

УДК 591.25:599.323.4:504.74.05

## ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЙ СТРУКТУРЫ НАСЕЛЕНИЯ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ В ГРАДИЕНТЕ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ

© 2007 г. С. В. Мухачева

*Институт экологии растений и животных УрО РАН  
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202  
E-mail: msv@ipae.uran.ru*

Поступила в редакцию 04.04.2006 г.

В 1998–2005 гг. на примере европейской рыжей полевки, обитающей в градиенте химического загрязнения среды (Средний Урал), изучали особенности пространственно-временного размещения мелких млекопитающих в трансформированных местообитаниях. Показано, что техногенная деградация пихто-ельников приводит к существенным сдвигам в пространственной структуре и численности населения полевок. Выявлены различия в ходе освоения рыжими полевыми нарушенных и природных территорий на разных фазах популяционной динамики.

*Ключевые слова:* рыжая полевка, пространственная структура, обилие, заселенность, агрегированность, трансформированные местообитания.

По современным представлениям, одним из всеобщих биологических феноменов, сопровождающих усиление антропогенного пресса на биогеоценозы, оказывается инсуляризация местообитаний, пригодных для жизни большинства видов. Прежде единый или слабо разделенный ареал вида делится на фрагменты, окруженные непригодной для жизни особей данного вида средой. Большое значение имеют размеры изолированных участков: для длительного существования популяции предпочтительнее сохранение одного крупного участка с большей численностью особей, чем подразделение территории на несколько мелких, где численность особей будет меньше и более подвержена процессам элиминации.

Фрагментация среды обитания имеет своим следствием изменение “качественных” характеристик территории. При этом уровни выживания и плодовитости, достаточные для присутствия популяции в оптимальных местообитаниях, могут быть недостаточными для низкокачественных участков. В ряде случаев при трансформации микросредовых параметров возможен триггерный эффект. В пессимальных условиях у животных появляются экологические особенности приспособительного характера, позволяющие широко заселять антропогенные биотопы – изменяются набор кормов, миграционная активность, поведенческие реакции (Шилова, 1999).

Большое внимание отечественных и зарубежных исследователей в последние годы уделяется оценке взаимосвязи между структурой местообитаний, пространственным размещением и демо-

графическими характеристиками популяций отдельных видов. Однако они затрагивают контрастные местообитания естественного генезиса либо созданные экспериментально (Буяльская и др., 1995; Лукьянова, Лукьянов, 2004; Mazukiewicz, 1986; Rajska-Jurgiel, 1992). Лишь немногие работы посвящены особенностям пространственно-временного распределения мелких млекопитающих в местообитаниях, трансформированных в ходе антропогенного воздействия (Лукьянова, Лукьянов, 1992, 1998; Мухачева, 2005a; Paradis, Croset, 1995).

В результате длительного техногенного воздействия на экосистемы Среднего Урала происходит интенсивная деградация лесных фитоценозов, следствием которой является фрагментация местообитаний. В связи с этим на техногенно измененных и ненарушенных территориях можно ожидать существенных различий в численности и пространственном распределении типично лесных видов. Цель настоящего исследования – изучить пространственно-временное размещение населения рыжей полевки и его динамику в градиенте техногенного загрязнения среды.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работы положены материалы по изучению пространственной структуры населения рыжей полевки в градиенте техногенно измененных местообитаний в окрестностях Среднеуральского медеплавильного комбината в бесснежные сезоны 1998–2005 гг. Предприятие действует дли-

тельный срок (с 1940 г.), зоны поражения вокруг него ярко выражены. Для исследования были выбраны ключевые участки, расположенные последовательно на разном удалении от источника эмиссии к западу от него: в импактной (1 и 2 км) и буферной (4 и 6 км) зонах. В качестве контрольных использованы участки (в 20 и 30 км), на которых техногенная нагрузка была принята в качестве минимальной (на уровне регионального фона). Более подробно полигон описан ранее (Воробейчик и др., 1994; Мухачева, Лукьянов, 1997). Для характеристики местообитаний на каждом из шести ключевых участков в 75 квадратах (5 × 5 м с ловушкой в центре) картировали микросреду. Для этого использовали 10 количественных признаков, учитывающих состояние растительности, а также площадь, занятую лежащими стволами, вывалами, опадом (веточным, хвойным, листовым), прикорневыми ветвями хвойных (Буяльская и др., 1995).

В качестве модельного объекта использовали европейскую рыжую полевку (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) – доминирующий вид в сообществах мелких млекопитающих сравниваемых территорий. Безвозвратное изъятие животных проводили линиями плашек (50–100 шт.) в течение 5 сут. Каждая ловушка в линии имела свой порядковый номер, позволяющий регистрировать места поимки животных. Отработано более 13,6 тыс. ловушко-суток (8,1 тыс. – на нарушенных участках, 5,5 тыс. – на фоновой территории), добыто 433 рыжие полевки (157 и 256 особей соответственно). Для характеристики пространственной структуры населения использовали индексы общего и частного обилия, заселенности территории и агрегированности населения (Лукьянова, Лукьянов, 1992). Для перевода данных по относительной численности зверьков в показатели плотности использовали методику А.Д. Бернштейн с соавт. (1995). Статистическую обработку данных проводили с использованием ПСП EXEL 6.0 и STATISTICA 5.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

### *Характеристика местообитаний рыжей полевки в градиенте техногенного загрязнения*

Рыжая полевка принадлежит к фоновым видам лесов умеренного климата, предпочитает осветленные участки леса, опушки, вырубки с обильным подлеском, хорошим травостоем из лесного разнотравья, ягодными полукустарничками. К оптимальным условиям относится и захламленность леса – обилие валежника, трухлявых пней и лежащих стволов. В целом выбор места обитания рыжими полевками определяется кормностью, микроклиматом, наличием естественных убежищ и конкурентными отношения-

ми. В ряде исследований (Европейская..., 1981) показано, что вне экстремальных условий решающую роль в распределении зверьков имеет пищевой фактор. По мнению других авторов (Mazurkiewicz, Chetnicki, 1992), ключевыми факторами, определяющими неравномерный характер распределения рыжей полевки в лесных местообитаниях, являются “защитные” свойства растительного покрова (наличие подлеска, высоких папоротников, упавших мертвых деревьев).

Основные микросредовые характеристики ключевых участков (по одному из каждой зоны) приведены в табл. 1. Исходно во всех зонах представлен один тип леса – ельник-пихтарник липняковый. На фоновой территории (20–30 км) растительная ассоциация может быть определена как неморально-кисличная (Воробейчик и др., 1994). На долю здоровых деревьев приходится около 50%, а занятая ими площадь в 4 раза выше, чем в импактной зоне. Травяно-кустарничковый ярус (48 видов) занимает до 50% территории, около 25% территории покрыто мхом. В большинстве квадратов отмечены заросли папоротника и “завалы” из лежащих стволов и веточного опада.

По мере приближения к факелу выбросов закономерно ухудшается жизненное состояние древостоя, активизируются процессы его гибели, замедляется возобновление, инсуляризуется горизонтальная структура. Характер растительной ассоциации в буферной зоне еще не меняется, но живой напочвенный покров претерпевает существенные изменения: видовое богатство снижается на 20%, а площадь, занятая травянистой растительностью, уменьшается в 2,5–3 раза.

В импактной зоне трансформация фитоценоза прогрессирует. Происходит дальнейшее ухудшение жизненного состояния древостоя, уменьшаются средний диаметр деревьев и их высота, увеличивается доля сухостоя. Травяной ярус занимает не более 10% площади и представлен главным образом злаками и хвощом. Около 1/3 площади покрыто толстым слоем опада и почти лишено растительности. Сильное развитие получают прикорневые ветви хвойных (пихты и ели), которые можно рассматривать в качестве дополнительных “защитных” элементов.

В непосредственной близости от факела выбросов деградация фитоценозов достигает максимума, прилегающая к заводу территория (до 0,5 км в изученном направлении) представляет собой “техногенную пустыню”, почти лишенную высшей растительности и верхних горизонтов почвы. Предельно гомогенизированная среда для обитания рыжей полевки непригодна.

По мере удаления от факела выбросов концентрация тяжелых металлов в компонентах биоценоза (почве, подстилке, кормовых объектах полевки) существенно снижается. Так, содержание ме-

**Таблица 1.** Характеристика местообитаний и основных параметров пространственного размещения ( $M \pm m$ ) особей рыжей полевки в градиенте техногенной нагрузки (Средний Урал, 1998–2005 гг.)

Признак	Зона техногенной нагрузки		
	фоновая	буферная	импактная
Удаление от источника, км	30	5	1
Характеристика местообитаний животных			
Количество описанных площадок	75	75	75
Площадь, занятая			
живыми деревьями, м <sup>2</sup>	1.01 ± 0.09	0.55 ± 0.06	0.26 ± 0.05
прикорневыми ветвями хвойных, %	0.0	5.2 ± 0.8	23.1 ± 1.8
кустарниками, %	25.0 ± 2.6	25.6 ± 2.5	15.5 ± 1.9
травами и кустарничками, %	50.5 ± 2.6	17.2 ± 1.9	11.1 ± 0.9
мхом, %	24.5 ± 1.4	14.4 ± 1.1	16.6 ± 1.8
хвойным и лиственным опадом, %	0.5 ± 0.1	37.6 ± 2.9	33.7 ± 2.9
веточным опадом, м <sup>2</sup>	0.16 ± 0.03	0.22 ± 0.04	0.21 ± 0.03
лежащими стволами деревьев, м <sup>2</sup>	1.27 ± 0.13	0.82 ± 0.17	0.76 ± 0.10
Общая площадь вывалов, м <sup>2</sup>	0.25 ± 0.11	0.11 ± 0.09	0.03 ± 0.01
Влажность участка, баллы	0.55	0.08	0.04
Характеристика пространственного размещения животных			
Отработано ловушко-суток	5650	3480	3620
Отловлено зверьков, экз.	278	94	58
Общее обилие, экз/100 лов.-сут.	4.92 ± 0.01	2.70 ± 0.03	1.36 ± 0.02
Частное обилие, экз/100 лов.-сут.	35.46 ± 0.03	32.64 ± 0.14	29.26 ± 0.23
Заселенность территории, %	15.08 ± 0.99	8.21 ± 0.93	4.78 ± 0.63
Агрегированность населения, отн. ед.	2.35 ± 0.07	3.98 ± 0.11	6.11 ± 0.13

ди в почвах буферной и фоновой зон в 5–10 раз ниже импактных значений (Кайгородова, Воробейчик, 1996), в рационе полевок – в 6.5–14.5 раза соответственно (Мухачева, 2005б).

Таким образом, анализируемые участки представляют собой серию техногенно измененных местообитаний, степень деградации которых снижается по мере удаления от источника эмиссии. Уменьшение числа пригодных для обитания микроучастков в зонах техногенного загрязнения сопровождается снижением их “потребительских” качеств для особей рыжей полевки, что отражается как в характере распределения животных по территории, так и в их численности.

#### *Характеристика пространственного распределения животных*

Основные показатели, характеризующие пространственное распределение рыжих полевок и их обилие в градиенте техногенного загрязнения среды, приведены в табл. 1. *Индекс общего обилия (I)* отражает относительную численность животных на территории в целом, включая пригодные для обитания вида участки, а также незасе-

ленные им территории. Среднестатистические показатели относительной численности населения рыжей полевки в буферных и фоновых местообитаниях были в 2.0–3.6 раза выше в сравнении с импактными участками ( $f = 15.36$ ;  $P = 0.001$ ).

Для оценки относительной численности животных на реально заселенных ими участках был использован *индекс частного обилия (A)*. Его значения на нарушенных участках снижаются незначительно – менее чем на 20% ( $f = 5.96$ ;  $P = 0.024$ ). “Емкость” фрагментов пихто-ельников, сохранившихся в импактной зоне, немногим ниже ненарушенных, и в благоприятных условиях локальная плотность населения полевок на этих участках, вероятно, может приближаться к фоновой. Однако исследования, проведенные нами ранее, показали, что вблизи факела выбросов (1 км) местообитания можно охарактеризовать как транзитные: население представлено в основном мигрирующими особями, стабильных поселений здесь не формируется (Мухачева, Лукьянов, 1997). За 15-летний период наблюдений отмечали единичные случаи выкармливания выводков.

Для описания пространственного размещения животных мы использовали *индексы заселенно-*

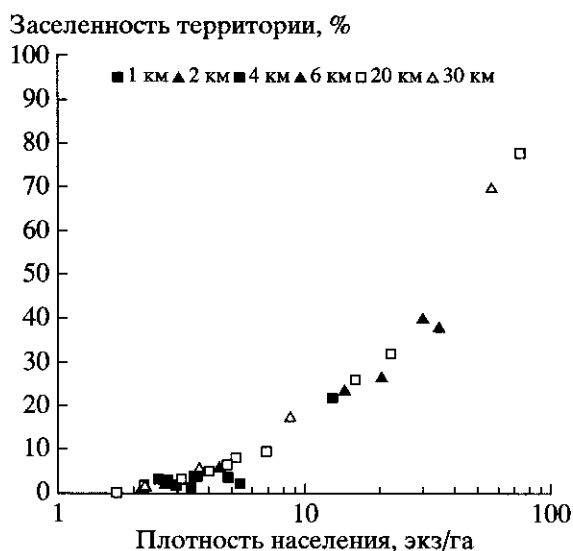


Рис. 1. Изменение показателя заселенности территории в зависимости от плотности населения рыжей полевки в градиенте техногенно измененных местообитаний.

сти территории ( $F$ ) и агрегированности населения ( $Ag$ ). Первый отражает совокупную емкость местообитания для особей данного вида и показывает, какая доля территории (в %) от обследованной занята животными. Анализ усредненных оценок этого индекса показал, что в импактной зоне заселяется в среднем около 5% территории, тогда как на буферной и фоновой – доля “освоенных” участков увеличивается в 1.7–3.2 раза ( $f = 15.56$ ;  $P = 0.001$ ). По другим данным (Лукьянова, Лукьянов, 1998), заселенность территорий вблизи предприятий меденплавильного производства составляла 3%, ненарушенных участков – около 60%.

Известно, что в естественных местообитаниях доля территории, занятая рыжей полевкой, увеличивается с ростом плотности вида. Так, например, в пихтовых лесах с примесью березы и осины (Кемеровская обл.) рыжей полевкой заселяется 10–20% доступной территории при плотности до 5 экз/га, 30–40% – при 7–15 экз/га, 60–70% – при достижении плотности в 25–30 экз/га (Европейская..., 1981). Собственные расчетные данные позволяют заключить, что на исследованных нами участках заселенность территории существенно ниже указанных значений, хотя и зависит от плотности зверьков ( $R = 0.85$ ). Так, при плотности полевков до 6 экз/га заселяется менее 10% территории, при 10–40 экз/га занято уже 20–40%, при достижении максимальных (за период наблюдений) значений плотности (60–80 экз/га) не использовалось лишь 20% площади исследованных участков (рис. 1). Вероятно, причина этого в увеличении размеров индивидуальных участков на

нарушенных территориях. Известно, что в неблагоприятных условиях, а также при низкой численности участки зверьков крупнее, чем в условиях оптимума: размеры варьируют от 0.04 до 1 га, в исключительных случаях – до 2.2 га (Европейская..., 1981).

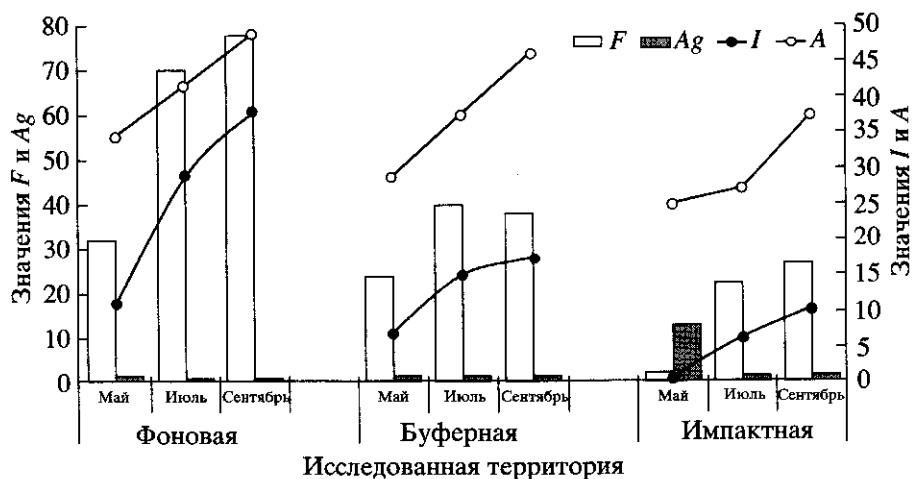
Для оценки агрегированности населения было использовано отношение индексов частного обилия и заселенности. Агрегированность животных находилась в обратной зависимости от относительной численности животных ( $R = -0.41$ ), минимальные значения отмечены на фоновой территории; с ростом фрагментации среды обитания зарегистрировано его увеличение в 1.7–2.6 раза на буферных и импактных участках (табл. 1). Известно, что агрегация зверьков в группы характерна для условий, когда численность популяции низка. В таких группах численность зверьков в 3–4 раза выше, чем на окружающих территориях (Окулова, Хелевина, 1989). Кроме того, молодые зверьки часто стараются держаться вместе независимо от уровня плотности. Основу населения нарушенных территорий, особенно импактных, составляют мигрирующие особи, в составе которых преобладает расселяющийся молодняк (Мухачева, Лукьянов, 1997). Это также сказывается на показателях пространственного распределения полевков вблизи факела выбросов.

Охарактеризовав в целом численность и особенности пространственного размещения особей, проанализируем их изменения во времени (в течение бесснежного периода, а также в разные фазы популяционного цикла).

#### Особенности пространственной структуры на разных фазах популяционного цикла

Население рыжей полевки в районе исследования характеризуется устойчивой трехлетней цикличностью: депрессия – фаза роста – пик. Для сравнительного анализа мы выбрали два контрастных варианта: фазу пика (2004 г.) и фазу депрессии (2005 г.). В целом характер изменений изученных показателей в градиенте техногенного загрязнения сходен (табл. 2). От фазы депрессии численности к пику отмечается существенное увеличение общего обилия и заселенности территории, резко снижается агрегированность, а частное обилие изменяется незначительно.

На фазе депрессии относительная общая численность зверьков во всех местообитаниях невысока, вблизи от факела выбросов (1 км) в мае-июне рыжие полевки вообще не регистрировались, единичные особи были отловлены лишь в июле-сентябре. Заселенность территории на всех участках была незначительна, при этом агрегированность населения была высокой (см. табл. 2). Таким образом, на фазе депрессии численности



**Рис. 2.** Сезонная динамика показателей общего ( $I$ ) и частного обилия ( $A$ ), заселенности территории ( $F$ ) и агрегированности ( $Ag$ ) населения рыжей полевки в градиенте техногенно измененных местообитаний.

техногенными воздействиями. Выполненные нами расчеты показали, что действием факторов техногенной природы определяется около 3/4 вариабельности показателя заселенности территории и более 60% изменчивости показателей общего обилия и агрегированности населения. В то же время вариабельность показателя частного обилия на 95% определяется естественной хронографической изменчивостью.

#### *Сезонная динамика показателей пространственной структуры населения*

Для сравнительного анализа сезонной динамики показателей пространственной структуры использованы данные 2004 г. Наиболее резкие изменения на протяжении бесснежного периода были зарегистрированы в импактной зоне, на буферных и фоновых участках численность и распределение зверьков изменялись постепенно (рис. 2). Общее обилие полевок на сравниваемых участках увеличивалось главным образом с мая по июль (в период массового размножения животных): на буферных и фоновых территориях численность животных изменилась в 2.2–2.6 раза, в импактной зоне – в 12 раз. В летне-осенний период, когда интенсивность размножения падает, численность зверьков в слабонарушенных и естественных местообитаниях возрастает на 20–30%, на импактном участке – в 1.7 раза. Рост численности населения сопровождается изменениями в размещении рыжих полевок на сравниваемых территориях: заселенность территории меняется сходным образом, агрегированность особей – по-разному. В буферной зоне показатель агрегированности сохраняется на одном уровне в течение всего сезона, на фоновых участках снижается к осени вдвое (по сравнению с весенним периодом). Максимальные (10-кратные) изменения зарегистрированы

в импактной зоне: в мае единичные особи концентрировались в наиболее благоприятных участках в пределах рассматриваемой территории; к июлю, когда численность животных увеличивается за счет расселяющегося молодняка, размещение полевок становится более равномерным и приближается к значениям буферных участков в весенний период.

В течение бесснежного периода животные осваивали территорию по-разному. Так, в импактной зоне зверьки сначала заселяли все пригодные для обитания фрагменты сохранившегося пихто-ельника, затем происходило “уплотнение” уже освоенных участков. В то же время на буферных и фоновых территориях зверьки постепенно заселяли свободные микростанции при одновременном незначительном увеличении показателей частного обилия.

Таким образом, техногенная трансформация местообитаний приводит к существенным сдвигам в пространственно-временной структуре и численности населения рыжей полевки. О крайнем неблагополучии среды обитания в непосредственной близости от источника эмиссии свидетельствует отсутствие постоянных поселений зверьков. По мере удаления от факела выбросов и восстановления качества местообитаний становится возможным устойчивое существование в течение полного жизненного цикла как отдельных особей, так и населения в целом. Вариабельность значений относительной численности и агрегированности населения на 60%, заселенности территории – на 75% определяются действием факторов техногенной природы, локальная плотность на 95% обусловлена естественной хронографической изменчивостью.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 06-04-48359) и гранта поддержки ведущих научных школ (НШ-5286.2006.4).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бернштейн А.Д., Михайлова Т.В., Апекина Н.С.* Эффективность метода ловушко-линий для оценки численности и структуры популяций рыжей полевки // Зоол. журн. 1995. Т. 74. Вып. 7. С. 119–127.
- Буяльская Г., Лукьянов О.А., Мешковская Д.* Детерминанты локального пространственного распределения численности островной популяции рыжей полевки // Экология. 1995. № 1. С. 35–45.
- Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г.* Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург: УИФ "Наука", 1994. С. 149–159.
- Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. 352 с.
- Кайгородова С.Ю., Воробейчик Е.Л.* Трансформация некоторых свойств серых почв под действием выбросов медеплавильного комбината // Экология. 1996. № 3. С. 187–193.
- Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А.* Характеристика обилия и пространственной структуры населения рыжей полевки на техногенных территориях // Животные в условиях антропогенного ландшафта. Екатеринбург, 1992. С. 85–95.
- Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А.* Реакция сообществ и популяций мелких млекопитающих на техногенные воздействия // Усп. совр. биол. 1998. Т. 118. Вып. 6. С. 694–707.
- Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А.* Экологически дестабилизированная среда: влияние на население мелких млекопитающих // Экология. 2004. № 3. С. 210–217.
- Мухачева С.В.* Динамика пространственной структуры населения рыжей полевки в градиенте техногенного загрязнения среды обитания // Популяции в пространстве и времени. Н. Новгород, 2005а. С. 251–253.
- Мухачева С.В.* Особенности питания рыжей полевки в условиях техногенного загрязнения среды обитания // Сиб. экол. журн. 2005б. № 3. С. 523–533.
- Мухачева С.В., Лукьянов О.А.* Миграционная подвижность населения рыжей полевки в градиенте техногенных факторов // Экология. 1997. № 1. С. 34–39.
- Окулова Н.М., Хелевина С.М.* Мелкие лесные млекопитающие Ивановской области и ее окрестностей. Иваново: ИГУ, 1989. 100 с.
- Шилова С.А.* Популяционная организация млекопитающих в условиях антропогенного воздействия // Усп. совр. биол. 1999. Т. 119. № 5. С. 487–503.
- Mazurkiewicz M.* The influence of undergrowth distribution on utilization of space by bank vole populations // Acta theriol. 1986. V. 31. № 1–4. P. 55–69.
- Mazurkiewicz M., Chetnicki W.* The pattern of dispersion of the Bank Voles in a mosaic of two forest habitats occurring in small or large patches // Mesogee. 1992. V. 52. P. 94.
- Paradis E., Croset H.* Assessment of habitat quality in the Mediterranean pine vole by the study of survival rates // Can. J. Zool. 1995. V. 73. № 8. P. 1511–1518.
- Rajska-Jurgiel E.* Demography of woodland rodents in fragmented habitat // Acta theriol. 1992. V. 37. № 1–2. P. 73–90.