уровня обилия PN и сезона PSN представлены в порядковой шкале измерений. При низком уровне обилия, который на один-два порядка ниже максимального для данной популяции, $PN = 0$, при среднем (или результатах, усредненных за ряд лет) $PN = 1/2$ и высоком $PN = 1$. Сезон размножения маркирован $PSN = 0$, нерепродуктивный период – $PSN = 1$, усредненные данные – $PSN = 1/2$.

Было выделено пять типов популяций: 1) экологически доминантные (более 5–10% относительной значимости в сообществе) из центра ареала, PD ; 2) изолированные, полуизолированные и стенотопные, PI ; 3) находящиеся под воздействием антропогенных факторов (техногенные влияния, прямые последствия вырубок лесных насаждений, искусственные лесопосадки), PA ; 4) периферийные, PP ; 5) экологически субдоминантные (менее 5–10% относительной значимости в сообществе), PSD . Все данные переменные номинальной природы, т.е. переменным конкретным типов популяций присваивается значение 1, если выборки взяты из этих типов популяций, и значение 0 – если из других. Совместное равенство переменных PI, \dots, PSD нулю означает, что выборки принадлежат к экологически доминантным популяциям из центра ареала видов, PD .

Переменная площади ареалов видов, AR , была представлена в шкале отношений (табл. 1). Вследствие определенной субъективности категории "подвид", степень подвидовой дифференциации, DIF (табл. 1), была измерена в порядковой шкале. В случае менее 10 подвидов на вид $DIF = 0$, от 10 до 30 – $DIF = 1/2$ и при более 30 – $DIF = 1$.

С помощью тридцати шести номинальных переменных (0, 1) предполагалось количественно оценить специфику расселения мелких млекопитающих разных видов и родов.

Для выбора "наилучшей" регрессии доли расселяющихся особей на видовые, популяционно-биоценотические переменные и тип метода отлова применен пошаговый метод, который предусматривает поочередное включение – исключение переменных в уравнение до тех пор, пока оно не становится удовлетворительным со статистической точки зрения (Дрейпер, Смит, 1987). Включение факториальных переменных в уравнение проводили при условии их статистически значимого влияния ($\alpha \leq 0,05$) на коэффициент детерминации R^2 полного уравнения с помощью частного F -критерия. Для повышения эффективности регрессионного анализа проводили предварительное взвешивание оценок доли мигрантов на соответствующие объемы выборок, с последующим использованием процедуры взвешенных наименьших квадратов (Поллард, 1982; Дрейпер, Смит, 1987).

Относительный вклад отдельных факториальных переменных или их групп в дисперсию доли расселяющихся особей оценивали посредством последовательного включения статистически значимых переменных в регрессионное уравнение и анализа их влияния на приращение множественного коэффициента детерминации R^2 (Поллард, 1982).

3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Посредством пошагового регрессионного анализа было исследовано влияние 43 потенциальных факториальных переменных на долю расселяющихся особей в популяциях мелких млекопитающих. Оказалось, что только незначительная часть из изученных переменных, включающих уровень численности, тип популяций, размер ареала, степень подвидовой дифференциации видов и метод отлова животных, были статистически достоверно ($\alpha \leq 0,05$) связаны с интенсивностью расселения мелких млекопитающих (табл. 2). При этом выделенные переменные на 76% предсказывали разброс оценок доли расселяющихся особей в популяциях, тогда как 24% этой вариации было обусловлено неучтенными и случайными факторами.

Метод отлова МТ существенно влияет на оценки доли мигрантов V (табл. 2). Эти оценки при площадочном методе отлова оказались заниженными в сравнении с оценками, полученными на основе метода ловушко-линий ($V_S = 0,215$ и $V_L = 0,291$ соответственно; остальные предикторы фиксированы на уровне нулевых значений²). Данный эффект обусловлен различием отношений периметра и площади зоны облова при площадочных и линейных учетах. При отловах на площадках, особенно большого размера, часть расселяющихся особей, находящихся в центральной части площадок, по характеру их кривых вылова может быть формально отнесена к категории резидентов, вследствие чего оценки доли мигрантов занижаются.

Популяционно-биоценотическая переменная уровня обилия PN связана с долей расселяющихся особей в населении отрицательной зависимостью (табл. 2, рис. 2). При низком уровне обилия доля мигрантов возрастала, а при высоком снижалась ($V_{\min} = 0,291$ и $V_{\max} = 0,146$ соответственно). Эффект обратной зависимости между долей расселяющихся особей и обилием наиболее часто регистрируется в популяциях мелких млекопитающих методами, не связанными с предварительным изъятием населения на обширных территориях (Наумов, 1955; Mazurkiewicz, Rajska, 1975; Jones et al., 1988; Wolff et al., 1988; Sandell et al., 1990; Демидов, 1991; Лукьянов, 1991, 1993; Vujalska, Grum, 1994; Жигальский, Белан, 1995; Лукьянов, Лукьянова, 1996; Мухачева, Лукьянов, 1997). Это может прежде всего свидетельствовать о восстанавливающей роли расселения в условиях низкой численности, когда значительная часть территории не занята животными.

Наиболее существенные связи интенсивности расселения мелких млекопитающих зарегистрированы с типом популяций (табл. 2, рис. 3). Наименьшая доля подвижных особей наблюдалась в изолированных, полуизолированных и стенотопных популяциях

² Это условие использовано для оценивания доли мигрантов и в дальнейшем анализе.

Результаты линейного пошагового регрессионного анализа зависимости доли расселяющихся особей (V) в популяциях грызунов от метода отлова, уровня обилия, типа популяций, размера ареала и подвидовой дифференциации видов

Параметры регрессии	Оценка параметров
Объем наборов наблюдений оценок, k	117
Количество проанализированных видов, SN	27
Количество проанализированных особей, n	31205
Свободный член (доля мигрантов в экологически доминантных открытых ненарушенных популяциях из центра ареала, зарегистрированная методом ловушко-линий при низком уровне обилия), $A = V_{PD}$	$0,291 \pm 0,050$ ***
Коэффициент регрессии доли мигрантов на переменную метода отлова МТ (0 – линейный, 1 – площадочный), b_{MT}	$-0,076 \pm 0,024$ **
Коэффициент регрессии доли мигрантов на переменную обилия PN (0 – низкое, 1/2 – среднее, 1 – высокое), b_{PN}	$-0,145 \pm 0,048$ **
Коэффициенты регрессии доли мигрантов на переменные типа популяций: изоляции/полуизоляции/стенотопности популяций PI (0 – открытые, 1 – изолированные), b_{PI}	$-0,167 \pm 0,030$ ***
антропогенной нарушенности популяций PA (0 – ненарушенные, 1 – нарушенные), b_{PA}	$0,281 \pm 0,063$ ***
относительной значимости в сообществах PSD (0 – доминантные; 1 – субдоминантные популяции), b_{PSD}	$0,392 \pm 0,091$ ***
положения популяций в видовом ареале PP (0 – центр ареала, 1 – периферия), b_{PP}	$0,376 \pm 0,044$ ***
Коэффициенты регрессии доли мигрантов на видовые переменные: размера ареала видов AR (в млн. км ²), b_{AR}	$0,0106 \pm 0,0030$ ***
подвидовой дифференциации видов DIF (0 – менее 10 подвидов; 1/2 – от 10 до 30 подвидов; 1 – более 30 подвидов), b_{DIF}	$-0,077 \pm 0,038$ *
Коэффициент детерминации, R^2	$0,764$ ***

* $\alpha \leq 0,05$; ** $\alpha \leq 0,01$; *** $\alpha \leq 0,001$.

($V_{PI} = 0,124$). При этом вне зависимости от природы барьерных факторов (водные преграды, неблагоприятные для обитания биотопы, искусственная изоляция) возрастание степени изоляции популяций, как правило, сопровождается снижением подвижности населения. В популяциях открытого типа доля нетерриториальных особей в популяциях, по всей видимости, скоррелирована с биоценотическими факторами, определяющими степень благоприятности среды обитания. При этом наименее интенсивное расселение зарегистрировано в экологически доминантных популяциях из центра ареала видов ($V_{PD} = 0,291$). В популяциях, находящихся под воздействием антропогенных факторов, вызывающих деградацию среды (техногенные загрязнения, рекреация, вырубка лесных насаждений), доля мигрантов в населении существенно увеличивается ($V_{PA} = 0,572$). Максимальная текучесть населения наблюдается на периферии ареала видов ($V_{PP} = 0,667$), а также в экологически субдоминантных популяциях ($V_{PSD} = 0,683$).

Полученные данные указывают на то, что по мере снижения качества среды обитания, вне зависимости от природы факторов негативного влияния (антропогенные воздействия, экстремальные условия естественной среды и т.п.), доля расселяющихся особей в популяциях мелких млекопитающих закономерно повышается. Это еще раз подчеркивает, что одной из основных функций процесса расселения является восстановление населения. Наиболее отчетливо это проявляется в пессимальных условиях, в которых посредством репаративного расселения и достигается заполнение особями локальных свободных участков, что в конечном итоге и предопределяет устойчивое существование популяций в экстремальной среде.

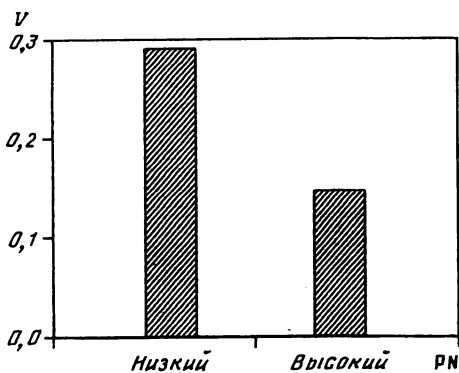


Рис. 2

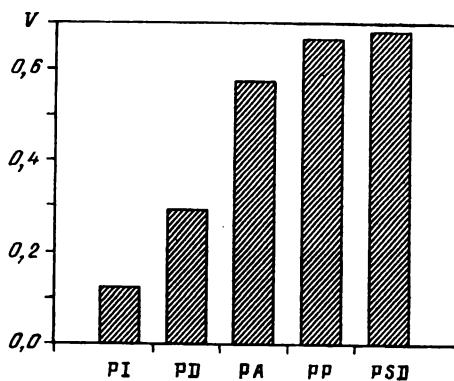


Рис. 3

Рис. 2. Зависимость доли расселяющихся особей в популяциях грызунов от уровня обилия. По оси абсцисс – уровень обилия, PN; по оси ординат – доля расселяющихся особей, V

Рис. 3. Зависимость доли расселяющихся особей в популяциях грызунов от типов популяций. По оси абсцисс – типы популяций: изолированные, полуизолированные, стенотопные, PI; экологически доминантные из центра ареала, PD; находящиеся под воздействием антропогенных факторов, PA; периферийные, PP; экологически субдоминантные, PSD. По оси ординат – доля расселяющихся особей, V

Размер ареала видов положительно связан с долей мигрантов в населении (табл. 2, рис. 4). При этом зависимость доли расселяющихся особей V от площади ареала видов AR при фиксированных значениях остальных переменных на уровне нулевых значений имеет выражение: $V = 0,291 + 0,0106AR$, предсказывающее, что с увеличением площади ареала видов мелких млекопитающих на 1 млн. км² доля расселяющихся особей в населении возрастает примерно на 1%.

В данном случае трудно отделить причину от следствия, поэтому интерпретация обнаруженной связи между интенсивностью расселения мелких млекопитающих и размеров их видовых ареалов не может быть однозначной. Одно из объяснений этой зависимости, наиболее адекватное результатам проведенного регрессионного анализа, может быть дано с позиции экологической толерантности видов (Одум, 1975). Именно с экологической пластичностью организмов связывают степень территориальной экспансии и размер ареала видов (Воронов, 1987). С этой точки зрения имеется веское основание считать, что экологическая валентность видов может положительно влиять и на их способности к расселению. С другой стороны, не менее содержательна и обратная интерпретация, акцентирующая внимание на том, что именно способность вида к пространственным перемещениям определяет размер ареала видов (Пианка, 1981; Воронов, 1987).

Следует обратить внимание, что в рассматриваемом регрессионном уравнении не зависящий от размера ареала коэффициент $V_0 = 0,291$, по всей видимости, характеризует тот критически минимальный уровень расселения, который необходим для устойчивого существования локальных группировок мелких млекопитающих в условиях, описываемых фиксированными переменными. Данная подвижность населения весьма значительна по величине (29% особей участвуют в расселении), и не исключено, что в случае невозможности поддержания внутривидовых перемещений на этом уровне вероятность вымирания локальных группировок особей возрастает. По всей видимости, критически минимальный уровень расселения носит репаративный характер, позволяющий поддерживать территориальную целостность микрогруппировок.

Доля расселяющихся особей V и степень подвидовой дифференциации видов DIF связаны отрицательно (табл. 2, рис. 5). В данном случае для видов мелких млеко-

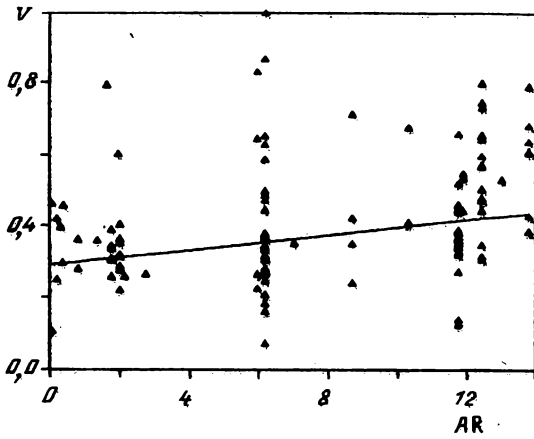


Рис. 4

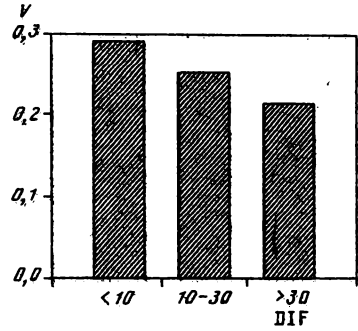


Рис. 5

Рис. 4. Зависимость доли расселяющихся особей в популяциях разных видов грызунов от размера ареалов. По оси абсцисс – размер ареала видов, AR (в млн. км²); по оси ординат – доля расселяющихся особей, V. Треугольники – выборки особей разных видов; выборочные оценки V откорректированы при условии фиксации остальных предикторов на уровне нулевых значений

Рис. 5. Зависимость доли расселяющихся особей в популяциях разных видов грызунов от степени их подвидовой дифференциации. По оси абсцисс – число подвидов, DIF; по оси ординат – доля расселяющихся особей, V

питающих с числом подвидов менее 10 ожидаемая доля мигрантов в населении составляет $V_{<10} = 0,291$, от 10 до 30 – $V_{10-30} = 0,253$ и при более 30 подвидов на вид – $V_{>30} = 0,214$.

Как и в предыдущем случае, интерпретация обнаруженной отрицательной связи между интенсивностью расселения мелких млекопитающих и степенью их подвидовой дифференциации не может быть однозначной. В соответствии с первой точкой зрения уровень подвидовой дифференциации скорее всего отражает степень специализации видов. Одним из проявлений этого и может являться обнаруженное снижение доли расселяющихся особей в популяциях по мере возрастания степени специализации видов. Посредством подобной стратегии может максимизироваться приспособленность особей разных подвидов. С другой стороны, не менее правдоподобно и обратное утверждение, в соответствии с которым интенсивность расселения через пространственное перемещение особей может существенно определять подвидовую дифференциацию видов: такое представление вытекает из теории популяционной генетики и эволюционной экологии (Майр, 1968; Шварц, 1980; Пианка, 1981; Айяла, Кайгер, 1988).

На завершающем этапе регрессионного анализа было проведено исследование вклада отдельных факториальных переменных или их групп в дисперсию оценок доли расселяющихся особей в популяциях мелких млекопитающих (табл. 3). В результате оказалось, что 22,5% дисперсии доли мигрантов определялись неоднородностью методов отлова, 48,5% – популяционно-биоценотическими переменными (обилие и тип популяций), 5,4% – видовыми (размер ареала видов и степень подвидовой дифференциации) и 23,6% – неучтенными и случайными факторами.

В соответствии с проведенным анализом можно заключить, что доля расселяющихся особей в популяциях представляет собой информативный популяционный параметр, отражающий интенсивность расселения организмов. Этот параметр, по крайней мере для мелких млекопитающих отряда грызунов, статистически достоверно связан с популяционно-биоценотическими (обилием и типом популяций) и видовыми (размером ареала видов и степенью подвидовой дифференциации) свойствами. При

Вклад видовых и популяционно-биоценотических переменных
в дисперсию доли расселяющихся особей в популяциях грызунов

Источник дисперсии доли мигрантов (V)	Доля объясняемой дисперсии (R ²)	Приращение R ² за счет вновь введенных переменных
Метод	0,225***	0,225***
Метод + обилие популяции	0,440***	0,215***
Метод + обилие популяции + тип популяции	0,710***	0,270***
Метод + популяция + размер видového ареала	0,755***	0,045**
Метод + популяция + размер видového ареала + число подвигов	0,764***	0,009*

Примечание. Выделены переменные, введенные на данном шаге.

* $\alpha \leq 0,05$; ** $\alpha \leq 0,01$; *** $\alpha \leq 0,001$.

этом вклад видовых характеристик в вариацию доли мигрантов на порядок ниже популяционно-биоценотических. Изоляция и специализация популяций сопровождаются снижением доли расселяющихся особей в населении, тогда как в пессимальной среде наблюдается возрастание подвижности населения. Размер ареала видов связан с интенсивностью расселения мелких млекопитающих положительно, тогда как степень их подвиговой дифференциации – отрицательно. Таким образом, процесс расселения в популяциях мелких млекопитающих характеризуется определенной экологической упорядоченностью и выполняет прежде всего колонизационную и репаративную функции, обеспечивая в значительной мере устойчивость существования данной группы организмов в широком спектре условий среды.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках проектов N97-04-48082; N98-15-96070.

За обсуждение результатов работы автор выражает благодарность акад. В.Н. Большакову, проф. С.А. Шиловой, проф. Л.Н. Добринскому, проф. Б.В. Тестову, д.б.н. Э.А. Гилевой, д.б.н. Н.А. Щипанову, проф. Г. Буяльской (Польша), проф. Л. Гриму (Польша), д.б.н. И.Я. Павлинову, к.б.н. А.П. Косинцеву, к.б.н. Ю.Л. Вигорову.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика. Т. 3. М.: Мир, 1988. 336 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 1. М.: Мир, 1989. 667 с.
- Воронов А.Г. Биогеография с основами экологии. М.: Изд-во МГУ, 1987. 263 с.
- Гиляров А.М. Популяционная экология. М.: Изд-во МГУ, 1990. 192 с.
- Громов И.М., Гуреев А.А., Новиков Г.А., Соколов И.И., Стрелков П.П., Чапский К.К. Млекопитающие фауны СССР. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 640 с.
- Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: Наука, 1995. 522 с.
- Демидов В.В. Подвижность и пространственная структура населения мышевидных грызунов (на примере подзоны смешанных лесов Камского Приуралья). Автореф. дис. ... канд. биол. наук (ИЭРЖ УрО РАН). Свердловск, 1991. 22 с.
- Дрейпер Н., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ. М.: Финансы и статистика, 1987. Т. 1. 367 с.; Т. 2. 352 с.

**Вклад видовых и популяционно-биоценотических переменных
в дисперсию доли расселяющихся особей в популяциях грызунов**

Источник дисперсии доли мигрантов (V)	Доля объясняемой дисперсии (R^2)	Приращение R^2 за счет вновь введенных переменных
Метод	0,225***	0,225***
Метод + обилие популяции	0,440***	0,215***
Метод + обилие популяции + тип популяции	0,710***	0,270***
Метод + популяция + размер видového ареала	0,755***	0,045**
Метод + популяция + размер видového ареала + число подвигов	0,764***	0,009*

Примечание. Выделены переменные, введенные на данном шаге.

* $\alpha \leq 0,05$; ** $\alpha \leq 0,01$; *** $\alpha \leq 0,001$.

этом вклад видовых характеристик в вариацию доли мигрантов на порядок ниже популяционно-биоценотических. Изоляция и специализация популяций сопровождаются снижением доли расселяющихся особей в населении, тогда как в пессимальной среде наблюдается возрастание подвижности населения. Размер ареала видов связан с интенсивностью расселения мелких млекопитающих положительно, тогда как степень их подвиговой дифференциации – отрицательно. Таким образом, процесс расселения в популяциях мелких млекопитающих характеризуется определенной экологической упорядоченностью и выполняет прежде всего колонизационную и репаративную функции, обеспечивая в значительной мере устойчивость существования данной группы организмов в широком спектре условий среды.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках проектов N97-04-48082; N98-15-96070.

За обсуждение результатов работы автор выражает благодарность акад. В.Н. Большакову, проф. С.А. Шиловой, проф. Л.Н. Добринскому, проф. Б.В. Тестову, д.б.н. Э.А. Гилевой, д.б.н. Н.А. Щипанову, проф. Г. Буяльской (Польша), проф. Л. Гриму (Польша), д.б.н. И.Я. Павлинову, к.б.н. А.П. Косинцеву, к.б.н. Ю.Л. Вигорову.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Айала Ф., Кайгер Дж.* Современная генетика. Т. 3. М.: Мир, 1988. 336 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 1. М.: Мир, 1989. 667 с.
- Воронов А.Г.* Биогеография с основами экологии. М.: Изд-во МГУ, 1987. 263 с.
- Гиляров А.М.* Популяционная экология. М.: Изд-во МГУ, 1990. 192 с.
- Громов И.М., Гуреев А.А., Новиков Г.А., Соколов И.И., Стрелков П.П., Чапский К.К.* Млекопитающие фауны СССР. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 640 с.
- Громов И.М., Ербаева М.А.* Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: Наука, 1995. 522 с.
- Демидов В.В.* Подвижность и пространственная структура населения мышевидных грызунов (на примере подзоны смешанных лесов Камского Приуралья). Автореф. дис. ... канд. биол. наук (ИЭРиЖ УрО РАН). Свердловск, 1991. 22 с.
- Дрейпер Н., Смит Г.* Прикладной регрессионный анализ. М.: Финансы и статистика, 1987. Т. 1. 367 с.; Т. 2. 352 с.

- Жигальский О.А., Белан О.Р. Исследования миграционной активности популяций полевков Ирмельского горного массива // Экология. 1995. № 1. С. 76–80.
- Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.
- Лукьянов О.А. Оценка демографических параметров популяций мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Экология. 1988. № 1. С. 47–55.
- Лукьянов О.А. Изучение плотности оседлых и потока мигрирующих особей в популяциях мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Экология. 1991. № 6. С. 36–47.
- Лукьянов О.А. Анализ процессов миграции в популяциях мелких млекопитающих // Экология. 1993. № 1. С. 47–62.
- Лукьянов О.А. Анализ зависимости подвижности – оседлости и численности мелких млекопитающих на примере флуктуирующей популяции рыжей полевки // Сиб. экол. журн. 1996. № 6. С. 597–606.
- Лукьянов О.А. Феноменология и анализ миграций в популяциях мелких млекопитающих: Автореф. дис. ... докт. биол. наук (ИЭРиЖ УрО РАН). Екатеринбург, 1997. 47 с.
- Лукьянов О.А., Лукьянова Л.Е. Миграционная активность рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Schreber 1780) в пессимальных и оптимальных местообитаниях // Экология. 1996. № 3. С. 206–208.
- Лукьянов О.А., Лукьянова Л.Е. Демография и морфофизиология мигрирующих и оседлых особей рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Schreber 1780) // Экология. 1997. № 2. С. 131–138.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Мальгин В.М. Систематика обыкновенных полевков. М.: Наука, 1983. 208 с.
- Марин Ю.Ф. Анализ длительности учета мышевидных грызунов на ловушко-линиях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 2. С. 43–48.
- Мухачева С.В., Лукьянов О.А. Миграционная подвижность населения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Schreber 1780) в градиенте техногенных факторов // Экология. 1997. № 2. С. 34–39.
- Наумов Н.П. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок // Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. Т. 9. М.: Медгиз, 1955. С. 179–202.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 742 с.
- Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.
- Поллард Дж. Справочник по вычислительным методам статистики. М.: Финансы и статистика, 1982. 344 с.
- Постников Г.Б. Улучшение методики учета численности гребенчиковой и полуденной песчанок в практике борьбы с ними // Грызуны и борьба с ними. Вып. 4. Саратов: Саратовское книжное изд-во, 1955. С. 225–241.
- Семенов-Тянь-Шанский О.И. Цикличность в популяциях лесных полевков // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 75. Вып. 2. С. 11–26.
- Соколов В.Е. Систематика млекопитающих. Отряды: зайцеобразных, грызунов. М.: Высш. шк., 1977. 495 с.
- Тупикова Н.В., Емельянова Л.Е. К методике учета леммингов на неогороженных площадках // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 1. С. 65–75.
- Уильямсон М. Анализ биологических популяций. М.: Мир, 1975. 272 с.
- Флинт В.Е., Чугунов Ю.Д., Смирин В.М. Млекопитающие СССР. М.: Мысль, 1970. 439 с.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
- Щипанов Н.А. Оценка плотности населения оседлых и величины потока нетерриториальных мелких млекопитающих при учетах с безвозвратным изъятием // Зоол. журн. 1990. Т. 69. Вып. 5. С. 113–123.
- Adamczyk K., Ryszkowski L. Estimation of the density of a rodent population using stained bait // Ecol. pol. Ser. A. 1968. V. 15. P. 737–746.
- Buchalczyk T., Pucek Z. Estimation of the numbers of *Microtus oeconomus* using the standart minimum method // Acta theriol. 1968. V. 13. № 29. P. 461–482.
- Bujalska G., Grum L. Dispersal behaviour in female bank voles, *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) // Pol. ecol. Stud. 1994. V. 20. № 3–4. P. 123–129.

- Chudoba S., Huminski S.* Estimating numbers of rodents and edge effect using a modified version of the standart minimum method // *Acta theriol.* 1980. V. 25. № 29. P. 365–376.
- Gaines M.S., McClenaghan L.R.* Dispersal in small mammals // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1980. № 11. P. 163–196.
- Gromadzki M., Trojan P.* Estimation of population density in *Microtus arvalis* (Pall.) by there different methods // *Ann. Zool. Fennici.* 1971. № 8. P. 54–59.
- Hall E.R.* The Mammals of North America. V. I, II. New York: John Wiley & Sons, 1981. 1181 p.
- Hansson L.* Home range, population structure and density estimates at removal catches with edge effect // *Acta theriol.* 1969. V. 14. P. 153–160.
- Johnson M.L., Gaines M.S.* Evolution of dispersal. Theoretical models and empirical tests using birds and mammals // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1990. V. 21. P. 449–480.
- Jones W.T., Waser P.M., Elliott L.F., Link N.E., Bush B.B.* Philopatry, dispersal, and habitat saturation in the bannertailed kangaroo rat, *Dipodomys spectabilis* // *Ecology.* 1988. V. 69. P. 1466–1473.
- Kaufman D.W., Gentry J.B., Kaufman G.A., Smith M.H., Wiener J.B.* Density estimation of small mammals: comparison of techniques utilizing removal trapping // *Acta theriol.* 1978. V. 23. № 7. P. 147–171.
- Klevezal G.A., Nina M.V.* Tetracycline labelling as a method of field studies of individual growth and population structure in rodents // *Lynx.* 1984. V. 22. P. 67–78.
- Krylov D.* Tendency to grouping in spatial distribution of small mammals in a forest habitat // *Ecol. pol.* 1975. V. 23. № 2. P. 335–345.
- Lidicker W.Z., Jr.* An overview of dispersal in non-volant small mammals // *Marine Sci.* 1985. V. 27. P. 369–385.
- Mazurkiewicz M., Rajska E.* Dispersion of young bank voles from their place of birth // *Acta theriol.* 1975. V. 20. P. 71–81.
- Myllymaki A.* Trapping experiments on the water vole, *Arvicola terrestris* (L.), with the aid of the isotope techniqe // *Energy flow Through Small Mammal Populations.* Warszawa: Polish Scientific Publ., 1969/1970. P. 39–55.
- Myllymaki A.* Experience from an unsuccessful removal of a semi-isolated population of *Arvicola terrestris* // *Symposium theriologicum.* Praha, 1974. P. 377–387.
- Myllymaki A., Paasikallio A., Hakkinen U.* Analysis of 'standart trapping' of *Microtus agrestis* (L.) with triple isotope marking outside the quadrat // *Ann. Zool. Fennici.* 1971. № 8. P. 22–34.
- Pelikan J.* Quadrat size and density estimates of small mammals // *Zool. Listy.* 1971. V. 20. P. 139–152.
- Pokki J.* Distribution, demography and dispersal of the field vole, *Microtus agrestis* (L.), in the Tvarminne archipelago, Finland // *Acta Zool. Fennica.* 1981. № 164. P. 1–48.
- Puzek Z., Olszewski J.* Results of extended removal catches of rodents // *Ann. Zool. Fennici.* 1971. № 8. P. 37–44.
- Ryszkowski L.* Operation of the standart-minimum method // *Energy Flow Through Small Mammal Populations.* Warszawa: Polish scientific Publ., 1969/1970. P. 13–24.
- Sandell M., Agrell J., Erlinge S., Nelson J.* Natal dispersal in relation to population density and sex ratio in the field vole, *Microtus agrestis* // *Oecologia.* 1990. V. 83. P. 145–149.
- Stenseth N.C.* Causes and consequences of dispersal in small mammals // *The Ecology of Animal Movement.* Oxford: Clarendon Press, 1983. P. 63–101.
- Tanaka R.* A field study of the effect of prebaiting on censusi + ng by the capture-recapture method in a vole population // *Res. Popul. Ecol.* 1970. V. 12. P. 111–125.
- Tanaka R., Kanamory M.* New regression formula to estimate the whole population for recapture-addicted small mammals // *Res. Popul. Ecol.* 1967. V. 9. P. 83–94.
- Wolff J.O., Lundy K.I., Baccus R.* Dispersal, inbreeding avoidance and reproductive success in white-footed mice // *Anim. Behaviour.* 1988. V. 36. P. 456–465.

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

Поступила в редакцию
9.IX.1997

**ECOLOGICAL CONNECTIONS OF DISPERSAL IN POPULATIONS
OF SMALL MAMMALS**

*Institute of Ecology of Plants and Animals, Ural Branch of Russian Academy
of Sciences, 8 marta ul. 202, Ekaterinburg 620144, Russia*

The dispersal of 27 holarctic species of rodents was quantitatively described on the base of long-term catch method. The relative proportion of non-territorial individuals is an important parameter that reflects the intensity of dispersal. This parameter is statistically related to population (abundance and population type) and species characters (the size of species range and the level of intraspecific differentiation). The contribution of species characters to the variance of migrant portion is lower than contribution of population ones. Isolation and population specialisation are accompanied by the decrease in the portion of disperser, while in pessimal environment the increase in population fluidity is observed. Intensity of dispersal is positively correlated with the size of species range and negatively – with the level of intraspecific differentiation. Thus the dispersal in populations of small mammals serves for colonisation and reparation, providing the stable existence of given group in variable environment.