

УДК 599.323 : 574.3

Н.Л. Добринский

ЛОКАЛЬНАЯ ХОРОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ И ДИНАМИКА ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ГРЫЗУНОВ*

На основании непрерывных (с 1983 по 2012 г.) исследований по результатам круглогодичных экспериментов в природе выявлены особенности динамики хорологической структуры населения грызунов. Рассмотрены закономерности функционирования локального населения полевков в условиях контролируемого действия трофического фактора. Количественно обосновано явление возвратной ротации населения полевков. Показаны стадии формирования локальных градиентных континуумов населения модельного вида.

Ключевые слова: грызуны, динамика численности, трофический фактор, население, пространственная структура, полевые эксперименты.

Проблемы структурирования, пространственно-временной организации и функционирования видового населения грызунов остаются дискуссионными. Причина заключается как в скорости процессов преобразования населения у животных с короткими жизненными циклами, так и в сложном композиционном характере взаимодействия отдельных структурных частей населения на достаточно большой территории. В отношении последнего особого внимания заслуживают работы в русле «метапопуляционной экологии» [1; 2]. Во многом сходные, но нетождественные положения и выводы содержатся в целом ряде работ других авторов [3-14]. В связи с этим в предыдущей статье [15] сделана попытка синтеза различных точек зрения и показана принципиальная возможность их непротиворечивого объединения для локального масштаба. В результате предложены концепция элементарной хорологической структуры видового населения и локальный подход для детального анализа населения грызунов на участках от одного до нескольких гектаров. 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 единицы населения соответствуют локальному блоку метапопуляционной модели [1; 2]. Однако, в отличие от «локальных популяций» («local populations»), хорусы характеризуются необходимым набором достаточно строго определенных свойств и являются центральным объектом наших исследований, которые находятся в русле классических представлений отечественных авторов. В этой связи необходимо отметить, что такие широко известные понятия, как «биотип», «экоэлемент», «темпоральная популяция», «менделевская популяция», «дем», «парцелла», «мерус», «микрораспространение», «элементарная популяция» характеризуют другие аспекты видовых надорганизменных систем. Предлагаемый подход позволяет, на наш взгляд вполне обоснованно, углубить и уточнить положения локального блока модели Hanski и др. [1; 2]. На этом основании предлагаемая концепция представляется полезной и для дальнейшей разработки собственно метапопуляционной («metapopulation») составляющей упомянутой модели.

Результаты длительного непрерывного (с 1983 по 2012 г.) применения локального подхода в естественных биогеоценозах позволили с новых позиций осуществить подробный анализ данных постановочных экспериментов, которые были проведены в природных условиях. Для этого были использованы первичные оригинальные материалы опытов. В наши задачи входило подробное изучение конкретных процессов функционирования локального населения лесных грызунов во все сезоны нескольких годовых циклов на основе детального анализа результатов полевых экспериментов. Полученные результаты могут способствовать дальнейшему развитию представлений о ведущих принципах организации, структурирования и динамики населения грызунов. Данная работа является необходимым дополнением к предыдущей статье [15].

* Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ – Региональный конкурс Урал (проект 13-04-96040_p_урал_a).

Материалы и методика исследований

Работа основана на результатах длительных экспериментальных исследований динамики населения грызунов на Среднем Урале. Первичный полевой материал включает детальные данные по мечению и повторным отловам грызунов на стационарной неогороженной площадке размером 1 га. Геоботаническое описание площадки по отдельным геоботаническим выделам проведено к.б.н. Н.В. Пешковой и к.б.н. Н. И. Андреяшкиной.

Для получения наиболее полных и точных результатов при интенсивной работе с населением грызунов применяли метод пожизненного мечения [16]. Использовали деревянные ящичные ловушки с качающимся трапом, которые в течение всего периода исследований находились в углах квадратной сетки со стороной 8 м. Отловы проводили сериями по 4–5 сут. с двумя проверками — утром и вечером. Ежегодно проводили от 2 до 5 серий отловов с февраля по декабрь. В промежутках между сериями приманку не применяли, задние крышки всех живоловок оставляли открытыми, а все ловушки накрывали специально изготовленными крышками для защиты от атмосферных осадков. На контролируемых территориях в условиях типичных для южной тайги биотопов всегда доминировала рыжая полевка. Поэтому локальные поселения этого вида использованы в качестве модельных объектов. За весь период полевых экспериментов отловлено и помечено 525 рыжих полевок и зарегистрировано 1539 заходов животных в ловушки. 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.

Для статистического анализа учетных данных применяли регрессионный метод Лесли [17] в модификации Хейне [18] и стандартные статистические критерии. Кроме того, использовали и наиболее полные первичные учетные данные тотальных отловов, которые соответствуют абсолютной численности полевок на контролируемой территории в определенные промежутки времени. На наш взгляд, это оправдано потому, что при правильном проведении отловов с соблюдением необходимых требований методики за 4–5 сут. в ловушки попадают практически все оседлые и регулярно посещающие площадки грызуны. Поэтому анализ результатов охватывает всю реально существующую совокупность особей, населяющих в данный период учетную площадь.

Полевые эксперименты с применением подкормки проводили круглогодично и непрерывно в течение трех последовательных лет. В начальный период подкормку (овес) помещали в 100 кормушек оригинальной конструкции, которые были распределены по всей территории площадки мечения размером 1 га. В дальнейшем все кормушки были перемещены на опытную половину учетной площадки и расставлены около каждой ловушки. Вторая соседняя половина до окончания постановочных экспериментов в природе служила в качестве контроля. За весь период исследований было израсходовано 300 кг подкормки, которую целиком использовали только грызуны.

Поскольку отловы животных проводили во все сезоны года, на каждой площадке 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 и их обсуждение

Первая серия отловов проведена в первый год экспериментов с 13 по 18 августа без использования подкормки. В этот период зафиксировано равномерное распределение грызунов по всей территории площадки мечения размером 1 га. На условно опытной половине (куда впоследствии вносили подкормку) обитало 29 самцов и 32 самки рыжей полевки против соответственно 30 и 28 на условно контрольной половине. На обеих половинах ловились 5 самцов и 4 самки рыжей полевки. За 40 дней до проведения второй серии отловов подкормку в количестве 30 кг равномерно (в специальных защищенных от попадания воды кормушках) разместили по всей площади участка мечения. Результаты второй серии отловов (с 29 октября по 1 ноября) тоже свидетельствуют о равномерном распределении как самцов, так и самок модельного вида (табл. 1).

После окончания второй серии отловов дополнительный корм в избыточном количестве помещали уже только на опытную половину площадки мечения вплоть до 9-й серии отловов включительно. Полученные в ходе полевых экспериментов данные показывают, что дополнительное количество предпочитаемого корма привело к значительному увеличению числа рыжих полевок на опытной территории по сравнению с контролем (табл. 1).

Начиная с третьей серии отловов, в первый год проведения экспериментов различия по общему количеству животных между опытом и контролем по критерию χ^2 были статистически достоверными. Такие же закономерности зафиксированы для самцов и самок по отдельности. Исключение составила только седьмая серия отловов уже во второй год экспериментов, как в отношении общего количества животных, так самцов и самок по отдельности. По всей вероятности, это было связано с тем, что седьмая серия проводилась во второй год в середине лета с 27 по 31 июля. В этот период естественная кормообеспеченность местообитаний лесных полевок в районе исследований всегда находится на максимальном уровне. Поэтому дополнительный корм существенно не повлиял на распределение грызунов. Тем не менее тенденция к концентрации полевок на опытной территории сохранялась и в этот период (табл. 1).

Таблица 1

Распределение рыжих полевок на территории стационарной площадки мечения (1 га) по результатам повторных отловов за три последовательных года проведения полевых экспериментов

| Номера, годы и даты отдельных серий отловов | Количество полевок, ловившихся только на опытной половине (0,5 га), экз. | | | Количество полевок, ловившихся только на контрольной половине (0,5 га), экз. | | | Количество полевок, ловившихся и на опытной и на контрольной половинах, экз. | | |
|---|--|-------|-----------|--|-------|-----------|--|-------|-----------|
| | Самцы | Самки | Все особи | Самцы | Самки | Все особи | Самцы | Самки | Все особи |
| Первый год, 2-я серия* 29.10–01.11. | 15 | 11 | 26 | 16 | 19 | 35 | 0 | 2 | 2 |
| Первый год, 3-я серия 6–10.12. | 12 | 13 | 25 | 5 | 5 | 10 | 1 | 0 | 1 |
| Второй год, 4-я серия 21–26.02. | 26 | 31 | 57 | 6 | 7 | 13 | 5 | 1 | 6 |
| Второй год, 5-я серия 20–24.04. | 15 | 24 | 39 | 3 | 2 | 5 | 1 | 3 | 4 |
| Второй год, 6-я серия 19–24.05. | 8 | 7 | 15 | 3 | 2 | 5 | 2 | 1 | 3 |
| Второй год, 7-я серия 27–31.07. | 11 | 19 | 30 | 7 | 11 | 18 | 3 | 6 | 9 |
| Второй год, 8-я серия 14–17.11. | 4 | 7 | 11 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 |
| Третий год, 9-я серия** 11–14.02. | 9 | 2 | 11 | 2 | 2 | 4 | 1 | 0 | 1 |
| Третий год, 10-я серия 20–27.05. | 15 | 10 | 25 | 4 | 4 | 8 | 5 | 1 | 6 |

Примечания: * – подкормку вносили на обе половины площадки мечения; ** – внесение последней порции подкормки.

Анализ результатов полевых экспериментов позволил установить эффект последствия искусственного увеличения кормовой емкости местообитаний. Через три с половиной месяца после прекращения подкормки в период с 20 по 27 мая в третий год проведения экспериментов общее количество рыжих полевок, обитающих на опытной половине площадки мечения, по-прежнему достоверно превышало контрольные показатели ($\chi^2 = 8,8$; $p < 0,005$).

После окончания экспериментов исследования были продолжены при естественном фоне кормообеспеченности грызунов еще в течение ряда лет. Всего в этот период проведено 6 серий отловов стандартной длительности. Сравнительный анализ результатов всех дополнительных серий отловов свидетельствует о равномерном пространственном распределении рыжих полевок между бывшей опытной и контрольной половинами площадки мечения.

Экспериментальные исследования в открытых (неогороженных) природных биогеоценозах показали, что создание резкой границы по количеству доступного полевкам предпочитаемого корма привело к образованию существенного перепада численности относительно оседлого населения. При этом известные этологические механизмы, основанные на эколого-физиологических закономерностях [19], достаточно эффективно обеспечивали неравномерное распределение грызунов в ответ на направленное действие трофического фактора. Вместе с тем полученные результаты свидетельствуют о том, что даже в условиях постановочных полевых экспериментов на площадке мечения всегда обитали животные, которые ловились на обеих половинах площадки мечения и достаточно регулярно посещали как опытный, так и контрольный участки (табл. 1). Эти меченые животные, отловленные на контрольном или опытном участке, время от времени перемещались на другую соседнюю половину, а впоследствии вновь возвращались на исходный участок. Доля таких животных в условиях постоянного действия этологических факторов относительно невелика. Вместе с тем эти прямые фактические данные свидетельствуют о реальности существования явления возвратной ротации населения. Ранее это понятие было обосновано и количественно определено [20] на основании одновременного применения двух принципиально различных методов оценки численности животных – регрессионного метода Лесли [17] в модификации Хейне [18] и стохастического метода Джолли–Зебера [21; 22].

Повышенная концентрация полевок на участке с подкормкой создавала условия для образования своеобразной центральной ротационной зоны. При этом соседний участок без подкормки являлся фрагментом другой – переходной ротационной – зоны с относительно меньшим количеством постоянно населявших ее животных. По условиям природных экспериментов территория с подкормкой не была огорожена. Поэтому можно утверждать, что опытный участок квадратной формы размером 0,5 га со всех сторон окружала переходная ротационная зона. Ширина ее, с учетом среднего радиуса территориальной активности рыжих полевок, была не менее 80 м, то есть соизмерима с шириной самого опытного участка. По данным табл. 1, при четких границах участка с подкормкой существование двух различных ротационных зон подтверждено осенью, зимой и весной. В начале летнего периода влияние искусственной подкормки ослабевало по причине фоновое выравнивания кормообеспеченности местообитаний за счет повсеместного увеличения запасов доступных зеленых кормов. В результате последующего интенсивного размножения и летнего расселения грызунов из искусственно сформированной модельной «станции переживания» границы между центральной и периферической ротационными зонами к середине лета теряли определенность.

Статистическая оценка численности модельного вида на контрольной и опытной половине площадки мечения получена стандартным регрессионным методом Лесли. Внесение подкормки на опытную половину площадки совпало по времени с началом фазы резкого падения численности грызунов после окончания размножения до уровня глубокой депрессии в районе исследований. В этих условиях численность животных в эксперименте снизилась к третьей серии отловов менее чем в 2 раза по сравнению с летним максимумом, а на соседнем контрольном участке сократилась только втрое (табл. 2). Разница между опытом и контролем в этот период оказалась статистически недостоверной по причине непропорционально большой статистической ошибки в контроле, которая была обусловлена, по всей вероятности, немонотонным снижением последовательных суточных уловов из-за повышенной миграционной активности грызунов в начале зимнего сезона. Анализ результатов трех последующих серий отловов с конца зимы второго года экспериментов до начала лета этого же года (4–6-я серии отловов) выявил достоверно более высокую численность рыжих полевок в опыте по сравнению с контролем.

В середине лета второго года экспериментов (7-я серия отловов) численность грызунов в условиях фоновое выравнивания кормообеспеченности местообитаний не имела статистически значимых различий в опыте и контроле. Однако в период следующей 8-й серии отловов поздней осенью второго года экспериментов численность рыжих полевок на участке с подкормкой опять была достоверно более высокой по сравнению с соседним контрольным участком. Следует отметить, что во время проведения завершающих опыты 9-й и 10-й серий отловов (в конце зимы и весной третьего

года экспериментов) оценка численности полевков в опыте в 2 и 3 раза соответственно превышала контрольные показатели. Только значительная статистическая ошибка в эти переходные периоды не позволила подтвердить достоверность упомянутых различий.

Конфигурация кривой динамики численности рыжих полевков из контроля полностью повторяла таковую для полевков из опыта, но на значительно более низком уровне. Это свидетельствует в пользу того, что население всей площадки мечения (включая опытную и контрольную половины) обладало свойством функционального единства. Дополнительным аргументом в пользу такой трактовки полученных результатов служит тот факт, что обе сходные траектории динамики численности модельного вида на соседних участках получены в период глубокой (до нулевых значений) депрессии численности грызунов в окрестностях территории мечения.

Таблица 2

Расчетная (по методу Лесли) численность рыжей полевки на опытной и контрольной половинах площадки мечения за три последовательных года проведения полевых экспериментов

| Номера, годы и даты отдельных серий отловов | Численность полевков на половине площадки с подкормкой, экз. | Численность полевков на контрольной половине площадки, экз. | td (критерий Стьюдента) |
|---|--|---|-------------------------|
| Первый год, 1-я серия* 13–18.08. | 60,8±12,7 | 63,1±8,8 | 0,15 |
| Первый год, 2-я серия** 29.10–01.11. | 27,1±0,2 | 33,4±2,2 | 1,62 |
| Первый год, 3-я серия 6–10.12. | 36,6±13,1 | 22,4±31,2 | 0,42 |
| Второй год, 4-я серия 21–26.02. | 92,2±20,7 | 23,6±21,2 | 2,31; p<0,05 |
| Второй год, 5-я серия 20–24.04. | 45,5±2,2 | 8,3±0,5 | 16,13; p<0,001 |
| Второй год, 6-я серия 19–24.05. | 18,0±0,6 | 7,9±0,7 | 11,2; p<0,01 |
| Второй год, 7-я серия 27–31.07. | 47,9±7,4 | 31±5,5 | 1,83 |
| Второй год, 8-я серия 14–17.11. | 15,2±4,2 | 0,33±0,38 | 3,56; p<0,001 |
| Третий год, 9-я серия*** 11–14.02. | 16,6±1,9 | 8,7±5,2 | 1,44 |
| Третий год, 10-я серия 20–27.05. | 61,9±32,5 | 16,8±10,9 | 1,32 |

Примечания: * – подкормку не использовали; ** – подкормку вносили на обе половины площадки мечения; *** – внесение последней порции подкормки.

Комплексный анализ характерных особенностей локального населения рыжей полевки также свидетельствует о его структурно-организационной целостности и функциональном единстве, так как находившееся под наблюдением локальное поселение грызунов оказалось способным в условиях глубокой депрессии численности полевков на окружающей территории сохранить жизнеспособность в продолжение достаточно большого (более 5) числа последовательных поколений. Этот факт косвенно свидетельствует и о генетическом своеобразии и преемственности населения данной элементарной (далее не делящейся) агрегации тесно взаимодействующих между собой грызунов. Кроме того, в период использования подкормки на опытном участке в результате прямых наблюдений в феврале – марте третьего года экспериментов впервые для района исследований зафиксировано подснежное размножение и появление дополнительной когорты в составе населения полевков. В этой связи необ-

ходимо еще раз отметить практически полное отсутствие грызунов в окрестностях участка мечения по данным относительных учетов численности на стандартных линиях, так как во второй и третий годы проведения экспериментов в районе исследований зафиксирована нетипично глубокая (до нулевых значений) и затяжная депрессия численности всех видов грызунов. По данным тотального мечения, индивидуальные участки подавляющего большинства особей в той или иной степени перекрывались между собой. Таким образом, всю находившуюся под наблюдением локальную группировку меченых животных можно рассматривать в качестве элементарной хорологической ячейки (единицы) видового населения или хоруса. Подробное обоснование на основе 25-летних непрерывных исследований и строгое определение этого понятия дано в предыдущей работе [15].

Приведенные выше фактические данные свидетельствуют о том, что экспериментально сформированная элементарная хорологическая ячейка населения рыжей полевки функционировала на своеобразной градиентной основе. На территории с подкормкой в результате процессов самоорганизации формировалась центральная ротационная зона или своеобразное «ядро» населения с повышенной численностью достаточно оседлого, по данным тотального мечения, населения. Этот «сгусток» наиболее жизнеспособного (судя по большой массе тела особей) населения полевок располагался в самых благоприятных условиях. Вокруг него находилась более обширная и разреженная ротационная периферическая переходная зона с пропорционально меньшей численностью относительно более территориально подвижного населения. Состав частично перекрывающегося населения грызунов в обеих зонах не был постоянным и периодически в той или иной степени обновлялся в зависимости от конкретных экологических условий. Причем в процессах обновления в разных сочетаниях участвовали как животные из центральной, так и из переходной (периферической) зоны. Однако, несмотря на неизбежные процессы частичного перемешивания населения, в четко определенных границах опытного (но неогороженного) участка в осенние, зимние и весенние периоды за счет известных поведенческих и эколого-физиологических механизмов поддерживалась статистически достоверно более высокая численность полевок. В нашем распоряжении нет точных данных относительно внешних пределов переходной ротационной зоны, которая, по всей вероятности, не имеет четко выраженных границ и определяется величиной радиусов индивидуальной территориальной активности животных в конкретные сезоны года.

Результаты постановочных экспериментов с точно дозированной подкормкой в условиях природного биогеоценоза позволили на количественной основе детально проследить строго циклические процессы достаточно длительного формирования и функционирования модельной автономной ячейки видового населения грызунов. Исходя из этого, можно сделать вывод о том, что оформление границ элементарных хорологических ячеек или хорусов на конкретной местности начинается в осенний период после полного прекращения размножения грызунов, когда возрастает естественный отход животных по причине неизбежно увеличивающейся смертности. В результате массовой гибели полевок в зимний период основная часть сохранившегося населения грызунов концентрируется в так называемых стадиях переживания [23], что сопровождается постоянным сокращением общего размера хорусов, включая центральную и переходную ротационные зоны. Минимального размера и численности, полностью сформированные элементарные хорологические единицы населения достигают в переходный зимне-весенний период до начала размножения. В этот период хорусы грызунов в наибольшей степени имеют свойства своеобразных локальных градиентных «континуумов» населения. Конфигурация и степень выраженности границ центральной ротационной зоны, по нашим данным, всецело зависит от особенностей территориального распределения жизненно важных (наиболее калорийных и предпочитаемых) трофических ресурсов в критический для грызунов снежный период. Во время схода снежного покрова стадия локализации населения или «дискретная» стадия формирования хорусов заканчивается.

Приведенные выше результаты полевых экспериментов свидетельствуют о том, что в первый месяц летнего периода в результате интенсивных процессов размножения и начала массового расселения животных границы всех обозначенных ротационных зон расширяются и теряют определенность. В конце лета вплоть до окончания размножения перемешивание населения из различных элементарных хорологических ячеек, располагавшихся ранее в «стадиях переживания», достигает своего максимума. В данный период в зависимости от экологических особенностей конкретных лет население грызунов на достаточно большой территории, как правило, представляет собой в той или иной

степени выровненный типичный континуум населения. На летней стадии расширения границ локального обитания полевок заметные градиентные «континуумы» их населения могут, по нашим наблюдениям, сохраняться только в местах длительного стационарного расположения наиболее крупных и плотно населенных хорусов. Этот этап можно условно обозначить как экспансивный или этап расширения границ локальных поселений грызунов. С наступлением осени после окончания размножения полевок каждый год начинается следующий этап постепенного оформления и сужения границ отдельных хорусов или очередная «дискретная» стадия формирования локальной хорологической структуры населения грызунов и полный цикл завершается.

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. Hanski I. Metapopulation dynamics // *Nature*. 1998. № 396. P. 41-49.
2. Hanski I., Gaggiotti O. *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*. San Diego: Elsevier Academic Press, 2004. 696 p.
3. Wright S. Evolution in Mendelian populations // *Genetics*. 1931. Vol. 16, № 1. P. 97-159.
4. Gilmour J., Gregor J. Demes: a suggested new terminology // *Nature*. 1939. Vol. 144. P. 3642.
5. Dobzhansky Th. Genetics of natural populations // *Genetics*. 1943. Vol. 28. P. 162-186.
6. Dobzhansky Th. Mendelian populations and their evolution // *Amer. Naturalist*. 1950. Vol. 84. P. 312-321.
7. Шварц С.С. Принципы и методы современной экологии животных. Докл. на философском семинаре по вопросам биологии. Свердловск: УФАН СССР, 1960. 51 с.
8. Шварц С.С., Гурвич Э.Д., Ищенко В.Г., Сосин В.Ф. Функциональное единство популяций // *Журн. общ. биол.* 1972. Т. 33, № 1. С. 3-14.
9. Завадский К.М. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 404 с.
10. Наумов Н.П. Пространственные особенности и механизмы динамики численности наземных позвоночных // *Журн. общ. биол.* 1965. Т. 26, № 6. С. 625-633.
11. Наумов Н.П. Пространственная структура вида млекопитающих // *Зоол. журн.* 1971. Т. 50, № 7. С. 965-980.
12. Алтухов Ю.П. Популяционная генетика рыб. М.: Пищевая пром-сть, 1974. 248 с.
13. Флинт В.Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука, 1977. 182 с.
14. Яблоков А.В., Баранов А.С., Розанов А.С. Популяционная структура вида (на примере *Lacerta agilis* L.) // *Журн. общ. биол.* 1981. Т. 42, № 5. С. 645-656.
15. Добринский Н.Л. Элементарная хорологическая структура видового населения на примере полевок // *Экология*. 2010. № 3. С. 212-218.
16. Наумов Н.П. Новый метод изучения экологии лесных грызунов // *Фауна и экология грызунов. Материалы по грызунам. МОИП*. 1951. Вып. 4. С. 3-21.
17. 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.
18. Hayne D.W. Two methods for estimating populations from trapping records // *J. Mammal.* 1949. Vol. 30. P. 399-411.
19. Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1977. 261 с.
20. Добринский Н.Л. Трофический фактор и динамика численности лесных полевок в условиях низкогорного ландшафта на Среднем Урале // *Млекопитающие горных территорий: сб. материалов докл. Междунар. совещ. М.: КМК, 2007. С. 101-107.*
21. Jolly G.M. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration – stochastic model // *Biometrika*. 1965. Vol. 52. P. 225-247.
22. Seber G.A. A note on the multiple-recapture census // *Biometrika*. 1965. Vol. 52. P. 249-259.
23. Наумов Н.П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 203 с.

Поступила в редакцию 20.03.13

N.L. Dobrinskiy

Local chorological structure of the population and dynamics of a spatial distribution of rodents

On the basis of continuous (from 1983 to 2012) researches by results of all-the-year-round experiments in the nature the dynamics peculiarities of chorological structure of the of rodents population are revealed. Regularities of functioning of the local population of voles in the conditions of controllable action of a trophic factor are considered. The phenomenon of returnable rotation of the vole's population is quantitatively proved. Stages of formation of local gradient continuums of the model species population are shown.

Keywords: rodents, dynamics of numbers, trophic factor, population, spatial structure, field experiments.

Добринский Николай Львович,
кандидат биологических наук, старший научный сотрудник
ФГБУН Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Россия, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
E-mail: dobrin@ipae.uran.ru

Dobrinskiy N.L.,
candidate of biology, senior research worker
Institute of Plant and Animal Ecology,
Ural Division, Russian Academy of Sciences
620144 Russia; Yekaterinburg, 8 Marta st., 202
E-mail: dobrin@ipae.uran.ru