

УДК 591.5+599.32+59.08

МИГРАЦИОННАЯ ПОДВИЖНОСТЬ НАСЕЛЕНИЯ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*Clethrionomys glareolus*, Schreber 1780) В ГРАДИЕНТЕ ТЕХНОГЕННЫХ ФАКТОРОВ¹

© 1997 г. С. В. Мухачева, О. А. Лукьянов

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

Поступила в редакцию 19.10.95 г.

На примере рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Schreber 1780), обитающей на Среднем Урале, в период 1990–1994 гг. исследовалась миграционная активность животных в градиенте техногенно деградированных местообитаний с использованием метода многосуточного безвозвратного изъятия. Исходный тип лесных сообществ был представлен пихтово-еловым лесом. Доля мигрантов в населении закономерно нарастала по мере ухудшения качества среды обитания. Вблизи источников техногенной эмиссии преобладают транзитные временные местообитания, в которых существование животных возможно в течение ограниченных периодов. По мере удаления от источника воздействия и восстановления качества местообитаний они по своему типу приближаются к донорным, в которых возможно устойчивое существование особей в течение полного жизненного цикла.

1. ВВЕДЕНИЕ

Изучение экологических механизмов поддержания устойчивости популяций в антропогенно нарушенной среде обитания является одной из приоритетных задач современной популяционной экологии животных. В настоящее время, исходя из теоретических представлений и эмпирических фактов, все большее значение в качестве одного из основных механизмов поддержания устойчивости популяций мелких млекопитающих отводится внутривидовой миграции. В литературе имеются факты о том, что роль и интенсивность миграций широко распространенных видов мелких млекопитающих особенно усиливаются в пессимальных нестабильных местообитаниях как естественного, так и антропогенного происхождения. Распространенность данного феномена среди разных видов мелких млекопитающих изучена крайне недостаточно как с фактологических, так и теоретических позиций, что, в частности, и определяет актуальность исследования миграционной подвижности населения мелких млекопитающих в градиенте техногенно деградированных местообитаний.

2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работы положены материалы по миграционной активности рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Schreber 1780) в бесснежные сезоны 1990–1994 гг. в градиенте техногенно дегра-

дированных местообитаний, расположенных на территориях, прилегающих к Среднеуральскому медеплавильному заводу (Средний Урал). Для исследования были отобраны пробные участки, располагающиеся последовательно на разном удалении от источника техногенных выбросов и характеризующие собой серию местообитаний вида в градиенте техногенной нагрузки. В зависимости от интенсивности техногенного воздействия и степени трансформации фитоценозов были выбраны четыре пробных участка, расположенных на расстоянии 1, 2, 4 и 20 км соответственно в западном направлении от источника эмиссии. При этом в качестве контроля использован участок, находящийся в 20 км от факела выбросов, техногенная нагрузка на котором была принята в качестве минимальной (на уровне регионального фона). Исходным типом лесных сообществ на всех изученных участках является пихтово-еловый лес.

Отлов животных проводили методом ловушковых линий. Давилки выставляли по 25–100 шт. на 4 суток, расстояние между ловушками в линиях – 5 м. Проверку ловушек производили ежедневно в утренние часы. Объем проведенных работ и количество отловленных рыжих полевок дифференциально для каждого из пробных участков приведены в табл. 1.

2.1. Описание местообитаний рыжей полевки

Количественное описание фитоценологических и техногенных характеристик местообитаний рыжей полевки, находящихся на разном удалении от

¹ Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках проектов 94-04-12866-а, 96-04-48013.

Таблица 1. Объем проведенных работ и количество отловленных рыжих полевок на разном удалении от источника техногенной эмиссии (Средний Урал, СУМЗ, 1990–1994 гг.)

Параметры	Среднее удаление от завода, км				Σ
	1	2	4	20	
Число отловленных животных, экз.	31	49	115	125	320
Число отработанных ловушко-суток	1680	3700	4720	3440	13 540

источника эмиссии, приведено в табл. 2. В районе действия медеплавильного завода наблюдается значительная деградация лесных фитоценозов. По мере приближения к источнику эмиссии закономерно ухудшается жизненное состояние древо-

стоя, активизируются процессы его гибели, замедляется возобновление, инсуляризуется горизонтальная структура. Обедняется видовой состав травостоя, лесные виды замещаются луговыми и эксплерентами. В зоне максимального загрязнения травяной ярус либо отсутствует, либо состоит из хвоща и злаков. Сильное развитие здесь получает моховой покров, который занимает свободное пространство, освободившееся вследствие деградации травяно-кустарничкового яруса. По мере удаления от факела выбросов снижается концентрация тяжелых металлов в почве и кормовых объектах (содержимом желудков) рыжих полевок. Таким образом, анализируемые участки представляют для рыжей полевки серию техногенно измененных местообитаний, степень деградации которых закономерно снижается по мере удаления от источников техногенной эмиссии.

Таблица 2. Фитоценотическая и техногенная характеристика местообитаний рыжей полевки, расположенных на разном удалении от источника техногенной эмиссии (Средний Урал, СУМЗ)

Параметр	Среднее удаление от завода, км			
	1	2	4	20
Древостой (Ахметшина, Хантемирова, 1994)				
Доля здоровых особей, %				
ели	21–70	32–67	22–55	≈49–91
пихты	17–44	16–44	34–53	≈35–82
Средний диаметр, см				
ели	10–12	11–16	18–25	≈12–19
пихты	8–11	7–9	10–14	≈10–15
Запас, м ³ /га	28–88	71–216	180–302	≈170–314
Сомкнутость крон, %	15–34	28–51	42–52	≈34–57
Плотность подроста, шт./га				
ели	400–640	80–720	1120–3840	≈560–160
пихты	720–1440	1600–2800	1520–6400	≈1840–3440
Травостой (Ахметшина, Хантемирова, 1994)				
Число видов сосудистых растений	15	18	35	≈48
Биомасса, г/м ²	0.8–47	0.3–13	6–35	≈5–21
Доля в биомассе, %				
злаков	0.0–5	0.0–15	6–16	≈2–20
крупнотравья	0.0–2	0.0–11	6–37	≈15–55
мелкотравья	0.0	0.0	10–31	≈31–69
эксплерентов	100	100	39–84	≈9–39
лесных (без хвоща)	0.0	0.0–3	18–61	≈75–98
Покров мхом, %	34–75	56–77	51–64	≈11–41
Концентрация металлов в почве, мкг/г (Воробейчик, 1995)				
Медь	134–177	137–177	86–164	16–45
Свинец	187–325	106–230	30–195	16–27
Кадмий	6–22	9–24	3–10	1–2
Суммарная концентрация металлов в кормовых объектах рыжих полевок (Мухачева, Безель, 1995)				
Отношение к фону	4.6	3.0	2.4	1.0

Таблица 3. Характеристика обилия оседлых и мигрирующих особей и общего обилия населения рыжей полевки в местообитаниях разной степени техногенной деградации (Средний Урал, СУМЗ, 1990–1994 гг.)

Параметры	Среднее удаление от завода, км				Значимость тенденции по критерию знаков, P
	1	2	4	20	
Обилие оседлых особей (N) на 100 лов.	0	1.26	15.69	14.31	0.109
Суточный поток мигрантов (M) на 100 лов.	≈ 1.85	1.34	2.49	0.46	0.344
Общее обилие особей ($I = N + M$) на 100 лов.	≈ 1.85	2.60	18.18	14.77	0.109
Доля мигрантов в населении ($v = 100 M/I$), %	100	51.5	13.7	3.1	0.016

2.2. Анализ обилия и подвижности населения

Анализ численности оседлых и мигрирующих особей рыжей полевки проводили на основе метода многосуточного безвозвратного изъятия (Лукьянов, 1988, 1993; Щипанов, 1992) исходя из представлений, что характер кривых вылова мелких млекопитающих в существенной мере определяется численностью оседлых и мигрирующих животных в зоне вылова. При наличии как оседлых, так и мигрирующих особей в популяциях их последовательные суточные уловы убывают за счет нарастающего изъятия резидентного населения, постепенно выходя из плато, величина которого пропорциональна потоку мигрантов через территорию облова в единицу времени. В случае, если популяция представлена только оседлыми особями, убывание последовательных суточных уловов аппроксимируется геометрической прогрессией, тогда как при наличии в популяции только мигрирующих особей последовательные уловы флуктуируют на постоянном уровне.

Оценивание численности оседлых особей N , обитающих в зоне действия ловушек, потока мигрантов M , проходящих через эту территорию в течение суток, и суточной улавливаемости p (вероятности особей быть отловленными в течение суток) животных проводили с помощью метода многосуточного безвозвратного изъятия на основе линейной регрессии, связывающей последова-

тельные суточные уловы C_t с накопленными к данным суткам уловами K_{t-1} и порядковыми номерами суток отлова t (Лукьянов, 1988):

$$C_t = A - pK_{t-1} + b(t-1),$$

где A , p и b – коэффициенты регрессии, получаемые на основе известных последовательных значений переменных (C_t , K_{t-1} и t) методом наименьших квадратов. Оценки исходной численности оседлых N и потока мигрирующих M особей, проходящих ежесуточно через территорию облова, определяются через A , b и p по формулам

$$N = (Ap - b)/p^2; \quad M = b/p^2.$$

Долю мигрантов (%) в общей численности населения, представленном как оседлыми N , так и мигрирующими M особями, вычисляли по выражению: $v = 100M/(N + M)$.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ

Характер кривых вылова рыжих полевок в местообитаниях разного качества (рис. 1) говорит о существовании значительных различий в структуре населения рыжей полевки сравниваемых местообитаний. Отсутствие снижения последовательных уловов в сильно деградированных местообитаниях на расстоянии 1 км от источника техногенной эмиссии свидетельствует о доминировании в населении мигрирующих особей. Незначительное снижение уловов в местообитаниях со средним (2 км) и слабым (4 км) уровнем нарушенности местообитаний показывает, что в населении имеются как оседлые, так и мигрирующие особи, причем доля последних в населении достаточно высока. Существенное и достаточно резкое снижение уловов в ненарушенном местообитании в 20 км от источника загрязнения указывает на доминирование в населении оседлых особей.

Количественный анализ подтвердил высказанные предположения (табл. 3). В градиенте техногенных факторов по мере изменения степени деградации местообитаний наблюдались устойчивые изменения следующих характеристик рыжей полевки: обилия оседлых и мигрирующих особей, общего обилия животных и доли мигран-



Рис. 1. Характер кривых вылова рыжей полевки из местообитаний, расположенных на разном удалении (1, 2, 4 и 20 км) от источника техногенной эмиссии. Средний Урал, СУМЗ. Усредненные данные за 1990–1994 гг.

тов в населении. Обилие оседлых особей закономерно возрастало по мере восстановления качества местообитаний, достигая наибольших значений в зоне слабой техногенной нагрузки и на фоне. Аналогичная тенденция наблюдалась для общего обилия животных, включающего в качестве частных компонент обилие оседлых и мигрирующих особей. Абсолютный поток мигрантов значительно меньше зависел от качества местообитаний: оценки данного параметра на сравниваемых участках не испытывали каких-либо направленных изменений, хотя и достигали наименьших значений у населения фоновых ненарушенных местообитаний. Наиболее отчетливая направленная тенденция в градиенте качества местообитаний имела место для доли мигрантов в населении, которая по мере деградации среды обитания устойчиво нарастала (рис. 2). Отметим также наличие обратной связи ($r = -0.87$) между долей мигрирующих особей в населении и его общим обилием (рис. 3).

4. ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящий период развития популяционной экологии миграция признана в качестве одного из ключевых факторов (параметров) динамики и устойчивости видовых популяций мелких млекопитающих (Gaines, McClenaghan, 1980; Stenseth, 1983; Lidicker, 1985). При этом предполагается, что миграции выполняют основную функцию в процессах как колонизации и реколонизации депопулированных территорий, так и плотностнозависимой регуляции численности популяций (Наумов, 1955; Демидов, 1991; Лукьянов, 1993; Щипанов и др., 1992; Andrzejewski et al., 1963; Krebs et al., 1969, 1973; Lidicker, 1973, 1985; Tamarin, 1977; Abramsky, Tracy, 1979; "Animal Dispersal", 1992). К сожалению, эти положения во многом носят декларативный характер и недостаточно обоснованы конкретными эмпирическими данными.

В последнее время появились работы, касающиеся изучения миграционной активности широко распространенных видов в условиях пессимума различного происхождения. Так, О.А. Лукьяновым и Л.Е. Лукьяновой (1996) показано, что миграционная активность рыжей полевки в пессимальных антропогенных местообитаниях более высока в сравнении с оптимальными заповедными. Подобные результаты были получены также рядом авторов, изучавших миграционную активность мелких млекопитающих в зависимости от качества среды обитания. Н.П. Наумов (1955) продемонстрировал, что мозаичность оптимальных местообитаний существенно снижает миграционную активность обыкновенной полевки в сравнении с более однородными пессимальными станциями. С.В. Симак (1993) обнаружил повышенную интенсивность миграции обыкновенной

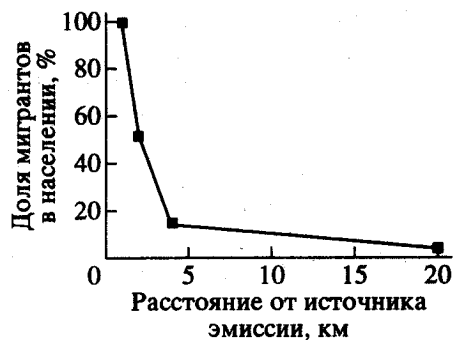


Рис. 2. Изменение доли мигрирующих особей в населении рыжей полевки из местообитаний, расположенных на разном удалении от источника техногенной эмиссии. Средний Урал, СУМЗ. Усредненные данные за 1990–1994 гг.

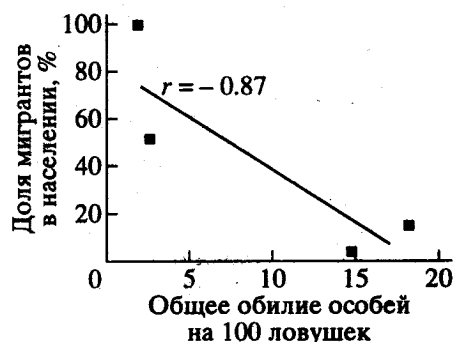


Рис. 3. Зависимость между долей мигрирующих особей в населении рыжей полевки и его общим обилием. Средний Урал, СУМЗ. Усредненные данные за 1990–1994 гг.

полевки и степной мышовки в биотопах с нестабильной кормовой базой. По данным Н.А. Щипанова (1990), в населении белобрюхих белозубок в стабильном местообитании преобладали оседлые особи, тогда как в периодически затапливаемом – мигрирующие. Также известны факты возрастания подвижности мелких млекопитающих на фазе депрессии численности, которая могла являться следствием пессимизации среды (Наумов, 1955; Ивантер, 1975; Шилов, 1977; Бердюгин, 1983; Лукьянов, 1991, 1993; Stickel, 1960).

На примере одного из широко распространенных видов мелких млекопитающих – рыжей полевки – сделана попытка охарактеризовать интенсивность миграции особей в градиенте техногенно измененных местообитаний. Судя по среднестатистическим показателям обилия, полученным в течение пяти сезонов исследования и достаточно хорошо отражающих качество среды обитания, общая относительная численность населения рыжей полевки в слабонарушенных и ненарушенных фоновых местообитаниях была практически на порядок выше в сравнении с биотопами, деградированными в сильной и средней

степени. В целом сходная тенденция наблюдалась и для индекса обилия только оседлой части населения. В соответствии с этим показателем пригодность местообитаний для создания устойчивых стабильных поселений вида снижается в направлении от фоновых и слабонарушенных местообитаний к существенно измененным. Некоторое возрастание обилия рыжей полевки в слабоизмененных местообитаниях в сравнении с контрольными объясняется повышением мозаичности пихтово-еловых насаждений в этих условиях, что положительно отражается на благополучии вида. В условиях сильно деградированных местообитаний вблизи источника техногенной эмиссии создание стабильных поселений оседлых особей вообще исключается, что свидетельствует о крайнем неблагоприятии среды обитания для данного вида и невозможности существования как отдельных особей в течение полного жизненного цикла, так и населения в целом. Действительно, в этих условиях в течение пяти лет исследований нами не было зафиксировано ни одного случая выкармливания выводков (отсутствовали кормящие самки). Население рыжей полевки в этих условиях было представлено только транзитными мигрирующими особями из сопредельных более благоприятных местообитаний, расположенных на значительном удалении от источника техногенного воздействия.

Таким образом, степень транзитности-донорности местообитаний (Наумов, 1965; Садыков, Бененсон, 1992; Anderson, 1970; Hansson, 1977) закономерно изменяется в градиенте стрессующих техногенных факторов. Вблизи источников техногенной эмиссии преобладают транзитные временные местообитания, в которых существование животных возможно в течение ограниченных благоприятных периодов (летне-осенний сезон). По мере удаления от источника техногенных воздействий и восстановления качества местообитаний они по своему типу все более приближаются к донорным местообитаниям, в которых возможно как устойчивое существование особей в течение жизненного цикла, так и всего населения в целом. За счет эмиграции животных из этих местообитаний осуществляется заселение более деградированных транзитных местообитаний.

Для сравнительного анализа подвижности населения рыжей полевки в экологическом градиенте местообитаний наибольший интерес представляет доля мигрантов во всем населении, которая не зависит от абсолютных значений обилия. Показатель миграционной подвижности населения закономерно нарастал по мере ухудшения качества среды обитания, достигая максимального значения вблизи источника негативного влияния и минимального – в условиях регионального фона. Об этом же свидетельствует направленное снижение доли мигрантов в населе-

нии по мере повышения его обилия. Полученные данные достаточно хорошо согласуются с представлениями О.А. Лукьянова и Л.Е. Лукьяновой (1996) о том, что миграция в условиях пессимума выполняет репарационную функцию и в совокупности с репродукцией является одним из ключевых демографических параметров, позволяющих в краткие сроки реколонизировать локальные депопулированные территории.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ахметшина Г.Н., Хантемирова Е.В. Высшая растительность // Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарфонов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург, 1994. С. 149–159.
- Бердюгин К.И. Некоторые методические аспекты изучения степени оседлости и миграционной активности в популяциях грызунов // Исследование актуальных проблем териологии. Свердловск, 1983. С. 13–17.
- Воробейчик Е.Л. Изменение мощности лесной подстилки в условиях химического загрязнения // Экология. 1995. № 4. С. 278–284.
- Демидов В.В. Подвижность особей в популяциях грызунов Камского Приуралья // Экология. 1991. № 5. С. 33–41.
- Ивантер Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного северо-запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.
- Лукьянов О.А. Оценка демографических параметров популяций мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Экология. 1988. № 1. С. 47–55.
- Лукьянов О.А. Изучение плотности оседлых и потока мигрирующих особей в популяциях мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Экология. 1991. № 6. С. 36–47.
- Лукьянов О.А. Анализ процессов миграции в популяциях мелких млекопитающих // Экология. 1993. № 1. С. 47–62.
- Лукьянов О.А., Лукьянова Л.Е. Миграционная активность рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Schreber 1780) в пессимальных и оптимальных местообитаниях // Экология. 1996. № 3. С. 206.
- Мухачева С.В., Безель В.С. Уровни токсических элементов и функциональная структура популяций мелких млекопитающих в условиях техногенного загрязнения (на примере рыжей полевки) // Экология. 1995. № 3. С. 237–240.
- Наумов Н.П. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок // Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. Т. 9. М., 1955. С. 179–202.
- Наумов Н.П. Пространственные особенности и механизмы динамики численности наземных позвоночных // Журн. общ. биол. 1965. Т. 26. № 6. С. 625–633.
- Садыков О.Ф., Бененсон И.Е. Динамика численности мелких млекопитающих. Концепции, гипотезы, модели. М.: Наука, 1992. 191 с.

- Симак С.В. Мелкие млекопитающие степной зоны Южного Урала в условиях эксплуатируемых и заповедных экосистем: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1993. 25 с.
- Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. 262 с.
- Щипанов Н.А. Оценка плотности населения оседлых и величины потока нетерриториальных мелких млекопитающих при учетах с безвозвратным изъятием // Зоол. журн. 1990. Т. 69. Вып. 5. С. 113–123.
- Щипанов Н.А., Олейниченко В.Ю., Касаткин М.В. Функции внутривидовых пространственных структур и синантропизм мелких млекопитающих // Синантропия грызунов и ограничение их численности. М., 1992. С. 88–110.
- Abramski Z., Tracy C.R. Population biology of a "noncycling" population of prairie voles and a hypothesis on the role of migration in regulating microtine cycles // Ecology. 1979. V. 60. P. 349–361.
- Anderson P.K. Ecological structure and gene flow in small mammals // Symposium of the Zoological Society of London. 1970. V. 26. P. 299–325.
- Andrzejewski R., Kajak A., Pieczynska E. Efekty migracji // Ecol. Pol. B. 1963. V. 9. № 2. P. 163–172.
- Animal dispersal. Small mammals as a model / Ed. by N.C. Stenseth and W.Z.J. Lidicker. L.; N.Y.; Tokyo; Melbourne; Madras: Chapman & Hall, 1992. 365 p.
- Gaines M.S., McClenaghan L.R. Dispersal in small mammals // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1980. № 11. P. 163–196.
- Hansson L. Spatial dynamics of field voles *Microtus agrestis* in heterogeneous landscapes // Oikos. 1977. V. 29. P. 539–544.
- Krebs C.J., Keller B.L., Tamarin R.H. *Microtus* population biology: demographic changes in fluctuating populations of *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in southern Indiana // Ecology. 1969. V. 50. P. 587–607.
- Krebs C.J., Gaines M.S., Keller B.L., Myers J.H., Tamarin R.H. Population cycles in small rodents // Science. 1973. V. 179. P. 35–41.
- Lidicker W.Z. Jr. Regulation of numbers in an island population of the California vole, a problem in community dynamics // Ecol. monogr. 1973. V. 43. P. 271–302.
- Lidicker W.Z. Jr. An overview of dispersal in non-volant small mammals // Marine Science. 1985. V. 27. Suppl. 1. P. 369–385.
- Stenseth N.C. Causes and consequences of dispersal in small mammals // The ecology of animal movement. Oxford, 1983. P. 63–101.
- Stickel L.F. *Peromyscus* ranges at high and low population densities // J. Mammal. 1960. V. 41. № 4. P. 433–441.
- Tamarin R.H. Dispersal in island and mainland voles // Ecology. 1977. V. 58. P. 1044–1054.