

УДК 591.5:599.323

## ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА ПОЛЕВОК В ГЕТЕРОГЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ ИРЕМЕЛЬСКОГО ГОРНОГО МАССИВА

© 2004 г. О. А. Жигальский, О. Р. Белан

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

Поступила в редакцию 14.03.2001 г.

Проанализированы особенности сезонных изменений демографической структуры и пространственного распределения трех видов полевок, обитающих в гетерогенных качественно различающихся биотопах трех высотных поясов гор Южного Урала. Показано, что население мелких млекопитающих Ирмельского горного массива в горно-лесном, подгольцовом и горно-тундровом поясах можно рассматривать как метапопуляции красной, красно-серой полевок и полевки-экономки, а население на каждой из рассмотренных зон как микропопуляции или локальные популяции этих видов. Выявлены статистически значимые различия динамики численности и демографической структуры населения полевок, обитающих в различных биотопах.

Исследование динамики численности млекопитающих остается одной из важнейших проблем популяционной экологии. Изучение механизмов взаимодействия животных и их группировок со средой обитания, роли миграционных процессов и пространственного распределения по территории в формировании структуры популяций млекопитающих, актуально как для решения практических задач эпидемиологии, лесоведения, рационального природопользования, так и для развития теоретических положений биоценологии и теории эволюции (Флинт, 1977; Шварц, 1980; Большаков, Баженов, 1988; Шилов, 1988; Лидикер, 1997; Касаткин, 1999; Hansson, 1977; Plesner, 1996). Пространственной структуре принадлежит особая роль в популяционной динамике. Территориальное распределение животных особенно в гетерогенной среде может стать начальным этапом микроэволюции и способно повлечь за собой дифференциацию пространственных группировок по биологическим свойствам (морфологическим, этологическим, физиологическим, и генетическим).

В настоящее время сформировалась точка зрения о том, что многие виды млекопитающих представляют собой группы полу изолированных локальных популяций, различным образом связанных между собой посредством расселения и образующих единую метапопуляцию (Hento *et al.*, 1997; Лидикер, 1999). Локальные популяции могут вымирать, а освободившиеся участки в процессе развития метапопуляции могут заселяться вновь. Длительность существования метапопуляции зависит главным образом, от размеров локальных популяций числа продуцируемых в них

эмигрантов, возможности их успешного расселения и пространственной неоднородности, накладывающей ограничения на эти процессы. Очень важна для этих процессов синхронность динамики локальных популяций, которая в свою очередь зависит от локализации, как катастрофических, так и естественных природных явлений и целого ряда других факторов, в том числе и межвидовых взаимодействий в процессе заселения свободных территорий.

Распределение организмов в пространстве складывается на основе взаимодействия двух процессов: биологических потребностей вида и условий среды обитания. В этом отношении особое значение имеет неоднородность среды, так как в разных элементах пространственной мозаики плотность популяции различна, различна интенсивность размножения и гибель животных, интенсивность эмиграции и иммиграции, что в свою очередь приводит к различной сезонной динамике и половозрастной структуре населения.

Гетерогенность современных ландшафтов сформирована главным образом в результате антропогенной деятельности человека, которая, как правило, сопровождается значительными изменениями биоты. Такие экосистемы, в большинстве своем, еще не имеют адаптивных механизмов к новым условиям и поэтому обладают низкой устойчивостью. К числу естественных экосистем обладающих высокой степенью мозаичности относятся горные экосистемы, которые могут служить хорошей моделью для изучения взаимосвязей между степенью мозаичности среды – динамикой ее населения и территориальным размещением животных, так как в горах больше,

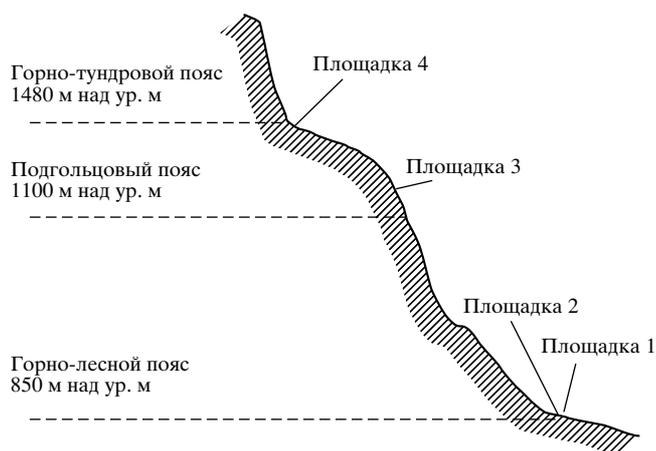


Рис. 1. Схема расположения площадок мечения.

чем где-либо нестабильны условия, в которых находятся животные. Микроклимат на разных склонах, характер субстрата и связанные с ним почва и растительность резко меняются даже на незначительно удаленных участках. (Большаков, 1972; Горчаковский, 1975; Садыков и др., 1981; Haslett, 1997).

Цель работы – изучение особенностей сезонных изменений демографической структуры и пространственного распределения мелких млекопитающих, обитающих в гетерогенных качественно различающихся биотопах трех высотных поясов гор Южного Урала.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили в районе горного массива Иремель (1979–1981 гг.) на четырех однокотарных площадках мечения (рис. 1), распо-

Таблица 1. Календарные даты и периоды отловов полевок

Годы	Тур	Дата	Характеристика года
1979	I	06.09–11.09	Рост численности
1980	II	11.06–15.06	Пик численности
	III	02.07–06.07	
	IV	19.07–23.07	
	V	10.08–14.08	
	VI	02.09–06.09	
	1981	VII	
VIII	01.07–06.07		
IX	20.07–23.07		
X	09.08–13.08		
XI	4.09–08.09		

ложенных на юго-восточном склоне в трех высотных поясах (Горчаковский, 1975). Расстояние между самыми удаленными площадками не превышало 1800 м. Для сбора материала использовали метод индивидуального мечения и повторного отлова животных (Наумов, 1951). Живоловки размещали на расстоянии 10 м друг от друга; таким образом, на каждую площадку приходилось по 100 живоловок, которые проверяли два раза в сутки (утром и вечером). У животных определяли пол и репродуктивное состояние.

Всех отловленные животных относили к одной из трех возрастных групп: прибылые неполовозрелые – *juvenis*; прибылые половозрелые – *subadultus*; половозрелые животные прошлого года рождения – *adultus*. Чтобы избежать привыкания животных к ловушкам, отловы проводили сериями по 3–5 сут с интервалами в 20 сут. Серии отловов названы турами (табл. 1).

Площадка 1 расположена на высоте 850 м над уровнем моря в горно-лесном поясе и занимает большую часть вырубке в пихтово-еловом лесу. Возраст вырубке 4–5 лет; этот биотоп заметно отличался от прилегающей тайги. Основная древесная порода на вырубке молодая поросль березы по краям вырубке встречаются единичные молодые ель и пихта. Средний ярус – красная и черная смородина жимолость малина. Нижний ярус представлен типичными для этой зоны травянистыми растениями. Почвенный покров представлен мелко- и среднемасштабными каменистыми россыпями покрытыми сверху сплошным мохотравяным покровом.

Площадка 2 расположена в горно-лесном поясе на высоте 850 м над ур. м. в непосредственной близости от первой на участке пихтово-елового леса (рис. 1). Средний ярус развит слабо. Травянистый покров негустой (в основном злаки, зонтичные, хвощи и папоротники). Грунт состоит из мелких обломков камней погруженных в слой почвы. Очень хорошо развит моховой покров (до 10 см). Весной, во время схода снега, и летом, после обильных дождей, здесь наблюдалось значительное переувлажнение.

Площадка 3 находится в подгольцовом поясе на высоте 1100 м над ур. м. (рис 1). Треть площадки составлял пихтово-еловый лес, располагающийся в ее верхней части на скудных аккумулятивных почвах. Большая часть оставшейся площади – каменная россыпь с отдельно стоящими деревьями, лишайниковым и моховым покровом и небольшим участком (40 м<sup>2</sup>) разнотравной растительности, характерной для горно-лесного пояса. Отличительная черта участка – высокая скважность и наличие большого числа убежищ для мелких животных.

Площадка 4 расположена на высоте 1480 м в горно-тундровом поясе (рис. 1). Поверхностный

слой представлен крупноблочными россыпями, во многих местах выходящими на поверхность. Растительный покров очень мозаичен и включает в себя: в верхнем ярусе карликовую березу, кустарники – можжевельник, застилающий в некоторых местах поверхность камней сплошным ковром, травянистая растительность – мох, горичвет, радиола розовая и другие. Температурный режим на площадке подвержен резким изменениям вследствие интенсивного солнечного облучения и колебался в летние месяцы в широких пределах.

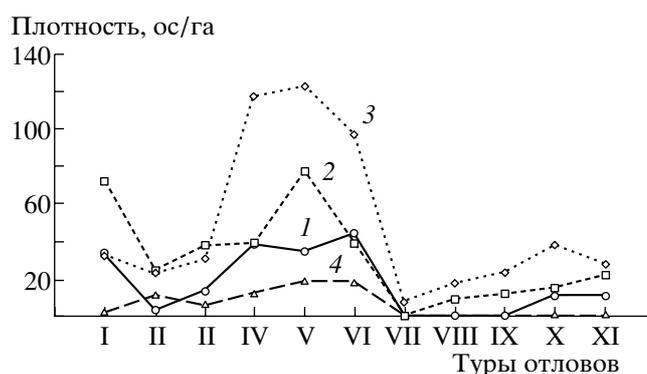
Основу населения грызунов на первой площадке составляли красная полевка (*Clethrionomys rutilus* Pall., 1778) и полевка-экономка (*Microtus oeconomus* Pall., 1778), на остальных – красная и красно-серая полевки (*Clethrionomys rufocanus* Sun., 1846–1847). Всего отработано 56400 ловушко-суток и помечено 1775 полевок трех видов.

Достоверность различий оценивали с помощью свободного от распределения критерия Фридмана (Friedman ANOVA and Kendall Coefficient of Concordance). Различия считались достоверными на уровне значимости 5% ( $p = 0.05$ ).

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Красная полевка.** Красная полевка обитает в горно-лесном, подгольцовом, горно-тундровом поясах на всех четырех площадках. Численность красной полевки и ее изменения во времени различаются в различных биотопах (рис. 2). В сентябре 1979 г. наибольшая численность красной полевки была отмечена на второй площадке. Она более чем в два раза превышала численности на первой и третьей площадках. На четвертой площадке встречались лишь единичные особи. Весной следующего года (1980 г.) на 1, 2 и 3 площадках численность красной полевки снизилась на 91,8, 65,3, 30,3%, а на четвертой возросла на 18,2%. Весной 1981 г. численность красной полевки была ниже, чем весной предыдущего года и за осенне-зимний период 1980–1981 гг. снизилась во всех биотопах на 97,7, 97,4, 92,7, 98,1% соответственно для 1, 2, 3 и 4 площадки. За оба осенне-зимних периода наибольшее число зверьков переживших зиму было на третьей площадке. При этом следует отметить, что из числа помеченных осенью животных на первой, второй и четвертой площадках весной 1981 г. не было отловлено ни одного зверька, на третьей 4 зверька, что свидетельствует о высокой миграционной активности полевок в осенне-зимний период и высокой степени ротации населения красной полевки во всех биотопах.

Несколько иная картина наблюдается в репродуктивно активный период. В это время миграционная активность полевок между различными би-



Уровень достоверности различий динамики численности на площадках

Площадки	1	2	3	4
1	*	0.011	0.007	0.03
2		*	–	0.002
3			*	0.0009

**Рис. 2.** Динамика численности красной полевки на площадках мечения. 1, 2, 3, 4 – номера площадок.

отопами снижается. Наиболее стабильно население на второй и третьей площадках между последующими турами отловов на третьей площадке остается до 45% помеченных в предыдущем туре зверьков, на второй до 22%. На четвертой площадке встречается до 12% помеченных в предыдущем туре особей, а на первой площадке в следующем туре попадаются лишь единичные особи. Столь различающиеся миграционные потоки животных на разных площадках во многом определяются биотопическими условиями и в частности степенью гетерогенности среды, уровнем численности и репродуктивным состоянием животных. Высокая доля мигрирующих животных на первой площадке связана, прежде всего, с тем, что первая площадка представляет собой не типичное для горной тайги соседство вырубki и прилегающего к ней пихтово-елового леса.

Значительный прирост численности неполовозрелых животных при низкой доле размножающихся зверьков в течение всего летнего сезона (рис. 3), а также неоднократно зафиксированные случаи переселения меченных животных со второй площадки (расположенной в непосредственной близости от первой) на вырубку свидетельствуют о том, что территория первой площадки используется красной полевкой в качестве зоны расселения неполовозрелых сеголеток.

Демографическая структура населения красной полевки на первой площадке статистически значимо отличается от других площадок (рис. 3).

В 1980 г. на всех площадках наиболее многочисленной была группа прибылых неполовозрелых зверьков. Следующей по численности на первой, второй и третьей площадках была группа пе-



Площадки	1	2	3	4
1	*	0.05	0.049	0.043
2		*	—	0.014
3			*	0.009

**Рис. 3.** Динамика демографической структуры популяции красной полевки. а – перезимовавшие, б – прибылые половозрелые, в – прибылые неполовозрелые.

резимовавших и только на четвертой площадке их численность была значительно ниже, чем на других площадках. Вместе с тем доля прибылых половозрелых животных на этой площадке была более чем в два раза выше, чем на других площадках (рис. 3, табл. 2). Подобная ситуация возникла в результате того, что даже весной на четвертой площадке доля перезимовавших полевков была наименьшей. Кроме того низкой на протяжении всего репродуктивного сезона (общее количество полевков отловленных в 1980 г. было 134, 218, 390 и 66 ос/га соответственно для 1, 2, 3 и 4 соответственно) была и общая численность красной полевки. Все это позволило прибылым полевкам, родившимся в этом биотопе и мигрирующим сюда с других территорий занимать свободные участки и приступить к размножению.

В 1981 г. общая численность красной полевки была значительно ниже, чем в предыдущем году (общее количество отловленных полевков в этом году 22, 58, 115 и 1 ос/га соответственно для четы-

рех площадок) и вероятно, поэтому наиболее представительной была группа прибылых половозрелых полевков (рис. 3, табл. 2).

Красно-серая полевка. Красно-серая полевка в пределах Ирмельского горного массива обитает в горно-лесном, подгольцовом и горно-тундровом поясах. Осенью 1979 г. красно-серая полевка отлавливалась в основном на четвертой площадке (горно-тундровом поясе) и только две особи отловлены на второй площадке. Весной следующего года красно-серая полевка присутствовала в отловах во всех поясах, но наибольшая ее численность была на четвертой площадке (рис. 4). За осенне-зимний период численность красно-серой полевки снизилась на 21,9%, при этом из числа помеченных зверьков осенью предыдущего года на четвертой площадке было отловлено только две полевки, а на других все население составляли иммигрировавшие зверьки. Подобную ситуацию мы наблюдали и у красной полевки. Уровень численности красно-серой полевки существенно ни-

**Таблица 2.** Среднегодовые значения демографических характеристик популяции красной полевки, %

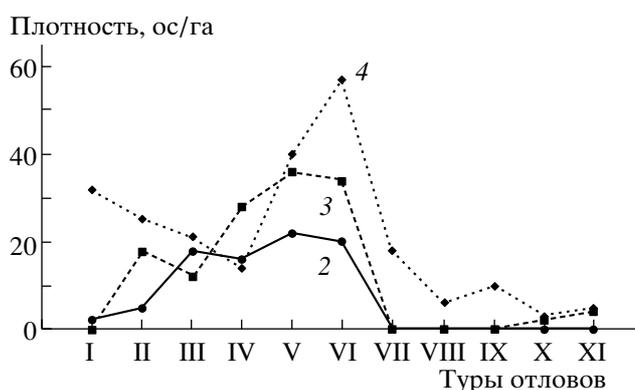
Годы	Площадка 1			Площадка 2			Площадка 3			Площадка 4		
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>									
1980	79.4	7.6	13	54.1	18.6	27.3	54.7	14.6	30.7	52.9	41.7	5.3
1981	0	100	0	16.6	71.8	11.6	16.4	43.9	39.7	0	0	0

Примечание. *a* – прибылые неполовозрелые, *b* – прибылые половозрелые, *c* – перезимовавшие (для табл. 2 и 3).

же, чем красной (средние за сезон численности в 1980 г. по трем площадкам 16.2, 25.6 и 31.4 ос/га соответственно). За репродуктивный сезон 1980 г. численность полевов возросла в 4.4, 2.0 и 2.7 раза соответственно на 2, 3 и 4 площадках. При этом за весь сезон размножения было отловлено на 2 площадке 81 полевка на 3 и 4 128 и 157 зверьков. Также как и у красной полевки, между очередными отловами на площадках оставалось 40, 51 и 60% (соответственно 2, 3 и 4) из числа ранее помеченных полевов, следует отметить, что основной поток эмигрирующих животных составляли неполовозрелые прибылые зверьки.

Весной следующего 1981 г. красно-серая полевка была отловлена толь на четвертой площадке и за осенне-зимний период ее численность снизилась на 68.4% и также как и в предыдущую зиму, весной были отловлены лишь единичные помеченные зверьки. В течение летнего репродуктивного периода красно-серая полевка вообще не была обнаружена на второй площадке, на третьей площадке она появилась только в конце августа начале сентября (отловлено 6 полевов, молодые неполовозрелые зверьки), на четвертой площадке, хотя и было отловлено 50 зверьков, большая часть из них были прибылые половозрелые зверьки (табл. 3), вероятно мигрировавшие сюда из других биотопов (среди них не было отловлено ни одной размножавшейся самки).

Демографическая структура красно-серой полевки на разных площадках различается (рис. 5), но статистически эти различия не достоверны, главная причина этого очень высокая степень ее изменчивости и малые численности зверьков этого вида в различные годы. Вместе с тем следует отметить, что демографическая структура красно-серой полевки кардинально отличается от структуры населения красной полевки и основное отличие состоит в том, что в 1980 г. практически на всех площадках примерно в равной степени представлены прибылые неполовозрелые и половозрелые и перезимовавшие зверьки. У красной полевки в год высокой численности (1980 г.) большую часть популяции (от 53 до 79%) составляют неполовозрелые зверьки, в то время как у красно-серой полевки почти половина прибылых зверьков половозрелые (рис. 5, табл. 3). В год низкой численности (1981 г.) как в популяции красной, так и красно-серой полевов значительно



Уровень достоверности различий динамики численности на площадках

Площадки	2	3	4
2	*	—	0.006
3		*	0.005

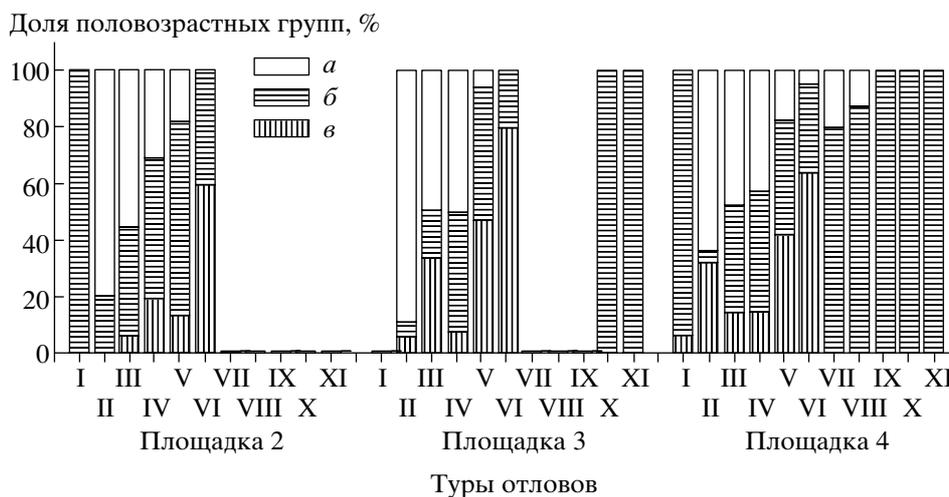
Рис. 4. Динамика численности красно-серой полевки на площадках мечения. 2, 3, 4 – номера площадок.

возросла доля половозрелых прибылых зверьков.

Полевка-экономка. Полевка-экономка обитает только в горно-лесном поясе и занимает большую часть вырубке в пихтово-еловом лесу (первая площадка). В сентябре 1979 г. ее численность была всего 7 ос/га при чем 71.4% из них были половозрелые сеголетки. В первой половине июня 1980 г. численность зверьков составляла 54 ос/га она постепенно росла до середины июля, в августе снизилась и вновь возросла в сентябре (рис. 6). Снижение численности к августу, вероятно, обусловлено пересыханием верхней части вырубке и перемещением животных в более влажные биотопы. Большая часть населения представлена половозрелыми, как перезимовавшими, так и прибылыми животными (59.6% среднее за сезон размножения). Отличительной особенностью полевки экономки является присутствие в составе населения до сентября перезимовавших животных (рис. 7). В среднем их доля за летний период 1980 г. была 37.6%. Высокая численность и значительный репродуктивный потенциал полевки-экономки могут свидетельствовать о благоприятных для нее условиях на первой площадке в 1980 г. (рис. 5). Однако отсутствие животных на вырубке в 1981 г. и низкие их численности в сентябре 1979 г., свидетельствуют об ограниченности использова-

Таблица 3. Среднегодовые значения демографических характеристик популяции красно-серой полевки, %

Годы	Площадка 2			Площадка 3			Площадка 4		
	a	b	c	a	b	c	a	b	c
1980	19.6	43.4	37.0	34.5	26.6	38.9	33.4	31.2	35.4
1981	0.0	0.0	0.0	0.0	100.00	0.0	0.0	93.4	6.6



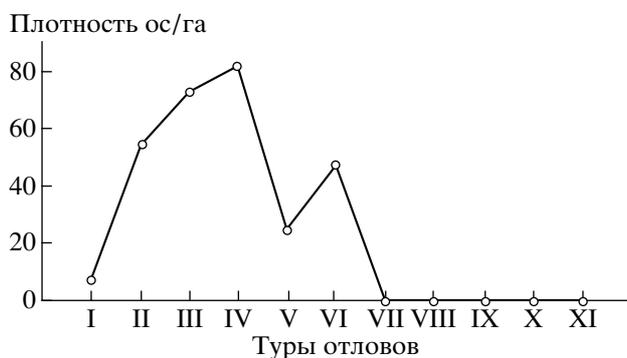
**Рис. 5.** Динамика демографической структуры популяции красно-серой полевки. а – перезимовавшие, б – прибылые половозрелые, в – прибылые неполовозрелые.

ния территории первой площадки полевкой-экономкой. По-видимому, наиболее полное заселение вырубki происходит лишь в годы, благоприятные по климатическим условиям.

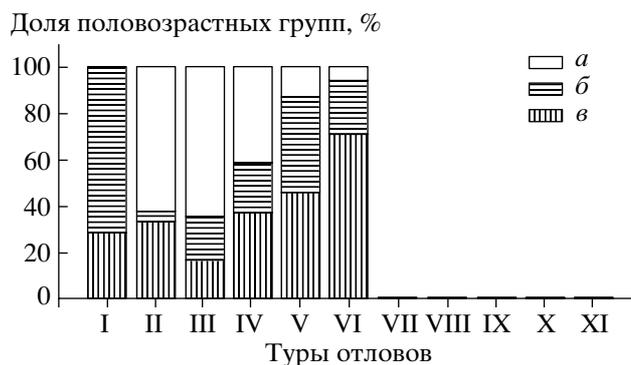
### ОБСУЖДЕНИЕ

В целом население мелких млекопитающих Ирмельского горного массива в горно-лесном, подгольцовом и горно-тундровом поясах можно рассматривать как метапопуляции красной, красно-серой полевки, а население на каждой из рассмотренных площадок как микропопуляции или локальные популяции этих видов, так как изменения их численности синхронны на всех площадках (рис. 2, 4). В гетерогенных горных местообитаниях занимаемое популяцией пространство можно подразделить на функциональные зоны разных типов, существенно отличающиеся режимом использования пространства, ресурсов, укрытий и пищи. К таким территориям относятся резерва-

ции или донорные местообитания, временные поселения и транзитные участки (Наумов, 1971; Hansson, 1977; Касаткин, 1997). Резервации или донорные участки характеризуются наиболее благоприятными для проживания и размножения животных условия среды даже в такие критические для популяции периоды как весна и осень. Плотность населения здесь всегда высока, они могут служить донорами для расселения молодняка в другие местообитания. Во временно заселяемых участках возможно размножение, но только в определенные периоды. Зимовка на этих участках, как правило, не возможна из-за высокой смертности животных. Транзитные участки используются для проживания, но практически непригодны для размножения. В связи с этим минимальным пространственным объектом, соответствующим по своей структуре, динамике и уровню организации является пространственная



**Рис. 6.** Динамика численности полевки – экономки на 1 площадке.



**Рис. 7.** Динамика демографической структуры популяции полевки-экономки на 1 площадке. а – перезимовавшие, б – прибылые половозрелые, в – прибылые неполовозрелые.

группировка, включающая как минимум один донорный участок и все производные от него поселения, возникающие в процессе жизнедеятельности метапопуляции. Для метапопуляции красной полевки особенности ее демографической структуры позволяют говорить о неодинаковом использовании различных биотопов. Участки пихтово-елового леса в горно-лесном и подгальцовом поясах (2 и 3 площадки) можно отнести к зонам резервации или донорным участкам, так как на этих участках наблюдается самая высокая численность. Даже в год депрессии на этих площадках было отловлено 58 и 115 полевок, тогда как на других за весь летний период отловлены единичные неполовозрелые животные в конце репродуктивного периода. Кроме того, население этих площадок достаточно стабильно, так как длительность пребывания полевок на этих площадках в репродуктивный период значительно выше, чем на других территориях.

Четвертую площадку, расположенную в поясе горной тундры для красной полевки можно отнести к временным поселениям. Численность здесь значительно ниже, так в 1980 г. здесь отловлено 66 полевок, при этом 44.3% из них были прибылые половозрелые сеголетки, а если учесть, что в начале сезона размножения здесь были лишь единичные перезимовавшие животные то становится совершенно очевидным, что основную часть населения на этой площадке составляют иммигрировавшие сюда из других местообитаний прибылые зверьки. В осенне-зимний период животные здесь отсутствуют.

Первая площадка по динамике населения коренным образом отличается от четвертой. Численность зверьков здесь значительно выше, чем на четвертой площадке, при этом в год роста численности (1979 г.) и в год высокой численности (1980 г.) основную часть населения составляют прибылые. Причем средняя за год доля неполовозрелых среди них 94.1 и 79.4% и только в конце года низкой численности (1981 г.) на этой площадке присутствуют прибылые половозрелые сеголетки. Из этого следует, что территория вырубки используется красной полевкой как транзитная зона, на которой животные практически не приступают к размножению, а в осенне-зимний период зверьки здесь вообще отсутствуют.

Метапопуляция красно-серой полевки, также как и красной по-разному эксплуатирует гетерогенные горные местообитания. В годы различающиеся по своим условиям и демографическим характеристикам красно-серая полевка отлавливалась только в зоне горной тундры, причем именно на этой территории животные пережили оба осенне-зимних периода. По характеристикам размножения все три биотопа, где обитает красно-серая полевка, очень близки, в населении этого

вида примерно в равной степени присутствуют перезимовавшие, половозрелые и неполовозрелые прибылые животные. У красно-серой также как и у красной полевки отмечена очень высокая степень миграционной активности в осенне-зимний период, однако, в сезон размножения миграционная активность красно-серой полевки ниже. По-видимому, это является следствием того, что большая часть населения красно-серой полевки половозрелые оседлые животные, для успешного размножения которых, необходимы значительные по своим размерам индивидуальные участки, имеющие надежные укрытия и большое количество пищи. Неполовозрелые животные не столь оседлы. Они не нуждаются в больших индивидуальных участках, их численность при одной и той же емкости среды может быть значительно выше, чем численность размножающихся животных. Это вполне может быть причиной того, что на одинаковых по размерам площадках численность красной полевки может быть значительно выше, чем красно-серой.

Высокая численность населения красно-серой полевки в горной тундре, достаточно высокий репродуктивный потенциал, относительно низкая миграционная активность и постоянное ее присутствие на этой территории позволяет отнести горные тундры Южного Урала к зонам резервации или донорным участкам для этого вида, а участки, расположенные в горно-лесном и подгальцовом поясах к зонам временного проживания в наиболее благоприятные годы. Транзитные участки для красно-серой полевки в нашем исследовании не обнаружены.

Различия в пространственном размещении станций переживания красной полевки (горно-лесной и подгальцовый пояса), красно-серой полевки (горная тундра), и полевки-экономки, вероятнее всего связаны с их видовой биологической спецификой.

Экологические особенности заселенных территорий определяют пространственно – временную динамику их населения. Существуют две модели, описывающие поведение популяций в неоднородной среде. Первая из них “источник – сток” (source – sink model), сущность которой состоит в том, что местообитания высокого качества имеют статус “источника” из которого в процессе роста численности животные мигрируют в местообитания низкого качества являющиеся “стоком”. Однако, не смотря на теоретическую и практическую значимость модели “источник – сток”, лишь в немногих исследованиях точно определено соответствует ли процесс формирования пространственной структуры популяции этой модели, особенно в пространственно – гетерогенной среде. Другая модель расселения – балансовая (balanced – dispersed model) – эта модель опи-

сывает пространственную динамику, допуская идеальное независимое распределение. Согласно механизму, заложенному в эту модель, локальные местообитания имеющие меньшую емкость по сравнению с другими реально “сток – биотопами” не являются, поскольку даже на территориях низкого качества популяция может “самоподдерживаться”, хотя и на низком уровне численности. В противовес предыдущей модели, балансовая модель расселения предсказывает, что число индивидуумов, перемещающихся между двумя местообитаниями разного качества, одинаково (сбалансировано), и таким образом нет, одностороннего потока переселенцев из мест высокого качества в местообитания более низкого качества. Важно отметить, что вне зависимости от того, являются ли местообитания низкого качества “сток – местообитаниями”, или просто местообитаниями низкой емкостью их заселенность может определяться общей плотностью популяции.

Справедливость той или модели описывающей поведение конкретной популяции в гетерогенной среде только в редких случаях может быть доказана однозначно, а большинство исследований нуждается в проведении дополнительных экспериментов. Еще меньше работ посвященных изучению определения статуса территорий (“источник”, “сток”) внутри отдельных местообитаний, тем более что статус таких территорий может меняться в процессе жизни популяции.

В условиях Ирмельского горного массива модель “источник – сток” не может быть в полной мере принята для объяснения сложившейся пространственной структуры населения красной и красно-серой полевых, так как практически из всех типов местообитаний (станции переживания, временные поселения и транзитные зоны) наблюдается как отток, так и приток на эти территории животных. Вероятно, в наших условиях пространственное распределение животных по территории не может быть описано и балансовой моделью, так как невозможно доказать равнозначность эмиграционных и иммиграционных потоков из местообитаний разного качества. Кроме того, в различные сезоны года статус каждого биотопа может существенно изменяться, что в свою очередь приводят к перераспределению территории между особями разных возрастных и генеративных состояний. Такие изменения пространственно-демографической структуры происходят посредством изменения миграционных перемещений.

Таким образом, сезонные изменения показателей пространственного распределения полевых

трех видов в значительной степени определяются неоднородностью биотопических условий, динамикой численности и демографической структуры популяций и репродуктивной активностью животных.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 03-04-48086).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Большаков В.Н.* Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972. 200 с.
- Большаков В.Н., Баженов А.В.* Радионуклидные методы мечения в популяционной экологии млекопитающих. М.: Наука, 1988. 158 с.
- Горчаковский П.Л.* Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 281 с.
- Касаткин М.В.* Временные поселения общественной полевки (*Microtus socialis*) Дагестана // Зоол. журн. 1997. № 76. С. 878–880.
- Лидикер В.* Популяционная регуляция у млекопитающих // Сиб. экол. журн. 1999. № 1. С. 5–13.
- Наумов Н.П.* Новый метод изучения экологии лесных грызунов // Фауна и экология грызунов. М. Материалы по грызунам. МОИП. 1951. Вып. 4. С. 3–21.
- Наумов Н.П.* Пространственная структура вида у млекопитающих // Зоол. журн. 1971. Т. 50. Вып. 7. С. 965–980.
- Садыков О.Ф., Баженов А.В., Жигальский О.А., Лукьянов О.А.* Особенности использования лесными полевками территории мозаичных биотопов верхних высотных поясов гор Южного Урала // Территория на Урале: Информ. материалы. Свердловск, 1981. С. 84–86.
- Флинт В.Е.* Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука, 1977. 183 с.
- Шварц С.С.* Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980, 277 с.
- Шилов И.А.* Принципы организации популяций у животных // Популяционные проблемы в биогеоценологии. М., Наука, 1988. С. 5–23.
- Hansson L.* Spatial dynamics of field voles *Microtus agrestis* in heterogeneous landscapes // *Oikos*. 1977. V. 29. P. 539–544.
- Haslett J. R.* Mountain ecology: Organism responses to environmental change, an introduction // *Glob. Ecol. and Biogeogr. Lett.* 1997. V. 6. № 1. P. 3–6.
- Hento M, Kaitala V, Ranta E.* Synchronous dynamics and rates of extinction in spatially structured populations // *Proc. Roy. Soc. London* 1997. V. 264. № 1381. P. 481–486.
- Plesner J. S.* Juvenile dispersal in relation to adult densities in wood mice *Apodemus sylvaticus* // *Acta theriol.* 1996. V. 41. № 2. P. 177–186.