

УДК 591.5+599.32+59.08

## ДЕТЕРМИНАНТЫ ЛОКАЛЬНОГО ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ОСТРОВНОЙ ПОПУЛЯЦИИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ

© 1995 г. Г. Буяльская\*, О. А. Лукьянов\*\*, Д. Мешковска\*

Институт экологии ПАН \*

Институт экологии растений и животных УрО РАН \*\*

Поступила в редакцию 11.11.93 г.

Исследовали влияние средовых и популяционных факторов ближайшего окружения на локальное пространственное распределение островной популяции рыжей полевки на северо-востоке Польши (остров "Дикой Яблони", Мазурские озера) в период с 1987 по 1989 г. Проанализировано 2063 случая поимок и 1065 случаев распределения рыжей полевки по участкам размером 15 × 15 м, со станцией отлова в центре. Факторы микросреды и численность животных соседних участков детерминировали от 13 до 46% пространственной вариации локальной численности рыжей полевки. Большая часть из проанализированных средовых переменных была положительно связана с локальной численностью рыжей полевки, в то время как численность особей-соседей была связана с ней отрицательно. Выявлена селекция микросреды обитания рыжей полевки в зависимости от фазы динамики численности.

### 1. ВВЕДЕНИЕ

Жизнедеятельность особей большинства видов мелких млекопитающих в конкретные периоды их жизненного цикла протекает на территориях, не сравнимых по размерам с территорией всей популяции. Вследствие этого функционирование популяций мелких млекопитающих, по-видимому, основывается на локальном принципе, т.е. как воздействие особи на популяцию, так и популяции на особь имеет только локальный эффект (Bujalska, Grüm, 1989). Исходя из этого можно предположить, что пространственное распределение мелких млекопитающих может быть в значительной степени детерминировано средовыми и популяционными факторами локального проявления.

Исследование этой проблемы в настоящее время интенсивно расширяется, при этом факторам социальной и средовой природы уделяется разное внимание. Г. Буяльская (Bujalska, 1988), например, считает, что уровень численности исследованной островной популяции *Clethrionomys glareolus* определяется прежде всего ближайшим социальным окружением, в то время как среда может модифицировать эти социальные проявления через факторы, определяющие размер участка обитания, пятнистость среды и т.д. Ван Хорн (Van Horne, 1982) также указывает на ведущую роль внутривидовых социальных отношений в селекции микросреды особями разных возрастных групп *Peromyscus maniculatus*. В других исследованиях прежде всего акцентируется внимание на условиях микросреды и межвидовых конкурентных

отношениях (Drickamer, 1990; Dueser, Shugart, 1978; Dueser, Hallett, 1980; Holbrook, 1979; Price, 1978; Rogovin et al., 1991; Wywiałowski, Smith, 1988).

Целью данной работы было исследовать влияние средовых и популяционных факторов ближайшего локального окружения на пространственное локальное распределение численности (в смысле "micro-distribution") островной популяции рыжей полевки *Clethrionomys glareolus*, и изучить их проявление в зависимости от фазы динамики численности<sup>1</sup>.

### 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проводилось на островной популяции рыжей полевки в северо-восточной Польше (остров "Дикой Яблони", Мазурские озера). Площадь острова равна приблизительно 4 га, остров покрыт смешанным лесом с ассоциациями *Salici-Franguletum*, *Circaeo-Alnetum* и *Tilio-Carpinetum* (Traczyk, 1971). Использован материал по отлову и мечению полевок, полученный в период с 1987 по 1989 г.

Каждый год с середины апреля до конца октября, т.е. с начала до конца сезона размножения

<sup>1</sup> Работа подготовлена в рамках научной программы Института экологии ПАН "Популяции животных: модели организации и динамики" и при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (94-04-12862, 93-04-6944, 93-04-6720, 93-04-7888). Авторы выражают глубокую признательность доктору Л. Гриму, доктору биол. наук О.А. Жигальскому, К. Банаху, Х. Плевке и Я. Повельскому за обсуждение результатов работы и помощь при проведении полевых исследований.

рыжей полевки, проводилось по пять серий отлова продолжительностью 7 дней с регулярными 6-недельными интервалами. Сеть живоловок, по три на каждую из 159 станций отлова, размещенных с 15-метровым интервалом друг от друга, покрывала весь остров. Живоловки инспектировались в 7 и 19 часов. В качестве приманки и корма для грызунов в ловушках использовался овес.

Полевок индивидуально метили путем ампутации пальцев, взвешивали, определяли пол и репродуктивное состояние, регистрировали время их поимки и номер станции отлова. Для анализа численности популяции использовали метод "календаря поимок" (Petruzewicz, Andrzejewski, 1962).

Для целей исследования, в соответствии с основными растительными ассоциациями, стратификационно-случайным способом была отобрана 71 станция отлова. Для каждой выбранной станции в каждой серии оценивали локальное число особей ( $NL$ ) когда-либо посетивших станцию в течение 7 суток. Численность особей-соседей ( $NN$ ), отлавливаемых на соседних станциях, оценивали аналогично, но с последующим осреднением и исключением животных, отловленных на основных станциях. Выбор последнего параметра в качестве популяционного основывался на предварительных исследованиях данной популяции рыжей полевки, в результате которых установлена значительная зависимость социального статуса и репродуктивного состояния особей от их ближайшего популяционного окружения (Bujalska, 1988; Bujalska, Grün, 1989). В качестве меры заселенности территории ( $M$ ) особями использовали процент от общего числа станций, на которых были отловлены животные. Всего проанализировано 2063 случая поимок и 1065 случаев распределения рыжей полевки по микроучасткам.

### 2.1. Описание микросреды обитания рыжей полевки

Описание микросреды включало 20 показателей кустарникового и древесного ярусов, подроста, мохового покрова, пней, лежащих стволов, веточного опада, субстрата, местоположения станции относительно береговой полосы и убежищ и проводилось в конце октября 1991 г. на 71 пробной площадке размером  $7 \times 7$  м со станцией отлова в центре. Как известно из предшествующих исследований (Miller, Getz, 1977; Vickery et al., 1989), данные характеристики микросреды подвержены незначительным межгодовым и межсезонным флуктуациям и отражают ее статические свойства.

Травянистый покров оценивали по трем показателям, характеризующим фитомассу и видовое разнообразие травянистых растений, являющихся основой кормовой базы данного вида (Obtel,

Holisova, 1974; Gebczynska, 1983). Известно, что параметры травянистого покрова отличаются значительной межсезонной и межгодовой изменчивостью (Miller, Getz, 1977) и отражают динамические свойства микросреды. Отбор проб проводили вблизи каждой из выбранных станций на площадках размером  $0.1 \text{ м}^2$  (одна площадка на одну станцию) в каждой серии отлова. Надземные части растений срезали, высушивали, определяли до вида и взвешивали (Bujalska, Mieszkowska, 1984).

Таким образом, на первом этапе описание микросреды обитания рыжей полевки осуществлялось в непосредственном окружении каждой из 71 станций отлова по 23 статическим и динамическим показателям, достаточно детально характеризующим местообитание данной популяции.

### 2.2. Статистический анализ

Исследование влияния средовых переменных и численности особей-соседей на локальную численность ( $NL$ ) рыжей полевки проводили с использованием линейного множественного регрессионного анализа со стандартизованными частными коэффициентами регрессии (Sokal, Rohlf, 1981). Необходимость стандартизации была вызвана разноразмерностью переменных. Стандартизованные частные коэффициенты регрессии показывают в данном случае, на сколько стандартных отклонений изменяется локальная численность при изменении средовых переменных и/или численности особей-соседей на одно стандартное отклонение.

Оценку относительного вклада средовых и популяционных переменных в дисперсию локальной численности рыжей полевки производили на основе множественного коэффициента детерминации  $R^2$  (Sokal, Rohlf, 1981),

Относительный вклад (в %) каждой из средовых переменных и/или численности особей-соседей в факториальную изменчивость локальной численности ( $NT$ ) оценивали по следующему выражению:

$$P_j = \frac{|B_j r_j|}{\sum_{j=1}^k |B_j r_j|} \times 100\%, \quad (1)$$

где  $B_j$  – значение стандартизованного частного коэффициента регрессии локальной численности на детерминирующую переменную  $j$ ;  $r_j$  – коэффициент парной корреляции между локальной численностью и детерминирующей переменной  $j$ ;  $k$  – общее число детерминирующих переменных.

Для оценивания связи статистик отклика рыжей полевки и фазы динамики численности был использован точно-бисериальный коэффициент

корреляции  $r_{pb}$ . Выбор этой меры связи продиктован тем, что используемые нами статистики этклика (коэффициенты регрессии и детерминанты) измеряются в шкале интервалов, а переменные фазы динамики численности – в дихотомической шкале наименований (1 – наличие признака, 0 – его отсутствие).

Следует отметить, что подходы, основанные на множественном регрессионном анализе, были ранее эффективно применены для решения сходных задач популяционной динамики мелких млекопитающих (Жигальский, Бернштейн, 1990; Crowell, Pimm, 1976; Dueser, Hallett, 1980).

### 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

#### 3.1. Отбор информативных характеристик микросреды

Исходя из статических и логических соображений было произведено исключение высоко- и среднекоррелирующих переменных среды в целях уменьшения их мультиколлинеарности. В случае, если коэффициент корреляции между двумя переменными превышал по абсолютному значению 0.45, то один из признаков, как правило, исключался. В итоге было отобрано десять наиболее информативных характеристик микросреды обитания рыжей полевки (табл. 1). Из них, вероятно, только признаки, связанные с пнями, сухими стволами и веточным опадом (*SC*, *LC*, *BC*), в “чистом” виде отражают защитные условия среды. Показатели, связанные с травянистыми растениями и кустарниками (*HB*, *CS*), по-видимому, характеризуют кормо-защитные условия, но с акцентом на кормовой аспект. Переменные древесного яруса, подроста и мохового покрова (*TC*, *AU*, *MC*) определяют кормо-защитные условия, но с акцентом на защитный аспект. Показатели, связанные с местоположением станции отлова на острове и ее удаленностью относительно убежищ (*DB*, *DS*), в большей степени отражают, наряду с защитными условиями среды, мезо- и микроклиматические условия, а также неоднородность размещения этих станций относительно убежищ.

#### 3.2. Характеристика динамики популяции рыжей полевки

Динамика локальной численности населения рыжей полевки и заселенности ею территории в течение 15 серий обследования в период с 1987 по 1989 г. представлена на рис. 1. Минимальный среднесезонный уровень относительной численности и заселенности территории наблюдался в 1987 г. – соответственно  $\bar{X}_{NL} = 0.637$  ос./лов. и  $\bar{M} = 31.8\%$ . В 1988 г. эти показатели возросли и составили соответственно  $\bar{X}_{NL} = 2.327$  ос./лов. и

Таблица 1. Характеристики, используемые для описания микросреды обитания *S. glareolus*, в пробных квадратах размером  $7 \times 7$  м

Условное обозначение	Переменная	Описание
CS	Покрытие кустарником	Проективное покрытие кустарником, м <sup>2</sup>
AU	Численность подроста	Общая численность подроста древесных пород, экз.
TC	Покрытие деревьями	Условное проективное покрытие основаниями стволов деревьев, м <sup>2</sup> Диаметр деревьев измерялся на уровне груди
SC	Покрытие пнями	Проективное покрытие основаниями пней и сухих стволов, м <sup>2</sup>
LC	Покрытие лежащими стволами	Проективное покрытие лежащими стволами, м <sup>2</sup>
BC	Покрытие веточным опадом	Проективное покрытие веточным опадом, м <sup>2</sup>
MC	Покрытие мхом	Проективное покрытие моховым покровом, м <sup>2</sup>
DB	Расстояние станции до берега	Минимальное расстояние от центра пробного квадрата до береговой полосы, м
DS	Расстояние станции до укрытия	Минимальное расстояние станции отлова до укрытия в пробном квадрате, м
HB	Фитомасса травянистых растений	Фитомасса травянистых растений и кустарничков (г сухого веса/0.1 м <sup>2</sup> )

$\bar{M} = 70.1\%$ . Максимального уровня среднесезонной численности и заселенности территории рыжая полевка достигла в 1989 г.:  $\bar{X}_{NL} = 2.85$  ос./лов. и  $\bar{M} = 83.7\%$ . Эти данные, а также имеющаяся в наличии информация по динамике численности рыжей полевки как за предыдущие, так и за последующие годы позволили отнести состояние популяции рыжей полевки в 1987 г. к фазе депрессии (min), в 1988 г. – к фазе подъема численности (med) и в 1989 г. – к фазе пика (max).

Сезонная динамика численности рыжей полевки характеризовалась следующими особенностями: минимальный уровень численности и заселенности территории в весенний период ( $X_{NL} = 0.17 - 1.61$  ос./лов.,  $M = 7 - 59\%$ ), рост этих

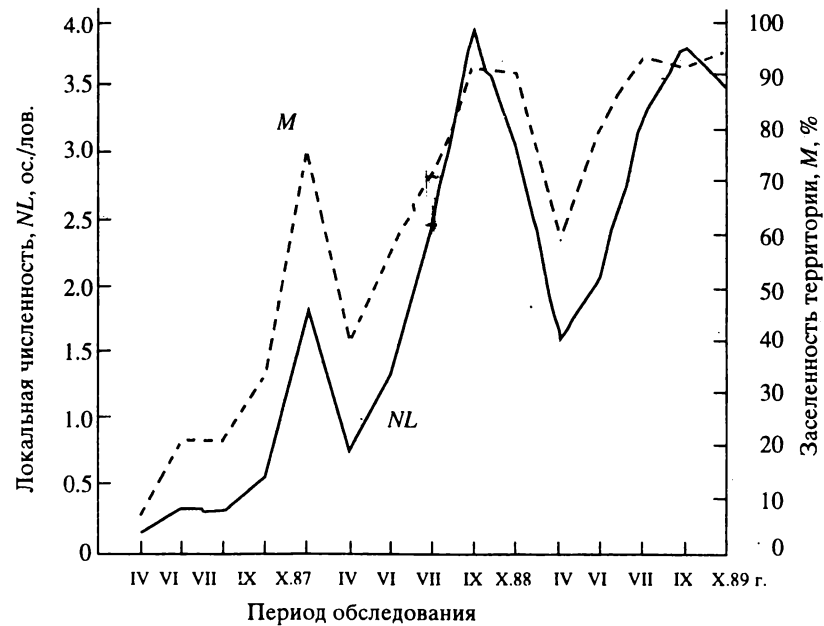


Рис. 1. Динамика локальной численности ( $N_L$ ) и заселенности территории ( $M$ ) рыжей полевкой в течение 15 серий обследования в период с 1987 по 1989 г.

показателей летом ( $X_{NL} = 0.31 - 3.28$  ос./лов.,  $M = 21 - 93\%$ ) и максимальный уровень, в зависимости от фазы динамики численности, в октябре (фаза минимума) –  $X_{NL} = 1.82$  ос./лов.,  $M = 76\%$  или сентябре (фазы подъема и пика) –  $X_{NL} = 3.8 - 3.93$  ос./лов.,  $M = 92\%$ .

Таблица 2. Характеристика микросреды обитания *C. glareolus* по девяти статическим признакам ( $\bar{X}$  – среднее,  $s$  – стандартное отклонение,  $C_v$  – коэффициент вариации, %) в пробном квадрате  $7 \times 7$  м в период с 1987 по 1989 г.

Признаки	Статистики*		
	$\bar{X}$	$s$	$C_v$
CS	0.81	1.79	221
AU	13.70	14.80	108
TS	0.33	0.18	55
SC	0.08	0.17	213
LC	1.26	2.30	183
BC	1.06	1.38	130
MC	3.17	8.28	261
DB	28.10	20.00	71
DS	1.05	0.80	76

\* Статистики рассчитаны и экстраполированы на основе 71 пробных площадок, обследованных в октябре 1991 г.

### 3.3. Характеристика микросреды обитания рыжей полевки

Характеристики микросреды обитания *C. glareolus*, включающие показатели древесного, кустарникового ярусов, мохового покрова, захлапленности среды и местоположения станции, приведены в табл. 2. Исходя из свойства статичности представленных характеристик, их значения экстраполируются для оценки среды обитания на все серии обследований, проведенные в период с 1987 по 1989 г. Наиболее вариабельными в пространственном отношении являлись следующие средовые характеристики микроучастков: *MC* – покрытие моховым покровом, *CS* – покрытие кустарником, *SC* – покрытие основаниями пней и *LC* – покрытие лежащими стволами. Наименьшая изменчивость была свойственна переменной *TC* (покрытие микроучастка деревьями) и переменным *DB* и *DS* (удаленность станции отлова соответственно от береговой полосы и относительно убежищ). Оставшиеся статические характеристики микросреды: *AU* – численность подроста, *BC* – покрытие веточным опадом, занимали на шкале вариации промежуточное положение.

Среднесезонные запасы фитомассы травянистых растений и кустарничков практически не варьировали по годам, составляя в среднем  $3.8$  г/0.1 м<sup>2</sup> (табл. 3). В то же время наблюдалась естественная сезонная цикличность запасов фитомассы: весной запасы фитомассы были незначительны ( $0.9 - 3.3$  г/0.1 м<sup>2</sup>), максимальных величин они достигали летом ( $5.2 - 5.5$  г/0.1 м<sup>2</sup>) и снижались осенью, достигая минимальных значений

**Таблица 3.** Характеристика фитомассы ( $\bar{X}$  – средняя, г сухого веса/0.1 м<sup>2</sup>;  $s$  – стандартное отклонение; lim – лимиты) травянистых растений и кустарничков за 15 периодов обследования в течение 1987 - 1989 гг.

Год	Статистики*	Период обследования				
		апрель	июнь	июль	сентябрь	октябрь
1987	$\bar{X}$ , г/0.1 м <sup>2</sup>	0.9	5.3	5.3	5.4	4.4
	$s$	0.6	3.7	4.1	5.4	4.3
	lim	0 - 2.4	0.2 - 19.7	0.7 - 19.9	0.6 - 34.0	0 - 23.5
1988	$\bar{X}$ , г/0.1 м <sup>2</sup>	1.9	5.2	4.7	3.7	1.8
	$s$	1.2	2.9	3.4	3.9	1.6
	lim	0.1 - 4.5	0.5 - 13.4	0.3 - 15.6	0.2 - 25.2	0.1 - 7.8
1989	$\bar{X}$ , г/0.1 м <sup>2</sup>	3.3	5.5	4.7	3.6	1.3
	$s$	2.1	4.3	4.9	2.8	1.2
	lim	0.1 - 7.4	0.4 - 22.8	0.3 - 36.8	0.1 - 11.4	0.1 - 8.4

\* Статистики оценены по 71 повторности.

**Таблица 4.** Уровни значимости отличия от нуля коэффициентов регрессии ( $b_{CS} - b_{NN}$ ) локальной численности *C. glareolus* на средовые ( $CS - HB$ ) и популяционный ( $NN$ ) факторы и коэффициентов детерминации ( $R^2$ ) дисперсии локальной численности всеми анализируемыми факторами

Сезон	Статистики отклика											
	$b_{CS}$	$b_{AU}$	$b_{TC}$	$b_{SC}$	$b_{LC}$	$b_{BC}$	$b_{MC}$	$b_{DB}$	$b_{DS}$	$b_{HB}$	$b_{NN}$	$R^2$
1987 г.												
IV	ns	ns	ns	ns	***	***	*	**	ns	ns	ns	***
VI	ns	ns	ns	ns	*	**	**	ns	ns	ns	ns	**
VII	ns	ns	ns	ns	ns	**	***	***	ns	ns	ns	***
IX	ns	ns	ns	ns	ns	**	ns	**	ns	ns	ns	**
X	***	***	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	***	***
1988 г.												
IV	ns	***	ns	ns	**	*	**	ns	ns	ns	ns	***
VI	ns	ns	ns	**	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns
VII	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	**	ns	ns	ns	**
IX	ns	*	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	***	**
X	ns	*	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	***	ns	**
1989 г.												
IV	ns	***	ns	ns	ns	ns	ns	ns	**	*	ns	***
VI	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
VII	ns	ns	**	ns	ns	ns	**	ns	ns	ns	***	**
IX	ns	ns	ns	ns	ns	ns	**	ns	ns	ns	***	**
X	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Примечание: уровни значимости отличия статистик отклика от нуля: ns -  $p > 0.1$ ; \* -  $p \leq 0.1$ ; \*\* -  $p \leq 0.05$ ; \*\*\* -  $p \leq 0.01$ .

в октябре (1.3 - 4.4 г/0.1 м<sup>2</sup>). В пространственном отношении, судя по лимитам вариации, для запасов фитомассы была характерна значительная изменчивость.

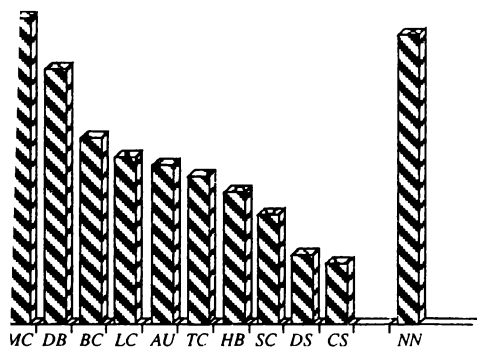
### 3.4. Анализ зависимости численности рыжей полевки от средовых и популяционного факторов

Методом множественной регрессии мы проанализировали влияние на локальную численность животных средовых факторов и численности особей-соседей. Результаты этого анализа (табл. 4) свидетельствуют о том, что все одиннадцать выбранных нами переменных оказывали когда-либо влияние на локальную численность рыжей полевки. Наибольший вклад (9.9 - 16.1%) в объясняемую вариацию локальной численности внесли (рис. 2) переменные, связанные с моховым покровом (MC), местоположением участка относительно берега (DB) и веточным опадом (BC). Сравнимый с ними вклад (15.4%) внесла популяционная переменная (NN). Переменные среды, характеризующие покрытие лежащими стволами (LC), численность подроста (AU), покрытие основания деревьев (TC) и пней (SC), фитомассу травянистых растений (HB), занимали на шкале влияния промежуточное положение – их вклад составил от 5.9 до 8.9%. Влияние переменных местоположения станции отлова в пробном квадрате относительно убежищ (DS) и покрытие кустарниками (CS) на численность животных микроучастка было минимальным и составляло от 3.2 до 3.8%.

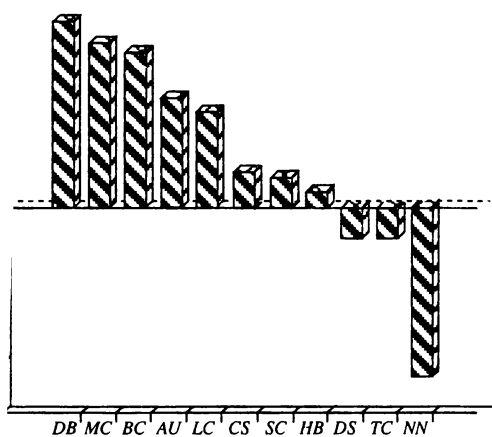
Судя по усредненным значениям коэффициентов регрессии (рис. 3), восемь из десяти средовых признаков ближайшего окружения оказывали положительное влияние на локальную численность рыжей полевки: покрытие мхом (MC), расстояние станции до берега (DB), захламленность микросреды веточным опадом (BC) и лежащими стволами (LC), численность подроста (AU), фитомасса травянистых растений (HB), покрытие кустарником (CS). Достоверность этой тенденции в одних случаях доказана по критерию знаков для 15 серий наблюдений при уровне значимости  $p \leq 0.05$ , в других – положительными значениями всех достоверно отличающихся от нуля коэффициентов регрессии.

Реакция рыжей полевки на облесенность ближайшего окружения (признак TC) была неоднозначной. В период обследования наблюдалась как положительная (июль 1989 г.) ( $p \leq 0.05$ ), так и отрицательная (сентябрь 1988 г.) ( $p \leq 0.05$ ) зависимость локальной численности рыжей полевки от облесенности участка облова.

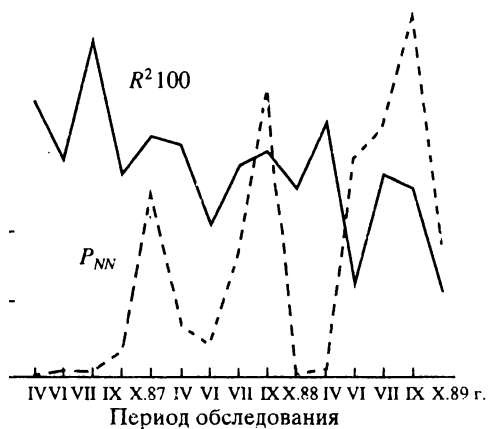
Локальная численность полевок была в целом отрицательно связана (см. рис. 3) с расстоянием



госительный вклад ( $P$ , %) средовых (MC - CS) ионной (NN) переменных в объясняемую локальной численности.



Усредненные значения коэффициентов регрессии ( $\bar{b}_{DB} - \bar{b}_{NN}$ ) на средовых (DB - TC) и популяционный (NN) факторы.



Доля объясняемой дисперсии ( $R^2$ ) локальной численности всеми анализируемыми факторами и относительный вклад численности особей-соседей ( $P_{NN}$ ) в факториальную вариацию локальной численности.

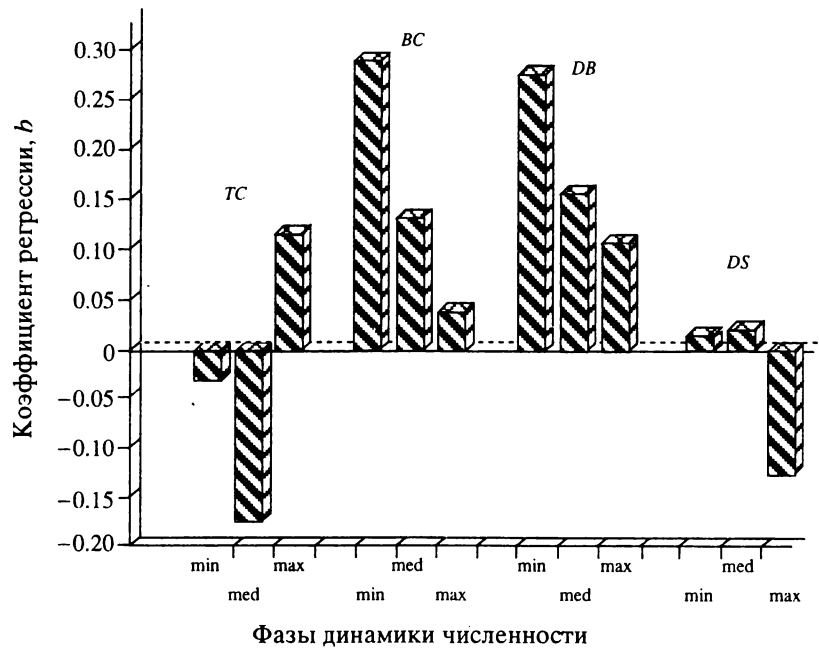


Рис. 5. Отклик локальной численности рыжей полевки на средовые факторы на разных фазах динамики численности.

станции отлова до ближайшего укрытия (признак *DS*). Данная тенденция наблюдалась в 10 из 15 случаев; в единственном случае, когда коэффициент регрессии достоверно отличался от нуля ( $p \leq 0.05$ ), он был также отрицателен.

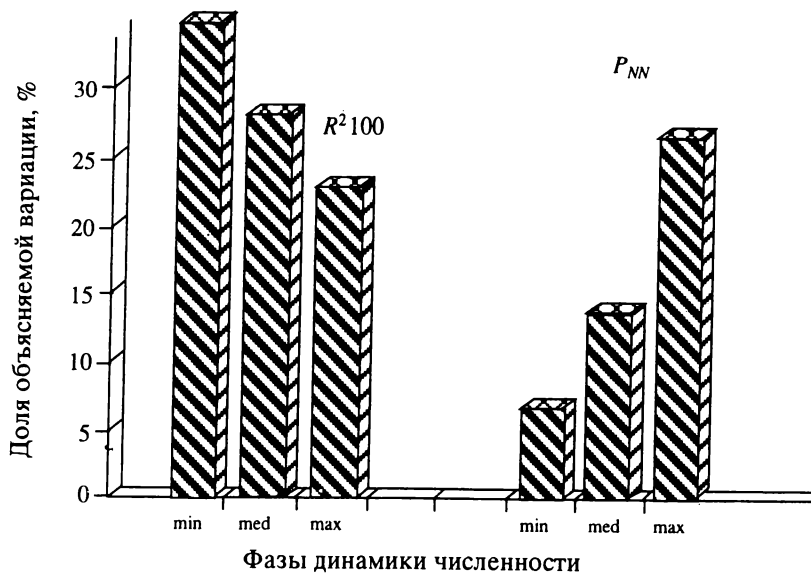
В отличие от средовых факторов средняя численность особей-соседей (*NN*) была отрицательно связана с локальной численностью рыжей полевки ( $p \leq 0.01$  по критерию знаков).

Воздействие анализируемых средовых и популяционных переменных на локальное пространственное распределение рыжей полевки в конкретные периоды времени ограничивалось, как правило, 2 - 4 факторами (см. табл. 4). Запасы фитомассы травянистых растений (переменная *NB*) оказывали положительное влияние на локальное распределение численности рыжей полевки по микроучасткам только осенью 1988 г. и весной 1989 г. Значимое влияние соседних особей (переменная *NN*) проявлялось, как правило, в конце лета и осенью, когда популяция достигала своего сезонного максимума численности.

Относительная детерминированность дисперсии ( $R^2$ ) локальной численности рыжей полевки средовыми и популяционными факторами колебалась в течение периода исследования от 12.5 до 45.7% (рис. 4). В то же время относительный вклад ( $P_{NN}$ ) популяционного фактора в объясняемую вариацию локальной численности изменялся от 0.1 до 49.6%. Оставшаяся часть факториальной изменчивости была связана с переменными среды.

### 3.5. Анализ отклика локальной численности рыжей полевки на разных фазах динамики численности

Анализ коэффициентов регрессии локальной численности рыжей полевки в зависимости от фаз популяционной динамики показал (рис. 5), что для фазы подъема характерен отрицательный отклик локальной численности рыжей полевки ( $r_{pb} = 0.66$ ,  $p \leq 0.01$ ) на облесенность (*TC*) микроучастка, в то время как для фазы пика – положительный ( $r_{pb} = 0.66$ ,  $p \leq 0.01$ ). Реакция особей на этот фактор на фазе минимума численности, по-видимому, была нейтральной. На захлапленность микросреды веточным опадом (*BC*) рыжая полевка реагировала по-другому: на фазе минимума отклик локальной численности на этот фактор был положительным и наибольшим по величине ( $r_{pb} = 0.78$ ;  $p \leq 0.01$ ), на фазе подъема он значительно снижался и достигал наименьшего значения на фазе максимума ( $r_{pb} = -0.65$ ,  $p \leq 0.01$ ). Локальная численность рыжей полевки возрастала по мере удаленности станций от береговой полосы (фактор *DB*) на всех фазах динамики. При этом наибольший отклик был характерен для фазы минимума ( $r_{pb} = 0.61$ ;  $p \leq 0.05$ ), при пике численности он принимал наименьшее значение ( $r_{pb} = -0.47$ ;  $p \leq 0.1$ ), а на подъеме – промежуточное. На фазе пика локальная численность снижалась по мере удаления станции отлова от ближайшего укрытия (фактор *DS*) ( $r_{pb} = -0.77$ ;  $p \leq 0.001$ ), для других фаз такой зависимости не наблюдалось.



**Рис. 6.** Доля объясняемой дисперсии ( $R^2$ ) локальной численности всеми анализируемыми факторами и относительный вклад численности особей-соседей ( $P_{NN}$ , %) в факториальную вариацию локальной численности на разных фазах ее динамики.

Доля объясняемой факториальной дисперсии локальной численности ( $R^2$ ) зависела от фазы популяционной динамики (рис. 6). Она была наибольшей на фазе минимума численности ( $\bar{R}_{\min}^2 = 0.35$ ;  $r_{ph} = 0.53$ ,  $p \leq 0.05$ ), на фазе подъема она снижалась ( $\bar{R}_{\text{med}}^2 = 0.28$ ) и на фазе максимума принимала наименьшее значение ( $\bar{R}_{\max}^2 = 0.23$ ;  $r_{ph} = -0.49$ ,  $p \leq 0.1$ ). В то же время относительный вклад численности особей-соседей ( $P_{NN}$ ) в объясняемую вариацию локальной численности рыжей полевки был наименьшим ( $\bar{P}_{\min} = 6\%$ ;  $r_{ph} = -0.41$ ,  $p \leq 0.1$ ) на фазе депрессии, возрастал на фазе подъема ( $\bar{P}_{\text{med}} = 13.6\%$ ) и принимал наибольшее значение на фазе максимума ( $\bar{P}_{\max} = 26.5\%$ ;  $r_{ph} = 0.49$ ,  $p \leq 0.1$ ).

#### 4. ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование факторов, формирующих пространственную структуру популяций мелких млекопитающих, является одной из актуальных проблем современной популяционной экологии животных и имеет большое значение для дальнейшего развития теории популяционной динамики, факториальной и эволюционной экологии и теории экологических ниш. В последнее время наблюдается переход от исследований, связанных с изучением влияния на популяцию факторов мезомасштабного уровня, проявляющихся, например, на уровне разных типов местообитаний (Kirkland, Griffin, 1974; Mazurkiewicz, Rajska-Jurgiel, 1978; Mazurkiewicz, 1984, 1986, 1991; M'Closkey, Lajoie, 1975; Miller, Getz, 1977; Vickery,

1981), к исследованию факторов локального проявления, воздействие которых ограничено в территориальном отношении ближайшим окружением (Пузаченко и др., 1990; Adler, 1987; Dueser, Shugart, 1978; Dueser, Hallett, 1980; Wywialowski, Smith, 1988; Holbrook, 1979; Price, 1978; Drickamer, 1990; Rogovin et al., 1991; Crowell, Pimm, 1976; Vickery et al., 1989; Van Home, 1982). Целесообразность последнего подхода подчеркивается тем, что реальная жизнь особей большинства видов мелких млекопитающих в конкретные периоды их жизненного цикла протекает на локальных территориях, не сравнимых по размерам с территорией всей популяции. Следовательно, взаимодействия между особями и средой ограничены, как правило, только ближайшим окружением. Поэтому можно ожидать, что именно факторы ближайшего, локального проявления могут оказывать в первую очередь существенное влияние на пространственную структуру популяции.

Важность микроэкологического подхода, основанного на локальных взаимодействиях между особями и средой, для теории популяционной динамики продемонстрирована Г. Буйальской и Л. Гримом (Bujalska, Grüm, 1989), предложившими "пространственно-зависимую" модель популяционной динамики рыжей полевки, достаточно хорошо описывающую реальные популяционные процессы. Мы попытались выявить влияние некоторых средовых и популяционных факторов локального ближайшего окружения на пространственное распределение островной популяции рыжей полевки, а также их проявление в зависимости от фаз динамики численности.



Анализ распределения локальной численности рыжей полевки на микроучастках, по размеру сравнимых с территорией суточной активности особей, свидетельствует о значительной детерминации локальной численности животных средовыми и популяционным (численность особей-соседей) факторами. Вариация факторов микросреды и популяционного окружения детерминировала от 13 до 46% дисперсии локальной численности рыжей полевки.

Факторы микросреды отличались по вкладам в объясняемую вариацию локальной численности. Наибольший вклад (10 - 16%) в факториальную изменчивость внесли переменные, связанные с моховым покровом, веточным опадом и местоположением участка относительно берега. Переменные среды, характеризующие покрытие участка лежащими стволами, основаниями деревьев и пней, а также фитомассу травянистых растений и численность подроста, занимали на шкале влияний промежуточное значение (6 - 9%). Вклад переменных местоположения станции отлова относительно убежищ и покрытия территории кустарником был минимальным и составлял не более 3 - 4%.

Следует отметить, что полученные ранее (Bujalska, 1985) факты указывали на лимитирование размера исследуемой популяции рыжей полевки погодно-кормовыми условиями весеннего периода, когда при задержке развития травяного покрова имел место дефицит кормовых ресурсов. Наше исследование в целом это подтверждает, но также не исключает возможности кормового лимитирования популяции и в осенний период. Следует также подчеркнуть, что хотя связь между локальной численностью полевок и запасами фитомассы травянистого яруса положительная, но она отнюдь не функциональная. Это еще раз подчеркивает, что, кроме кормовых ресурсов, пространственное распределение особей данной популяции определяет широкий спектр других средовых и популяционных факторов.

Популяционная переменная, представленная в данном случае численностью особей-соседей, в значительной мере (в среднем на 15%) детерминировала факториальную вариацию локальной численности рыжей полевки. Ее вклад был сравним с вкладом наиболее значимых средовых факторов.

Большая часть средовых переменных была положительно связана с локальной численностью рыжей полевки. Исключение составила переменная, характеризующая облесенность микроучастка: реакция численности рыжей полевки на нее не была однозначной. С расстоянием станции отлова до ближайшего укрытия локальная численность рыжей полевки была связана отрицательной зависимостью, но это не противоречит

предшествующему утверждению, если учесть обратную связь этой переменной с защитностью микросреды.

В отличие от средовых переменных численность особей-соседей оказывала отрицательное влияние на локальную численность рыжей полевки. С одной стороны, это подчеркивает важность социальных отношений между соседними особями в популяции в определении характера пространственного распределения, а с другой – не исключает факта внутривидовой конкуренции между особями за ресурсы микроместообитаний, о чем свидетельствуют отрицательные значения частных коэффициентов регрессии локальной численности на численность особей-соседей.

Таким образом, полученные факты свидетельствуют о существенной роли как средовых, так и популяционных факторов в определении вариации локальной численности рыжей полевки. Факториальное воздействие на пространственное распределение рыжей полевки в конкретные временные отрезки ограничивалось, как правило, 2 - 4 факторами, подчеркивая тем самым правомочность применения концепции факториального лимитирования Либиха в отношении исследуемой популяции.

Исходя из зависимости отклика локальной численности рыжей полевки от фазы динамики численности была выделена группа средовых факторов фазового проявления, что может свидетельствовать о разной селекции микросреды обитания рыжей полевки на разных фазах популяционной динамики.

Фазовое смещение экологической ниши рыжей полевки, скорее всего, связано с экспансией числа микроместообитаний, наблюдающейся при увеличении численности популяции и, по-видимому, имеет под собой социально-демографическую основу. Можно представить, что в случае, если существует специфика в селекции местообитаний особями разных демографических групп, а их соотношение в ходе популяционного цикла меняется, то это в итоге должно отражаться на среднестатистическом отклике локальной численности на параметры местообитания. Данный эффект может также усиливаться смещением экологических ниш демографических групп при параллельном изменении численности популяции. Последнее объяснение хорошо согласуется с данными Б. Ван Хорн (Van Horne, 1982), доказавшей факт разделения местообитаний между особями различных демографических групп *Peromyscus maniculatus* и вытеснения при высокой численности неполовозрелых особей половозрелыми в пессимальные местообитания в результате внутривидовой конкуренции. К. Кроуэлл и С. Пимм (Crowell, Pimm, 1976) также объясняют

внутривидовой конкуренцией экспансию трёх видов мелких млекопитающих (*P. maniculatus*, *C. gapperi*, *M. pennsylvanicus*) из основных в маргинальные местообитания при увеличении их численности.

Динамический характер социальной и средовой детерминации пространственного распределения рыжей полевки иллюстрирует зависимость этих компонент от фазы динамики численности. Вклад социальной компоненты, связанной с численностью соседних животных, в объясняемую пространственную вариацию локальной численности рыжей полевки возрастал от фазы минимума к фазе максимума. Параллельно, судя по изменению коэффициентов общей детерминации, наблюдалось снижение вклада средовых факторов.

Возрастание влияния социальной компоненты на характер локального распределения рыжей полевки с увеличением ее численности достаточно хорошо согласуется со следствиями пространственно-зависимой модели социальной организации этого вида, основанной на локальных взаимодействиях между соседними особями (Bujalska, Grüm, 1989). Исходя из этой концепции, можно ожидать возрастания упакованности популяции в отношении пригодных местообитаний с увеличением ее численности, которое должно неизбежно сопровождаться повышением общего числа контактирующих соседних особей. Последнее, по-видимому, и находит свое выражение в соответствующем эмпирическом факте, отражающем возрастание влияния особей-соседей на локальное распределение популяции при увеличении ее численности.

Снижение вклада средовых факторов в пространственное распределение рыжей полевки с возрастанием ее численности, по-видимому, является следствием экспансии особями дополнительных типов микроместообитаний при высокой плотности. Данное явление было зарегистрировано при высокой плотности для ряда видов мелких млекопитающих (см., например, Crowell, Pimm, 1976; Van Horne, 1982). Вне зависимости от того, связана ли экспансия с социальными взаимодействиями в популяции либо повышением экологической толерантности особей к факторам среды, она всегда сопровождается освоением дополнительных типов местообитаний. В результате роль исходных средовых факторов в детерминации пространственного распределения особей может снижаться и сопровождаться упрощением пространственной структурированности популяции, что и было зафиксировано нами в изученной популяции рыжей полевки.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жигальский О.А., Бернштейн А.Д. Оценка влияния внутривидовых и внешних факторов на динамику рыжей полевки // Журнал общ. биол. 1990. 51. № 4. С. 469 - 475.
- Пузаченко Ю.Г., Скулкин В.С., Роговин К.А. Анализ пространственной структуры многовидовых сообществ животных // Общие проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1990. С. 55 - 100.
- Adler G.H. Influence of habitat structure on demography of two rodent species in eastern Massachusetts // Can. J. Zool. 1987. 65. P. 903 - 912.
- Bujalska G. Life history consequences of territoriality in the bank vole // Evolution of life histories of mammals. Ed. Boyce M.S. New Haven: Yale University Press, 1988. P. 75 - 90.
- Bujalska G., Mieszowska D. Distribution of individuals and captures in an island population of the bank vole // Acta theriol. 1984. 29. P. 147 - 158.
- Bujalska G., Grüm L. Social organization of the bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) and its demographic consequences: a model // Oecologia. 1989. 80. P. 70 - 81.
- Crowell K.L., Pimm S.L. Competition and niche shifts of mice introduced onto small islands // Oikos. 1976. 27. P. 251 - 258.
- Drickamer L.C. Microhabitat preferences of two species of deer mice *Peromyscus* in a northeastern United States deciduous hard wood forest. Acta theriol. 1990. 35. P. 241 - 252.
- Dueser R.D., Shugart H.H., Jr. Microhabitats in a forest-floor small mammal fauna // Ecology. 1978. 59. P. 89 - 98.
- Dueser R.D., Hallett J.G. Competition and habitat selection in a forest-floor small mammal fauna // Oikos. 1980. 35. P. 293 - 297.
- Gebczynska Z. Feeding habits, [In: "Ecology of the bank vole", ed. Petruszewicz K.] // Acta theriol. 1983. 28. Suppl. 1. P. 40 - 49.
- Holbrook S.J. Habitat utilization, competitive interactions, and coexistence of three species of cricetine rodents in east-central Arizona // Ecology. 1979. 60. P. 758 - 769.
- Kirkland G.L. Jr., Griffin R.J. Microdistribution of small mammals at the coniferous-deciduous forest ecotone in northern New York // J. Mammal. 1974. 55. P. 417 - 427.
- Mazurkiewicz M. Population density of small rodents as affected by chosen elements of tree stand structure // Bull. Acad. Pol. Sci. II. 1984. 32. P. 209 - 217.
- Mazurkiewicz M. The influence of undergrowth distribution on utilization of space by bank vole populations // Acta theriol. 1986. 31. P. 55 - 69.
- Mazurkiewicz M. Population dynamics and demography of the bank vole in different tree stands // Acta theriol. 1991. 36. P. 207 - 227.
- Mazurkiewicz M., Rajska-Jurgiel E. Size and structure of rodents community of various forest stand types // Bull. Acad. Pol. Sci. II. 1978. 26. P. 669 - 677.
- M'Closkey R.T., Lajoie D.T. Determinants of local distribution and abundance in white-footed mice // Ecology. 1975. 56. P. 467 - 472.
- Miller D.H., Getz L.L. Factors influencing local distribution and species diversity of forest small mammals in New England // Can. J. Zool. 1977. 55. P. 806 - 814.

- Obrtel R., Holisova V.* Trophic niches of *Apodemus flavicollis* and *Clethrionomys glareolus* in a lowland forest // Acta Sc. Nat. Brno. 1974. 8. P. 1 - 37.
- Petrusewicz K., Andrzejewski R.* Natural history of free-living population of house mice (*Mus musculus* Linnaeus) with particular reference to groupings within the population // Ecol. Pol. A. 1962. 10. P. 85 - 122.
- Price M.V.* The role of microhabitat in structuring desert rodent communities // Ecology. 1978. 59. P. 910 - 921.
- Rogovin K., Shenbrot G., Surov A.* Analysis of spatial organization of a desert rodent community in Bolson de Marimi, Mexico // J. Mammology. 1991. 72. P. 347 - 359.
- Sokal R.R., Rohlf F.J.* Biometry. N.-Y.: W.H. Freeman and Company, 1981. 859 p.
- Traczyk H.* Relation between productivity and structure of the herb layer in associations on "The Wild Apple-Tree Island" (Mazurian Lake district) // Ekol. pol. 1971. 19. P. 333 - 363.
- Van Horne B.* Niches of adult and juvenile deer mice (*Peromyscus maniculatus*) in seral stages of coniferous forest // Ecology. 1982. 63. P. 992 - 1003.
- Vickery W.L.* Habitat use by northeastern forest rodents // American Midland Naturalist. 1981. 106. P. 111 - 118.
- Vickery W.L., Iverson S.L., Mihok S., Schwartz B.* Environmental variation and habitat separation among small mammals // Can. J. Zool. 1989. 67. P. 8 - 13.
- Wywiałowski A.P., Smith G.W.* Selection of microhabitat by the redbacked vole, *Clethrionomys gapperi* // Great Basin Naturalist. 1988. 48. P. 216 - 223.