

---

© Н.Л. ДОБРинский

*dobrin@ipae.uran.ru*

УДК 591.25-932.3+574.34

### **ТЕРРИТОРИАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ И ЛОКАЛЬНАЯ ХОРОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ ЛЕСНЫХ ГРЫЗУНОВ**

*АННОТАЦИЯ. В рамках модернизации популяционной экологии животных разработана концепция элементарной хорологической структуры населения грызунов. В качестве центрального объекта исследований рассматриваются целостные территориально-пространственные ячейки видового населения, наделенные функциональным единством и способностью к автономному существованию, по крайней мере, в продолжение нескольких последовательных поколений. В результате предложен локальный подход к детальному анализу населения грызунов на участках от 1 до нескольких гектаров. Закономерности формирования пространственной структуры локальных поселений полевок установлены на основе углубленного изучения территориальной активности животных в условиях длительных полевых экспериментов с использованием строго дозированной подкормки в различных климатических зонах. Установлено, что трофический фактор статистически достоверно влияет на территориальную активность и структуру населения лесных грызунов. Результаты полевых экспериментов позволяют сделать вывод о формировании под воздействием трофического фактора устойчивой пространственной структуры населения животных, которая функционирует на основе непосредственных территориальных контактов особей из разных половозрастных групп. Обнаруженные закономерности позволяют с новых позиций оценить роль «станций переживания» в зимний период, когда большая часть жизнеспособного населения грызунов концентрируется вокруг доступных и дискретно расположенных кормовых ресурсов. На основе анализа прямых фактических данных в ежегодном цикле функционирования населения полевок выделена особая дискретная фаза формирования хорологической структуры видового населения грызунов. Полученные результаты имеют важное практическое значение для контроля и регулирования численности грызунов — вредителей лесного и сельского хозяйства и для борьбы с опасными зоонозными природноочаговыми инфекциями.*

*SUMMARY. In the context of modernization of population ecology of animals the concept of elementary chorological units of the population of rodents is developed. As the central object of researches the integral territorial-spatial cells of the species population provided with functional unity and ability to independent existence, at least, throughout several consecutive generations are considered. The local approach to detailed analysis of the population of rodents on plots from 1 to several hectares is as a result offered. Regularities of formation of spatial structure of local settlements of voles are established on the basis of profound studying of territorial activity of animals in the conditions of long field experiments with use of strictly dosed supplementary food in various climatic regions. It is established, that the trophic factor statistically significant influences on territorial activity and spatial structure of the population of forest rodents. Results of field experiments allow making a deduction about the formation under the influence of a trophic factor of stable spatial structure of animal's population which functions on the basis*

*of direct territorial contacts of individuals from different age and sexual groups. The found out regularities allow estimating from new positions a role of «survival reservations» in the winter season when the greater part of the viable population of rodents concentrates around the accessible and discretely disposed fodder resources. On the basis of analysis of the direct factual data in an annual cycle of functioning of the vole's population the special discrete phase of formation chorological structure of the species population of rodents is detected. The obtained results have the important practical value for the control and regulation of number of rodents — pests of forest and agriculture and for extermination of hazardous zoonotic pesthole infection contaminations.*

*КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА. Пространственная структура, грызуны, территориальная активность.*

*KEY WORDS. Spatial structure, rodents, territorial activity.*

Пространственная организация населения грызунов во многом определяется особенностями использования территории и взаимодействия особей в условиях сезонной динамики факторов внешней среды. В настоящее время проблемы структурирования и пространственно-временной организации видового населения остаются дискуссионными. Ранее нами [1] была предложена концепция элементарной хорологической структуры видового населения на примере полевок, которая отличается от представлений метапопуляционной экологии [2-3]. В качестве центрального объекта концепции на относительно небольших территориях рассматриваются хорусы — это территориально-пространственные ячейки видового населения, наделенные функциональным единством и способностью к автономному существованию, по крайней мере, в продолжение нескольких последовательных поколений. Такие элементарные (только в смысле дальнейшей неделимости без потери основополагающих свойств) хорологические структурные единицы населения, или хорусы соответствуют локальному блоку метапопуляционной модели. Однако в отличие от «локальных популяций» («local populations») хорусы характеризуются необходимым набором достаточно строго определенных свойств. В этой связи необходимо отметить, что такие широко известные понятия как «биотип», «экоэлемент», «темпоральная популяция», «менделевская популяция», «дем», «парцелла», «мерус», «микрораспространение» и «элементарная популяция» характеризуют другие аспекты видовых надорганизменных систем. В рамках предложенной концепции разработан локальный подход к анализу населения грызунов на участках от одного до нескольких гектаров. Результаты длительного непрерывного слежения за локальными поселениями грызунов с 1983 по 2011 г. использованы для апробации данного локального подхода в естественных биогеоценозах. Мониторинг позволил с новых позиций повторно проанализировать данные постановочных экспериментов с подкормкой животных, которые были организованы на начальном этапе наших стационарных исследований в природных условиях. Выбор полевых круглогодичных экспериментов с использованием дополнительной подкормки обусловлен тем, что трофический фактор является одним из ведущих экологических параметров среды. В рамках изучения элементарной хорологической организации населения грызунов цель настоящей работы состояла в том, чтобы рассмотреть закономерности формирования территориальной структуры локальных поселений лесных полевок на основе анализа территориальной активности животных в условиях их экспериментальной

подкормки с учетом сезонной динамики в различных климатических зонах. Данная работа является необходимым дополнением к предыдущей статье [1].

**Материал и методы исследований.** Полевые эксперименты с использованием строго дозированной подкормки проведены на Южном Ямале в районе среднего течения р. Хадыты и на Среднем Урале в Шалинском районе Свердловской области. Для точного контроля потребленного грызунами овса использовали специальные кормушки, которые в разных вариантах опытов размещали или на неогороженных опытных половинах (0.5 га) стационарных учетных площадок или на отдельных открытых площадках размером 1 гектар. В последнем варианте контролем служили отдельные неогороженные контрольные участки такого же размера. Всего было использовано по 300 кг зерен овса в каждом из регионов. Деревянные ящичные ловушки с качающимся поликом всегда выставляли на открытых территориях в углах квадратной координатной сети со стороной 8 м. Отловы проводили сериями по 4-5 суток с интервалом 1-3 месяца в бесснежный период на Южном Ямале и круглогодично на Среднем Урале. В промежутках между сериями приманку и дополнительную подкормку не применяли, задние крышки всех живоловок оставляли открытыми, а все ловушки накрывали специально изготовленными крышками для защиты от атмосферных осадков.

В качестве модельных объектов использовали локальные поселения доминирующих видов — красной полевки на Южном Ямале и рыжей полевки на Среднем Урале. Для получения наиболее полных и точных результатов при интенсивной работе с населением грызунов использовали методику пожизненного мечения животных [4]. У всех отловленных животных определяли вес, пол, возраст по данным мечения и репродуктивный статус, а все погибшие во время отловов грызуны были препарированы в лабораторных условиях. За период с 1983 по 1987 г. в субарктике в интразональных лесных биотопах отловлено и помечено 694 экз. красной полевки, а в условиях южной тайги — 525 экз. рыжей полевки. Зафиксировано соответственно 2247 и 1539 заходов животных двух модельных видов в ловушки.

Для статистического анализа учетных данных применяли регрессионный метод Лесли [5] в модификации Хейне [6] и стандартные статистические критерии. Для сравнительной оценки территориальной активности полевок в опыте и контроле и подробного анализа динамики пространственного распределения грызунов использовали статистический метод [7], основанный на вычислении радиусов индивидуальной территориальной активности животных («home range sigma»). Достоверность различий по величине среднего радиуса территориальной активности между половозрастными группами полевок определяли с помощью F- критерия Фишера. При этом число степеней свободы вычисляли по формуле  $df = 2(N - n)$ , где N — общее количество пойманных животных; n — число особей.

Поскольку отловы животных на Среднем Урале проводили во все сезоны года, на стационарных площадках мечения в точках отлова устанавливали вертикальные цилиндры из водостойкого картона диаметром 80 см и высотой 120 см. Сверху их закрывали металлическими крышками. В зимний период для защиты от снега ловушки устанавливали внутрь цилиндров на поверхность почвы.

**Результаты исследований и их обсуждение.** В 1983 г. на Южном Ямале в период низкой фоновой численности лесных полевок (20 экз./га) в конце сезона размножения половозрелые самцы и самки концентрировались в основном на участках с подкормкой. Взрослые самцы на этих участках имели достоверно меньший средний радиус территориальной активности по сравнению с непосредственно граничащим контролем ( $F = 1.9$ ;  $p = 0.05$ ).

Изменения показателей территориальной активности половозрелых особей опосредованы как репродуктивными процессами, так и взаимоотношениями типа доминирования — подчинения [8]. Поэтому зависимость размера радиусов территориальной активности полевок от кормообеспеченности наиболее заметна у сеголеток, не участвующих в размножении. В 1984 г. повторное внесение дополнительной подкормки (уже в условиях высокой фоновой численности полевок) привело к достоверному уменьшению средних радиусов территориальной активности (табл. 1) как у неполовозрелых самцов, так и самок по сравнению с контролем ( $F = 1.3$ ;  $p < 0.05$  и  $F = 1.5$ ;  $p < 0.05$  соответственно). Причем такое уменьшение зафиксировано при более низкой плотности красных полевок на отдельной площадке с подкормкой (64 экз./га против 83 экз./га в контроле). Следовательно, значительное уменьшение показателя пространственных перемещений грызунов в опыте связано именно со снижением кормодобывающей активности на площадке с повышенным количеством доступного животным предпочитаемого корма.

Таблица 1

**Средние радиусы территориальной активности (R, м) красных полевок из различных половозрастных групп на опытной площадке № 1 (с подкормкой) и на отдельной контрольной площадке № 3 (без подкормки). Южный Ямал, осень 1984 г.**

Возрастные группы	Самцы			Самки		
	n	K	R, м	n	K	R, м
Перезимовавшие	5	29	24.0	7	40	17.6
	—	—	—	—	—	—
	0	-	-	3	25	16
Размножавшиеся сеголетки первых когорт				2	16	7.5
				—	—	—
				3	18	18.9
Не размножавшиеся сеголетки	16	87	13.1	26	109	13.5
	—	—	—	—	—	—
	33	131	16.8	11	60	20.6
Сеголетки последних когорт весом до 10 г	0	-	-	1	3	—*
	—	—	—	—	—	—
	1	4	—*	3	7	26.1
Возрастные группы	Самцы			Самки		
	n	K	R, м	n	K	R, м
Перезимовавшие	5	29	24.0	7	40	17.6
	—	—	—	—	—	—
	0	-	-	3	25	16
Размножавшиеся сеголетки первых когорт				2	16	7.5
				—	—	—
				3	18	18.9

Окончание табл. 1

Не размножавшиеся сеголетки	16	87	13.1	26	109	13.5
	—	—	—	—	—	—
	33	131	16.8	11	60	20.6
Сеголетки последних когорт весом до 10 г	0	-	-	1	3	— *
	—	—	—	—	—	—
	1	4	— *	3	7	26.1

*Примечание.* В числителе приведены данные с опытной площадки № 1, в знаменателе — данные с отдельной контрольной площадки № 3. *n* — количество полевков, *K* — количество повторных поимок полевков, \* — животные отловлены только в одной и той же ловушке.

На следующий год после прекращения подкормки в отношении территориальной активности полевков летом 1985 г. обнаружен эффект последействия. Он выражался в уменьшении показателя территориальной активности половозрелых самцов на бывшей опытной площадке № 1 по сравнению с контролем (площадка № 3). Внешне сходное с этим явление зафиксировано в 1983 г. в условиях непосредственного воздействия подкормки. Однако в основе однотипных уменьшений территориальной активности взрослых полевков в каждом из упомянутых случаев лежат, вероятно, различные поведенческие реакции. В начальный период исследований (1983 г.) в условиях низкой численности грызунов происходило нарушение равномерности пространственного распределения половозрастных групп полевков вслед за внесением подкормки на опытную территорию. В дальнейшем проявление эффекта последействия подкормки было вызвано, скорее всего, длительным сохранением сложившейся ранее (в условиях искусственно завышенной кормообеспеченности) территориальной структуры населения полевков. Последнее обстоятельство, по всей вероятности, способствовало упорядочиванию коммуникативных взаимоотношений животных и сохранению сложившейся пространственной структуры перезимовавших полевков. Это подтверждается тем, что половозрелые самцы, длительное время (с осени предыдущего года) обитавшие в условиях искусственно завышенной кормообеспеченности на площадке № 1, весной следующего года уже при фоновом уровне кормообеспеченности тех же местообитаний имели достоверно меньший показатель территориальной активности по сравнению с позднее вселившимися животными (14.7 против 19.7;  $F = 1.3$ ;  $p = 0.05$ ).

В условиях Среднего Урала на начальном этапе подкормку в количестве 60 кг помещали на площадку мечения (1 га) равномерно по всей ее территории в период с 18 августа по 20 сентября 1983 г. Во время отлова № 3 (29.10 — 1.11.1983 г.) величина среднего радиуса территориальной активности ( $R$ ) у самцов и самок рыжей полевки на обеих половинах площадки мечения не имела значимых различий при средней численности грызунов ( $27.1 \pm 0.2$  экз. в опыте и  $33.4 \pm 2.2$  экз. в контроле). В дальнейшем (после отлова № 3) подкормку всегда помещали только на опытную половину площадки. В период отлова № 4 (6—10.12.1983 г.), в условиях типичного сезонного снижения численности грызунов, средний радиус территориальной активности (из-за малого количества повторных поимок) удалось вычислить только для неполовозрелых самок рыжей полевки на контрольном участке. По этому показателю ( $R = 9.8$  м) они достоверно не отличались от неполовозрелых самцов и самок, зарегистрированных

в предыдущий осенний отлов. Следующий отлов № 5 (21—26.02.1984 г.) проведен в условиях резкого увеличения численности рыжих полевков на половине площадки мечения с подкормкой до  $92.2 \pm 20.7$  экз. в результате иммиграции. Кроме того, в составе населения зафиксировано 6 полевков весом от 10 до 13 г, что свидетельствует о зимнем подснежном размножении грызунов в условиях достаточного количества доступного животным дополнительного корма. Несмотря на возросшую плотность населения, в период отлова № 5 не зафиксировано существенного сокращения радиуса территориальной активности у взрослых самцов ( $R = 7$  м) и самок ( $R = 8.9$  м) с опытного участка по сравнению с отловленными осенью 1983 г. полевками ( $R = 9.8$  м). Вероятно, это связано с нетипично ранним началом подснежного размножения у потреблявших подкормку грызунов.

Во время отлова № 6 (20—24.04.1984 г.) на площадке мечения отмечено начало репродуктивного периода у перезимовавших полевков. По этой причине у самцов с опытного участка зафиксирован достоверно больший средний радиус территориальной активности (табл. 2) по сравнению с самками ( $F = 1.83$ ;  $p < 0.05$ ), что согласуется с полученными ранее результатами [9]. По данным летнего отлова № 8 (27—31.07.1984 г.) среди взрослых половозрелых животных в опыте сохранялась достоверная разница по среднему радиусу территориальной активности между самцами и самками ( $F = 1.83$ ;  $p = 0.05$ ). Вместе с тем участвовавшие в размножении самки имели достоверно меньший показатель активности на половине с подкормкой ( $F = 1.86$ ;  $p < 0.05$ ) в условиях одинаковой плотности населения на обеих половинах площадки. Это же характерно и для неполовозрелых самок из группы сеголеток (табл. 2), что подтверждает обнаруженное ранее на Южном Ямале явление снижения территориальной активности полевков в условиях повышенной кормообеспеченности местообитаний. Последний отлов № 11 проведен с 20 по 27.05.1985 г. уже без применения подкормки в период активного размножения грызунов, когда было зафиксировано появление первых сеголеток весом до 10 г. Несмотря на то, что общее количество обитавших на бывшей экспериментальной половине площадки полевков было достоверно большим ( $\chi^2 = 8.8$ ;  $p < 0.005$ ), средний радиус территориальной активности достоверно не различался у самцов и самок с бывшего опытного и контрольного участков (табл. 2). Этот факт, по всей вероятности, обусловлен упомянутым выше эффектом последнего действия подкормки, который также был зафиксирован на Южном Ямале в летний период 1985 г. после прекращения подкормки в предыдущем году.

Таблица 2

**Средние радиусы территориальной активности (R, м) рыжих полевков на опытной (с подкормкой) и контрольной (без подкормки) половинах площадки мечения (1 га). Средний Урал, Шалинский район Свердловской области**

Возрастные группы	Отлов № 5 21 - 26.02.1984 г.			Отлов № 6 20 - 24.04.1984 г.			Отлов № 8 27 - 31.07.1984 г.			Отлов № 11 20 - 27.05.1985 г.		
	п	К	R, м	п	К	R, м	п	К	R, м	п	К	R, м
Самцы	11	30	7.0	10	30	12.8	4	11	16.1	5	14	9.8
перезимовавшие	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	1	2	- *	1	4	- *	3	15	15	2	5	10.2

Окончание табл. 2

Самки перезимовав- шие	$\frac{10}{0}$	$\frac{23}{0}$	$\frac{8.9}{-}$	$\frac{16}{1}$	$\frac{53}{6}$	$\frac{6.8}{- *}$	$\frac{6}{3}$	$\frac{33}{18}$	$\frac{8.8}{16.4}$	$\frac{6}{2}$	$\frac{19}{7}$	$\frac{10.2}{15.6}$
Самцы сеголетки	$\frac{1}{0}$	$\frac{3}{0}$	$\frac{- *}{-}$				$\frac{1}{1}$	$\frac{3}{3}$	$\frac{- *}{- *}$			
Самки сеголетки							$\frac{2}{3}$	$\frac{7}{7}$	$\frac{6.1}{14.9}$			
Самцы и самки весом до 10 г							$\frac{1}{1}$	$\frac{2}{4}$	$\frac{- *}{- *}$			

*Примечание.* В числителе данные с опытной половины площадки мечения, в знаменателе — данные с соседней контрольной (без подкормки) половины площадки мечения. *n* — количество полевков, *K* — количество повторных поимок полевков, \* — животные отловлены только в одной и той же ловушке.

Таким образом, трофический фактор оказывает существенное влияние на пространственную структуру населения и территориальную активность лесных грызунов во все сезоны года. Даже в летний вегетационный период на фоне максимального сезонного увеличения биомассы пищевых объектов дополнительная подкормка приводит к статистически достоверному уменьшению радиусов территориальной активности как взрослых перезимовавших животных, так и сеголеток. Результаты полевых экспериментов позволяют сделать вывод о формировании под действием трофического фактора достаточно устойчивой пространственной структуры населения грызунов, которая функционирует на основе непосредственных территориальных контактов особей из разных половозрастных групп. Ведущая роль трофического фактора в формировании локальной хорологической структуры населения лесных грызунов подтверждается тем, что обнаруженный как на Южном Ямале, так и на Среднем Урале эффект последствия подкормки сохраняется в том числе и на следующий год после прекращения подкормки.

Полученные результаты свидетельствуют в пользу того, что роль мозаично распределенных пищевых ресурсов возрастает в зимний период, когда резко снижаются их естественные запасы и доступность в условиях постоянного снежного покрова. В результате активного поиска «станций переживания» неблагоприятных условий [10] значительная часть жизнеспособного населения лесных грызунов, как правило, концентрируется вокруг наиболее доступных и дискретно расположенных кормовых ресурсов. Кроме того, массовая гибель полевков в снежный период неизбежно ведет к резкому сокращению численности в условиях прекращения их воспроизводства. Вследствие этого основная доля населения оказывается сосредоточенной в относительно небольших (от 1 до нескольких гектаров) отдельно расположенных в подходящих местообитаниях элементарных территориальных ячейках видового населения или хорусах [1]. Поэтому на основе полученных результатов в ежегодном цикле функционирования населения полевков целесообразно выделять особую дискретную фазу формирования локальной хорологической структуры населения лесных грызунов.

Автор выражает благодарность Л.Н. Добринскому, Ф.В. Кряжимскому и Ю.М. Малафееву за содействие в проведении исследований, а также за заинтересованное обсуждение полученных результатов и полезные рекомендации по выбору методов статистического анализа.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Добринский Н.Л. Элементарная хорологическая структура видового населения на примере полевков // *Экология*. 2010. № 3. С. 212-218.
2. Hanski, I. Metapopulation dynamics // *Nature*. 1998. № 396. P. 41-49.
3. Hanski, I., Gaggiotti, O. *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*. San Diego: Elsevier Academic Press, 2004. 696 p.
4. Наумов Н.П. Новый метод изучения экологии лесных грызунов // *Фауна и экология грызунов. Материалы по грызунам. Бюл. МОИП. Отд. биол.* 1951. Т. 4. С. 3-21.
5. Leslie, P.H., Davis D.H. An attempt to determine the absolute number of rats on a given area // *J. Anim. Ecol.* 1939. Vol. 8. P. 94-113.
6. Hayne, D.W. Two methods for estimating populations from trapping records // *J. Mammal.* 1949. Vol. 30. P. 399-411.
7. Calhoun, J.B., Casby J.U. Calculation of home range and density of small mammals // *U.S. Public Health Monogr.* 1958. 55. P. 1-24.
8. Bujalska, G., Grum L. Social organization of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*, Schreber, 1789) and its demographic consequences: a model // *Oecologia*. 1989. 80. P. 70-81.
9. Кривошеев В.Г., Добринский Н.Л. О территориальности красной полевки в Чаунской тундре Западной Чукотки // *Экология*. 1984. № 1. С. 46-51.
10. Наумов Н.П. *Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов*. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 203 с.