

УДК 591.5.599.323

## СОПРЯЖЕННЫЙ АНАЛИЗ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ И ДЕМОГРАФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ НАСЕЛЕНИЯ КРАСНО-СЕРОЙ ПОЛЕВКИ В ГЕТЕРОГЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ

© 2006 г. О. А. Жигальский, О. Р. Белан

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург 620144

e-mail: zig@iprae.uran.ru

Поступила в редакцию 30.03.2005 г.

Проведен совместный анализ миграционной активности, демографической и пространственной структуры популяции красно-серой полевки в трех высотных поясах Южного Урала. Местообитания различаются по типу использования и характеризуются как зоны резервации и временного проживания. Выявлены различия в динамике демографической и пространственной структуры животных на этих территориях. В биотонах, используемых для расселения и временного проживания, степень агрегированности выше, чем в местах постоянного обитания, причем локальная плотность и доля занятой территории изменяются параллельно. Не обнаружено связи между общим уровнем численности и миграционной активностью животных. На территориях с высокой степенью неоднородности общая численность может быть низкой, но плотность в скоплениях – значительной, что не исключает (даже при низкой общей плотности населения) "включения" плотностно-зависимой регуляции.

Основой устойчивого функционирования популяционных систем является их структурированность и, в первую очередь, – закономерное расположение особей и их группировок в пространстве. При этом характер территориального распределения животных видоспецифичен и определяет возможность наиболее эффективного использования ресурсов среды и устойчивого осуществления внутрипопуляционных взаимодействий. Эти взаимодействия составляют сущность функционирования популяции как целого (Беклемишев, 1960; Шварц, 1980; Шилов, 1995, 2002; Щипанов, 2002; Жигальский, Белан, 2004).

Изучение механизмов формирования и функционирования пространственной структуры необходимо, прежде всего, потому, что именно пространственная дифференциация населения может стать первым этапом в становлении популяции как единицы эволюционного процесса. Распределение животных по территории – основа, на которой возникает дифференциация населения по биологическим свойствам, что в итоге может определять генетическую неоднородность популяции (Беклемишев, 1960; Шварц, 1980; Флинт, 1977; Шилов 2002; Громов, 2004).

Пространственная структура популяции выражается в закономерном распределении особей и их группировок по отношению к определенным элементам ландшафта и друг к другу и отражает свойственный виду тип использования территории. Известно, что распределение животных по территории неравномерно и во многом определя-

ется биотопическими особенностями (Большаков, Баженов, 1988; Белан, Жигальский, 1995; Жигальский, Белан, 2004). При этом неоднородность местообитаний входит в число ведущих факторов, определяющих пространственную структуру популяции: в зависимости от ее выраженности можно наблюдать весь спектр распределений животных по территории – от равномерного до агрегированного. В гетерогенных местообитаниях выделяются зоны, существенно различающиеся по степени использования животными, такие как резервации, временные поселения и транзитные участки. Резервации, или донорные участки, наиболее благоприятны для проживания и размножения, и животные обитают на них постоянно. Условия временных поселений позволяют зверькам размножаться и существовать только на протяжении определенных периодов. Транзитные участки иногда используются для проживания, но практически непригодны для размножения.

Дифференцированность территориальных участков предполагает наличие миграционных потоков. Целостность населения метапопуляции, разобщенного незаселенными пространствами, часто поддерживается иммиграцией неполовозрелых животных с благоприятных территорий через транзитные зоны на микроучастки с образованием временных репродуктивных поселений. Способность животных к активным перемещениям обуславливает высокую лабильность пространственной организации популяций, чем определяется особая роль миграций в системе быстрого

реагирования на изменения условий. Определение мотиваций миграционного поведения животных и факторов, влияющих на его активность, имеет большое значение для понимания механизмов функционирования метапопуляции как целостной системы.

Цель работы – комплексный анализ сезонных изменений демографической структуры, пространственного распределения и миграционной активности населения красно-серой полевки, обитающей в качественно различающихся биотопах трех высотных поясов Южного Урала.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в районе горного массива Иремель (1979–1981 гг.) на трех одногектарных площадках мечения, расположенных в трех высотных поясах (Горчаковский, 1975). Расстояние между самыми удаленными площадками не превышало 1800 м, между каждой парой площадок – около 600 м. Для сбора материала использовали метод индивидуального мечения и повторного отлова животных (Наумов, 1951). Живоловки размещали на расстоянии 10 м друг от друга, на каждую площадку приходилось по 100 живоловок, которые проверяли 2 раза в сутки (утром и вечером). У отловленных животных определяли вид, пол и репродуктивное состояние. Для анализа были взяты три возрастные группы: прибыльные неполовозрелые – (juvenis); прибыльные половозрелые – (subadultus) и половозрелые животные прошлого года рождения – (adultus). Отловы проводили сериями по 3–5 дней с интервалами в 20 сут, чтобы избежать привыкания животных к живоловкам. Серии отловов обозначены как туры (всего 11, табл. 1).

Площадка № 2 расположена в горно-лесном поясе на высоте 850 м над ур. м. на участке пихтово-елового леса. 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, наблюдалось значительное переувлажнение.

Площадка № 3 находится в подгольцовом поясе на высоте 1100 м над ур. м. Треть площадки занята пихтово-еловым лесом, располагающимся в ее верхней части на скучных аккумулятивных почвах. Большая часть оставшейся площади – каменная россыпь с отдельно стоящими деревьями, лишайниковым и моховым покровом и небольшим участком ( $40 \text{ m}^2$ ) разнотравной растительности, характерной для горно-лесного пояса. Отличительная черта участка – высокая скважность и большое число убежищ для мелких животных.

**Таблица 1.** Календарные даты и периоды отловов полевок

| Год  | Тур | Дата        | Характеристика года отлова |
|------|-----|-------------|----------------------------|
| 1979 | 1   | 06.09–11.09 | Рост численности           |
|      | 2   | 11.06–15.06 |                            |
|      | 3   | 02.07–06.07 |                            |
|      | 4   | 19.07–23.07 | Пик численности            |
|      | 5   | 10.08–14.08 |                            |
|      | 6   | 02.09–06.09 |                            |
| 1980 | 7   | 07.06–11.06 |                            |
|      | 8   | 01.07–06.07 |                            |
|      | 9   | 20.07–23.07 | Депрессия                  |
|      | 10  | 09.08–13.08 |                            |
|      | 11  | 04.09–08.09 |                            |

Площадка № 4 расположена на высоте 1480 м в горно-тундровом поясе. 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 (такие как можжевельник, застилающий в некоторых местах поверхность камней сплошным ковром), травянистую растительность – мох, горицвет, родиолу розовую и др. Вследствие интенсивного солнечного облучения температурный режим на площадке колебался в летние месяцы в широких пределах.

Основу населения грызунов на всех площадках составляет красная (*Clethrionomys rutilus* Pall., 1778) и красно-серая полевки (*Clethrionomys rufocanus* Sun., 1846–1847). Всего отработано 56400 ловушко-суток и помечено 417 красно-серых полевок.

Для оценки интенсивности миграционных перемещений использована методика, предложенная Лукьяновым (1988) и адаптированная для обработки данных, полученных методом "мечения и повторного отлова". Она позволяет на основе последовательных суточных отловов животных количественно оценить интенсивность потока перемещающихся через площадку особей.

Для характеристики пространственной структуры каждой возрастной и репродуктивной группы в составе населения животных использовали следующие показатели.

1. Индекс частного обилия или индекс локальной плотности ( $A$ ) – обилие вида на микроучастках площадки, заселенных животными. Индекс выражен числом особей, отловленных одной ловушкой, и рассчитан по формуле:  $A = c/b$ , где  $c$  – количество отловленных животных,  $b$  – число ловушек, отловивших животных, которое отражает число микроучастков, занятых зверьками. Для

перевода индекса частного обилия ( $A$ ) в показатель локальной плотности (ос/га) значение индекса умножается на общее количество ловушек.

2. Заселенность территории ( $F$ ) – доля территории площадки, заселенной животными. Она рассчитывается по формуле:  $F = 100(b/a)$ , где  $a$  – общее количество ловушек.

На основании частот попаданий животных в живоловки были составлены графические схемы распределения животных в течение каждого тура отловов, отражающие сезонные изменения расположения занятых микроучастков на территории площадок.

Для статистической обработки использован прикладной статистический пакет "Statistica". Достоверность различия средних оценивали с помощью метода множественных сравнений Шефе (Глас, Стили. 1976). Различия считались достоверными на уровне значимости 5% ( $p = 0.05$ ).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Распределение животных по территории и, особенно, в гетерогенных местообитаниях в значительной мере зависит от ее пространственной неоднородности. Качество исследуемых горных местообитаний красно-серой полевки определяется, с одной стороны, их нахождением в разных высотных поясах, с другой – неоднородностью условий обитания в каждом из них. Особенности условий на разных площадках явились причиной различий в динамике численности и демографической структуры, что позволяет говорить о неодинаковом использовании территории площадок, связанной с биологией полевок. Население красно-серой полевки, обитающей в биотопах трех высотных поясов Южного Урала, можно рассматривать как метапопуляцию, а население каждой из рассмотренных зон – как локальные популяции (Жигальский, Белан, 2004).

Красно-серая полевка в пределах Иремельского горного массива обитает в горно-лесном, подгольцовом и горно-тундровом поясах. Осенью 1979 г. она отлавливалась в основном в горно-тундровом поясе (4-я площадка) и только две особи отловлены на 2-й площадке. Весной 1980 г. полевка присутствовала во всех поясах при наибольшей ее численности на 4-й площадке. Весной 1981 г. зверьки были отловлены только на 4-й площадке. За осенне-зимний период 1980–1981 гг. их численность снизилась на 68.4%. Весной на всех площадках отлавливались лишь единичные особи, помеченные в предыдущем году, как за первый, так и за второй осенне-зимний периоды (Жигальский, Белан, 2004).

Высокая численность населения красно-серой полевки в горной тундре (4-я площадка), доста-

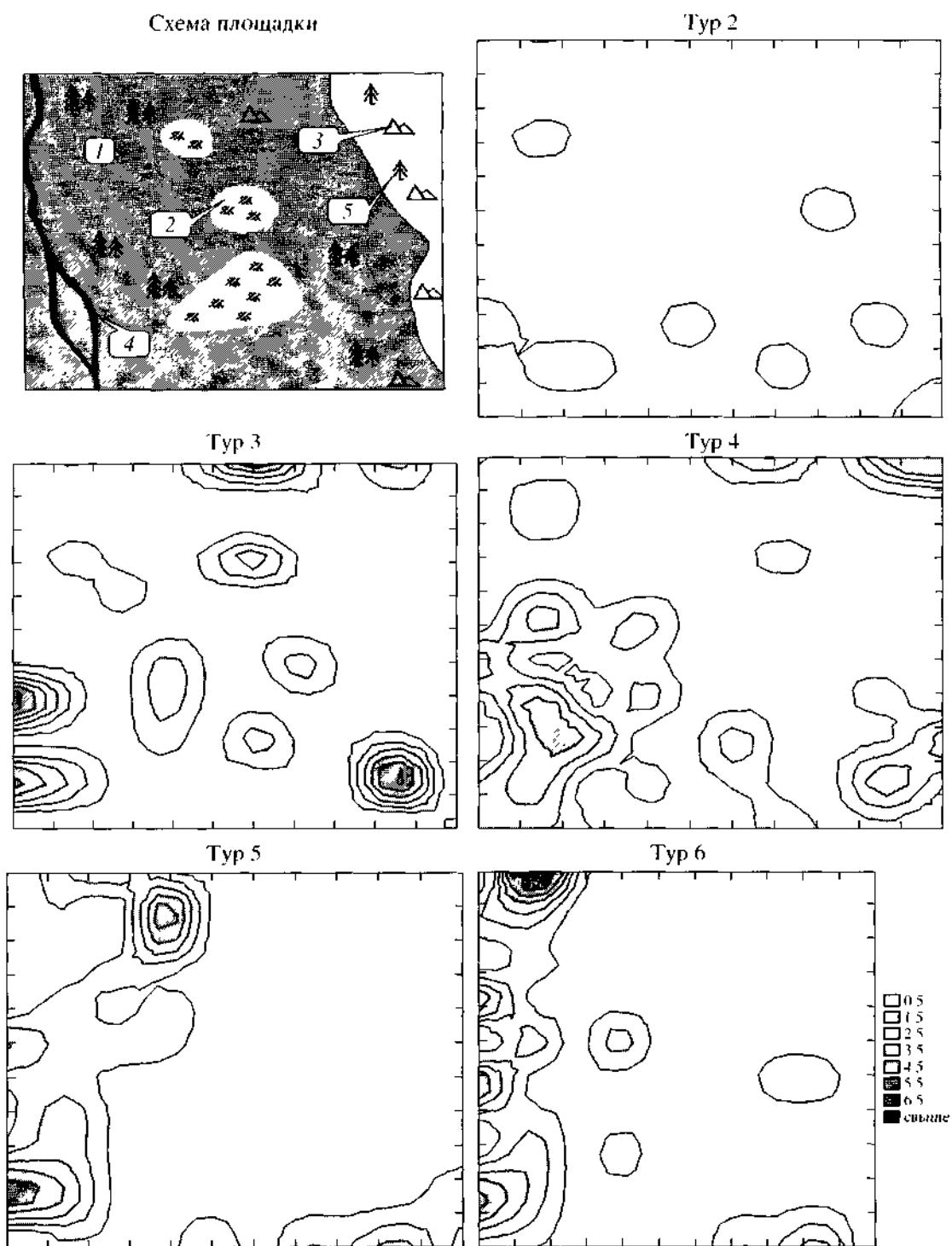
точно высокий репродуктивный потенциал, относительно низкая миграционная активность и постоянство присутствия позволяют отнести эту территорию к зонам резервации вида или донорным участкам. Выделы, расположенные в горно-лесном (2-я площадка) и подгольцовом (3-я площадка) поясах, относятся к зонам временного проживания в наиболее благоприятные периоды, и ни одна из площадок не может быть отнесена к транзитным участкам (Жигальский, Белан, 2004).

Осенью 1979 г. (1-й тур) и в течение всего сезона размножения 1981 г. (7-й – 11-й туры) численность была довольно низка, поэтому пространственное распределение животных по территории площадок в эти периоды не рассмотрено. В дальнейшем анализируются сезонные изменения миграционной активности, демографической и пространственной структуры населения на различных площадках мечения только в 1980 г.

Каждая площадка, относясь либо к зоне резервации, либо к зоне временного проживания, характеризуется определенной динамикой численности и демографической структурой населения.

**Площадка № 2.** Наиболее посещаемые красно-серой полевкой участки площадки – влажные местообитания, расположенные вдоль ручья и в понижениях с активно вегетирующей растительностью (рис. 1). Сезонная динамика плотности населения характеризуется медленным увеличением численности с весны до середины августа, где она достигает сезонного пика (22 ос/га), после чего до конца репродуктивного периода остается практически неизменной. Основу населения красно-серой полевки с начала репродуктивного сезона и вплоть до сентября составляют половозрелые зверьки (от 100% весной до 40% осенью). В начале сезона размножения основную часть половозрелых составляют перезимовавшие особи, а к осени наиболее многочисленной становится группа прибыльных половозрелых (табл. 2). Обращает на себя внимание, что перезимовавшие красно-серые полевки, в отличие от других видов, доживают практически до конца репродуктивного сезона. Кроме того, отмечается достаточно высокая скорость полового созревания прибыльных зверьков.

Доля мигрантов красно-серой полевки в пихово-еловом лесу за весь сезон размножения в среднем составляла 23%. В начале июня миграционная активность зверьков была достаточно высокой, причем среди перемещающихся животных отмечены только перезимовавшие (доля мигрантов среди них составила 50%) и прибыльные половозрелые зверьки (доля мигрантов 40%). Миграционная активность постепенно снижалась с июня до начала июля с одновременным увеличением численности половозрелых особей с 5 до 17.



**Рис. 1.** Сезонная динамика пространственного распределения животных на 2-й площадке (1980 г.): 1 – пихтово-слойный лес с обильным моховым покровом, 2 – поваленные деревья, хвосты, 3 – участки выхода на поверхность камней, 4 – ручей, 5 – одиночно стоящие деревья. (Цифры в правом нижнем ряду – вычисленные частоты попадания полевок в животков, тюры 7–11 см. в тексте.)

Половозрелые животные, по-видимому, приходят из соседних биотопов и оседают в наиболее благоприятных участках площадки. К концу июля доля мигрантов вновь возросла при увеличении доли сеголеток – наиболее подвижной воз-

растной группы в этот период. В августе общая численность животных повышалась на фоне снижения их миграционной активности, вероятно, вследствие недостатка пригодных для обитания свободных участков на других территориях. К осе-

Таблица 2. Демографические и пространственные характеристики населения красно-серой полевки в 1980 г.

| Площадка | Тур отлова          | Численность, ос/га | Прибыльные        |                 | Частное обилие, ос/га | Заселенность территории, % | Миграционная активность, % |
|----------|---------------------|--------------------|-------------------|-----------------|-----------------------|----------------------------|----------------------------|
|          |                     |                    | неполовозрелые, % | половозрелые, % |                       |                            |                            |
| № 2      | 2                   | 5                  | 0.0               | 20.0            | 56                    | 9                          | 40                         |
|          | 3                   | 18                 | 5.6               | 38.8            | 95                    | 19                         | 10.3                       |
|          | 4                   | 16                 | 18.7              | 50.0            | 52                    | 31                         | 23.9                       |
|          | 5                   | 22                 | 13.6              | 68.2            | 85                    | 26                         | 10.9                       |
|          | 6                   | 20                 | 60.0              | 40.0            | 83                    | 24                         | 30.1                       |
|          | Среднее по площадке | 81.0*              | 19.6              | 43.4            | 74.2                  | 21.8                       | 23.0                       |
|          |                     |                    |                   |                 |                       |                            |                            |
| № 3      | 2                   | 18.0               | 5.6               | 5.5             | 76                    | 24                         | 33                         |
|          | 3                   | 12.0               | 33.3              | 16.7            | 60                    | 20                         | 47.8                       |
|          | 4                   | 28.0               | 7.1               | 42.9            | 74                    | 38                         | 21.6                       |
|          | 5                   | 36.0               | 47.2              | 47.2            | 116                   | 31                         | 32.1                       |
|          | 6                   | 34.0               | 79.4              | 20.6            | 87                    | 39                         | 23.1                       |
|          | Среднее по площадке | 128.0*             | 34.5              | 26.6            | 82.6                  | 30.4                       | 31.5                       |
|          |                     |                    |                   |                 |                       |                            |                            |
| № 4      | 2                   | 25.0               | 32.0              | 4.0             | 86                    | 29                         | 9.4                        |
|          | 3                   | 21.0               | 14.3              | 38.1            | 91                    | 23                         | 54.7                       |
|          | 4                   | 14.0               | 14.3              | 42.9            | 82                    | 17                         | 31.5                       |
|          | 5                   | 40.0               | 42.5              | 40.0            | 98                    | 41                         | 47.5                       |
|          | 6                   | 57.0               | 63.2              | 31.6            | 116                   | 49                         | 31.1                       |
|          | Среднее по площадке | 157.0*             | 33.3              | 31.3            | 94.6                  | 31.8                       | 34.8                       |
|          |                     |                    |                   |                 |                       |                            |                            |

\* Общее за сезон размножения количество отловленных животных. Миграционная активность вычислялась относительно общего числа животных, отловленных в каждом туре отлова.

ни доля мигрантов во всех возрастных группах вновь возросла.

Если плотность красно-серой полевки постепенно растет с весны к осени, то частное обилие и доля заселенной территории имеет несколько пиков за летний период (табл. 2). Уровень частного обилия увеличивался дважды – с июня до начала июля (с 56 до 95 особей), затем снизился до 52 ос/га, а с конца июля до августа вновь вырос до 85 ос/га. Как первый, так и второй периоды роста локальной плотности населения на занятых участках сопровождались снижением доли мигрантов (в первом случае – на 30.3%, во втором – на 13%). Увеличение частного обилия в первом случае сопровождалось ростом площади используемой видом территории (табл. 2), главным образом, за счет расселения половозрелых животных на фоне снижения их миграционной активности. Так, для перезимовавших локальные плотности достигали 130 ос/га, а для половозрелых прибыльных зверьков – 214 ос/га. По-видимому, особи этих возрастных групп приходят из соседних биотопов и оседают в наиболее благоприятных участках 2-й площадки, создавая агрегации.

На схеме мест поимок (рис. 1) видно, что в начале репродуктивного сезона красно-серая полевка заселяет лишь небольшие отдельные участки территории, что объясняет высокие значения частного обилия половозрелых сеголеток и перезимовавших животных. Значение частного обилия в конце июля было наименьшим за сезон (52 ос/га), а доля используемой территории максимальной. В этот период степень агрегированности снижается за счет более равномерного расселения животных по территории площадки (рис. 1). В августе общая численность красно-серой полевки росла, миграционная подвижность снижалась. В этот период увеличился уровень частного обилия при сокращении доли занятой видом территории. Одна из наиболее вероятных причин таких изменений пространственного распределения красно-серой полевки – высокая численность, а также заселенность территории другим видом – красной полевкой. Последняя доминирует на 2-й площадке: ее численность и доля занятой территории составляла 77 ос/га и 77% соответственно, красно-серой полевки – 22 ос/га и 23%.

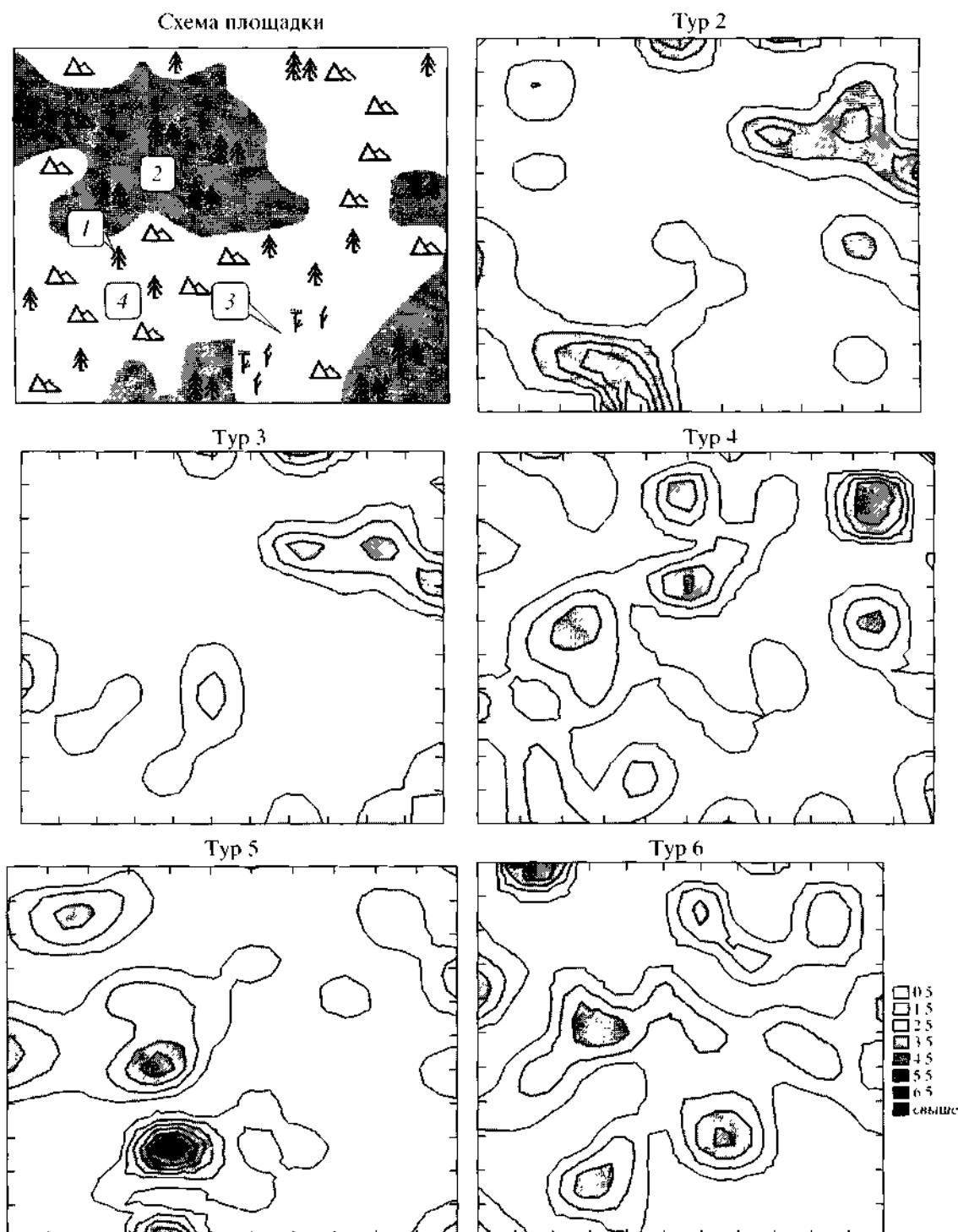


Рис. 2. Сезонная динамика пространственного распределения животных на 3-й площадке (1980 г.): 1 – одиночно стоящие деревья; 2 – пихтово-еловый лес с одиночными глыбами на поверхности почвы; 3 – разнотравная растительность; 4 – крупноблочная каменистая россыпь. (Цифры в правом нижнем ряду – то же, что и для рис. 1.)

**Площадка № 3.** К числу мест, предпочтаемых красно-серой полевкой, на этой площадке относятся крупноблочные россыпи с одиночно стоящими деревьями, где частота поимок наибольшая

практически на протяжении всего репродуктивного периода (рис. 2).

Динамика численности полевки на этой площадке характеризуется ее возрастанием в 2 раза с

начала июня до августа (табл. 2) с последующим незначительным снижением к концу репродуктивного периода. Для динамики возрастной структуры характерно синхронное снижение численности перезимовавших животных с одновременным увеличением доли прибыльных. Доля участвующих в размножении животных за сезон 1980 г. в среднем изменяется от 94.4% весной до 52.4% в августе. При этом, если в начале репродуктивного периода большую часть этой группы составляют перезимовавшие зверьки (89.9%), то постепенно к августу их место занимают половозрелые прибыльные (табл. 2). В отличие от 2-й площадки, где вплоть до сезонного пика среди прибыльных преобладают половозрелые особи, на 3-й доля половозрелых значительно ниже.

Средняя за сезон 1980 г. доля мигрантов красно-серой полевки на каменистой россыпи составляла 31.5%. В 1-м туре основную часть активно перемещающихся животных составляли половозрелые зверьки, при этом среди *subadultus* доля мигрантов была 36.8%, среди *adultus* – 29.3%. В следующем туре численность снизилась, но при этом возросла миграционная активность. Ее рост происходил, главным образом, за счет увеличения интенсивности перемещений неполовозрелых зверьков. Вероятно, в начале сезона территории между животными перераспределяются, в результате чего половозрелые занимают наиболее благоприятные для размножения участки, вытесняя неполовозрелых сеголеток. До конца июля доля мигрантов среди половозрелой части населения снижалась при одновременном увеличении общей численности, что, очевидно, определялось репродуктивной активностью зверьков. В августе численность достигла сезонного пика с одновременным ростом миграционной активности неполовозрелых животных. Снижение интенсивности миграционных перемещений к сентябрю объясняется высокой степенью занятости территории и практически полным прекращением размножения. В такой ситуации миграционная активность ограничивается количеством свободных участков.

С июня до начала июля отмечалось снижение численности половозрелых особей красно-серой полевки, а также доли используемой ими территории с 26 до 8% (рис. 2). Частное обилие половозрелых животных оставалось на высоком уровне, а плотность на занятых участках у молодых неполовозрелых зверьков значительно уменьшилась. Расселение молодых животных вызывало снижение общего уровня частного обилия.

К концу июля численность, уровень частного обилия и доля используемой территории увеличились (табл. 2) на фоне снижения агрегированности и миграционной подвижности животных (рис. 2). Рост частного обилия продолжался до ав-

густа, достигнув наибольшего значения за сезон 1980 г. (116 ос/га). Миграционная активность красно-серой полевки в августе находилась на более высоком уровне по сравнению с концом июля. Подвижность увеличилась за счет расселения неполовозрелых особей. Увеличение степени агрегированности животных (рост частного обилия в августе и снижение доли используемой территории) объясняется наибольшей за сезон численностью совместно обитающего вида – красной полевки. В сентябре плотность населения уменьшилась на занятых участках за счет увеличения доли используемой территории (рис. 2).

**Площадка № 4.** В сентябре 1979 г. численность красно-серой полевки на 4-й площадке была наибольшей. С осени 1979 г. до весны 1980 г. численность снизилась на 22%, в то время как население других площадок весной 1980 г. состояло в основном из иммигрирующих на них зверьков. С начала июня 1980 г. до конца июля обилие красно-серой полевки снизилось почти в 2 раза (табл. 2), в дальнейшем, вплоть до конца сезона размножения, наблюдался ее рост.

Колебания уровня общей численности сопровождались изменениями как интенсивности размножения, так и возрастной структуры (табл. 2). Весной в популяции красно-серой полевки присутствуют все три возрастные группы (перезимовавшие, прибыльные половозрелые и неполовозрелые). Далее доля перезимовавших животных снижалась с 64 до 47.6%, а прибыльных половозрелых возросла до 38.1% (табл. 2). В течение сезона размножения увеличивалась доля неполовозрелых животных (до 63.2% в начале сентября), тогда как у красной полевки практически все население площадки в это время составляли неполовозрелые.

Во 2-м туре отловов группа половозрелых состояла, главным образом, из перезимовавших животных (табл. 2). Далее в течение репродуктивного периода доля половозрелых самок сначала растет и в конце июля достигает наибольшего значения, затем начинает снижаться, но даже в начале сентября 14% самок остаются половозрелыми, что может свидетельствовать о высоком репродуктивном потенциале красно-серой полевки. В среднем за сезон размножения доля половозрелых зверьков составляет 66.7%, при этом примерно равный вклад в репродуктивный потенциал вносят перезимовавшие и прибыльные животные.

Соотношения полов у красно-серой полевки изменились в течение лета. Так, в июне и июле преобладали самки (52 и 64.7%, соответственно), а в конце репродуктивного периода незначительно преобладали самцы.

Наряду с достаточно высокой численностью вида, наблюдался и высокий уровень миграционной активности. Средняя за сезон размножения доля мигрантов составляла 34.8%. В июне 1980 г.

доля мигрантов на этой площадке равнялась 9.4%, тогда как на 2-й и 3-й 40 и 33%, соответственно, причем основная доля перемещающихся зверьков были неполовозрелыми.

Отмеченное в начале июля снижение численности происходило, главным образом, за счет ухода с территории 4-й площадки прибыльных половозрелых и перезимовавших особей. Миграционная активность первых возросла с 0 до 55.6%, а вторых с 9.4 до 61.6%. Вероятно, из-за резкого похолода зверьки покидали участок горной тундры и переселялись в более благоприятные местообитания. Дальнейшее падение численности до конца июля сопровождалось увеличением подвижности неполовозрелых (доля мигрантов среди них 98%), в то время как практически все размножающиеся особи в этот период оставались оседлыми. К середине августа численность красно-серой полевки возросла в 2.8 раза, возросла и миграционная активность, но значительно изменилась структура мигрирующих животных. Среди неполовозрелых доля мигрантов равнялась 61.9%, среди половозрелых прибыльных 40%, а перезимовавших – 33.3%. К осени миграционная активность падала во всех возрастных группах.

Как уже отмечалось, биотические условия 4-й площадки значительно отличаются от остальных. Примерно треть ее территории занята каменистой россыпью, треть – зарослями можжевельника, что обеспечивает большое количество полостей и укрытий со стабильными температурой и влажностью (рис. 3). Анализируя схемы заселения животными территории площадки (рис. 3), можно отметить их достаточно агрегированное распределение. Наиболее посещаемыми местообитаниями с весны до сезонного пика (5-йтур отловов) были заросли можжевельника и только в августе и сентябре – территории с травянистой растительностью.

Характерной особенностью пространственной структуры на 4-й площадке являются постепенное падение общей численности зверьков и снижение доли используемой территории до середины июля (рис. 3), главным образом, – за счет ухода с площадки половозрелых особей. Начиная с августа и до конца сезона размножения возрастающая степень заселенности площадки параллельно с ростом общей численности ее населения (табл. 2). Рост численности красно-серой полевки во вторую половину сезона размножения сопровождался снижением агрегированности и увеличением доли занятой территории в результате расселения неполовозрелых животных.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Определение характера взаимосвязей между демографической структурой, пространственным

распределением и миграционной активностью животных является важным аспектом при анализе популяционных процессов (Шипанов, 2002). Тем более интересно изучение динамики популяционных характеристик в нестабильных условиях горных местообитаний, так как их высокая мозаичность обусловливает широкий полиморфизм популяции, а значит, и высокую изменчивость ее ответов на те или иные воздействия (Большаков, 1972; Жигальский, Белан, 2004).

Согласно существующим классификациям в гетерогенных местообитаниях выделяются зоны, существенно различающиеся по степени их использования. Так, участки горной тундры относятся к донорным, а участки пихтово-елового леса в горно-лесном и подгольцовом поясах – к зонам временного расселения красно-серой полевки.

Сезонные изменения пространственного распределения и миграционной активности полевок определяются совокупным действием наиболее значимые факторов – территориальной неоднородностью местообитаний, демографической структурой населения и репродуктивной активностью животных. При этом общая численность популяции на территории может колебаться либо при изменении доли занятой зверьками территории, либо при увеличении или снижении плотностей в скоплениях, либо при изменении обоих параметров. Как мы видели ранее, территории, относящиеся к разным категориям использования (зоны резервации и временные поселения), имеют различную сезонную динамику заселения. Состояние популяции изменяется в течение репродуктивного цикла, который можно разделить на следующие функциональные уровни: начало размножения, период интенсивного размножения, сезонный пик численности и конец сезона размножения (Жигальский, 1994).

Для начала размножения характерны низкий уровень численности на всех площадках, кроме донорного участка, и высокая степень изменчивости демографических характеристик, пространственного распределения и миграционной активности животных в зависимости от местоположения площадки. Тип пространственного распределения полевок в это время можно охарактеризовать как агрегированный с низкой степенью заселенности территории и высокой миграционной активностью на всех площадках, кроме 4-й (донорный участок). Из стации переживания происходит небольшой отток неполовозрелых зверьков, тогда как в зоны временного проживания перемещаются половозрелые животные (табл. 2). Различная структура мигрантов на площадках определяется стремлением животных к концентрации в наиболее благоприятных местах. Это и определяет перераспределение зверьков на территории, занимаемой популяцией перед началом

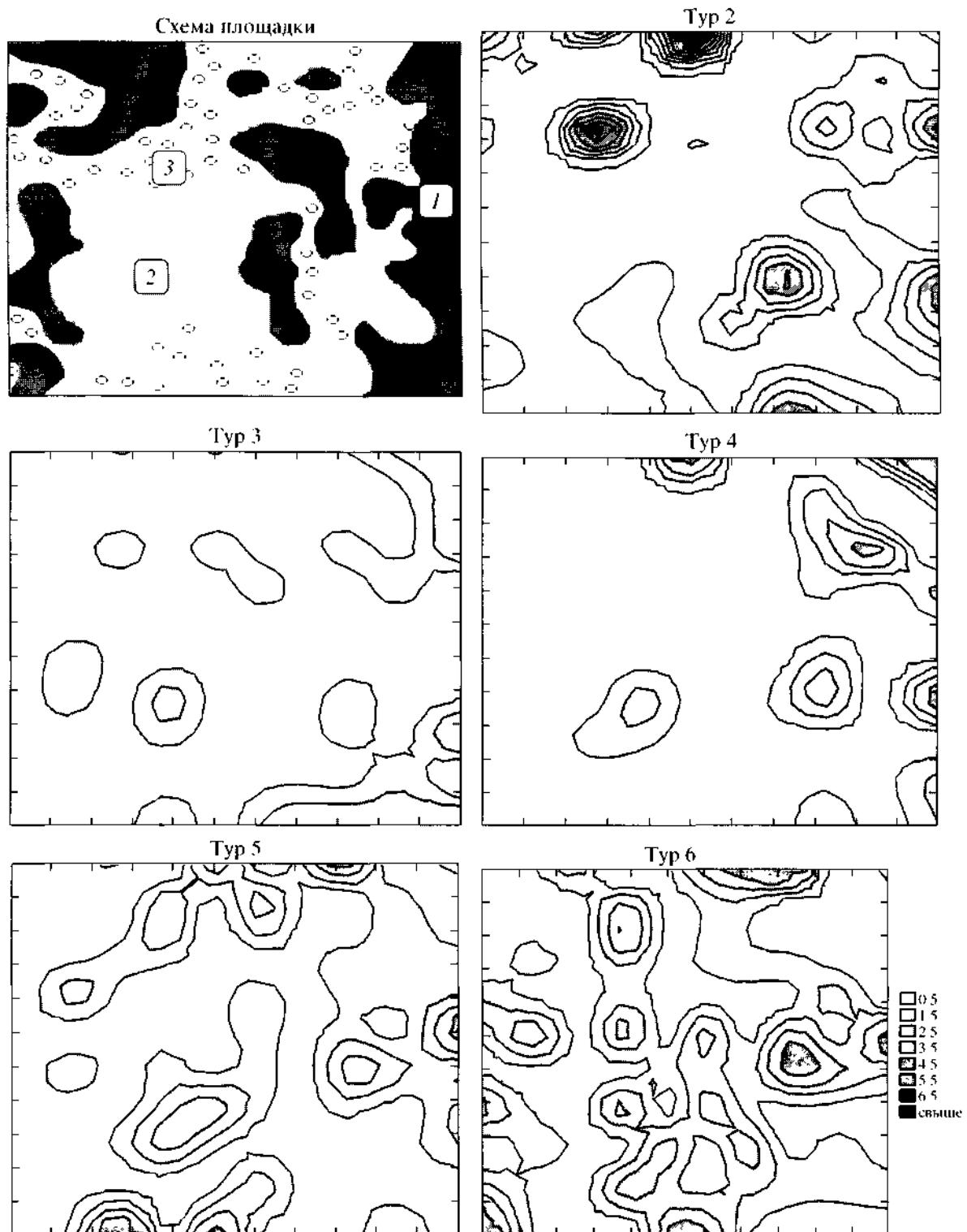


Рис. 3. Сезонная динамика пространственного распределения животных на 4-й площадке (1980 г.): 1 – ярости можжевельника, 2 – травянистая растительность, 3 – каменистая рассыпь. (Цифры в правом нижнем ряду – то же, что и для рис. 1.)

размножения. Примером является уход половозрелых красно-серых полевок в июне-начале июля с 4-й площадки (горная тундра) и перемещение в участки пихтово-елового леса (2-я и 3-я площадка).

В период интенсивного размножения половозрелые животные на 2-й площадке оседлы, тогда как на 3-й и 4-й доля мигрантов среди них достигала 35%. По мере роста численности сеголе-

ток степень агрегированности снижалась и увеличивалась заселенность территории в результате расселения молодняка на участки с меньшей плотностью. По-видимому, эти участки, вполне пригодные для проживания, не могут быть использованы для размножения. Таким образом, в начале сезона размножения распределение животных на площадках можно охарактеризовать как агрегированное, постепенно переходящее в равномерное по мере роста числа сеголеток. Однако в биотопах, используемых в качестве зоны временного обитания (например, 2-я и 3-я площадки), такая закономерность прослеживается только до наступления сезонного пика численности. При высокой численности доминирующего вида (для 2-й и 3-й площадок – красная полевка, для 4-й – красно-серая) субдоминантный вид занимает менее благоприятные для него биотопы, что приводит к большему перекрыванию используемых разными видами участков и обострению межвидовых отношений. В результате, при достижении пика численности красно-серой полевки на 4-й площадке доля заселенной территории красной сокращается, приводя к увеличению степени агрегированности ее населения.

Сезонному пику численности, как правило, соответствуют высокие значения частного обилия и наибольшая доля используемой территории, как результат более полного использования пригодных для обитания микроучастков. Снижение общей численности, доли занятой территории и частного обилия в конце сезона размножения на 2-й и 3-й площадках в одних случаях достигается выселением части сеголеток на соседние, незаселенные участки. В других случаях численность регулируется, главным образом, за счет снижения репродуктивной активности животных и изменения уровня смертности. Вероятно, миграции неполовозрелых зверьков в этом случае являются альтернативой их гибели.

Динамику миграционных перемещений и пространственного распределения животных невозможно объяснить исключительно изменениями уровня численности, как и другими, отдельно взятыми популяционными параметрами. Доля мигрантов в гетерогенной среде горных местообитаний определяется комплексом факторов – общей численностью, степенью заселенности территории и плотностью населения на микроучастках. Таким образом, в формировании пространственно-демографической структуры населения и миграционных процессов основная роль принадлежит степени гетерогенности среды обитания и репродуктивному статусу животных. В свою очередь, репродуктивные процессы определяются сложными взаимодействиями большого числа как внешних факторов, так и внутрипопу-

ляционных механизмов (Шварц, 1980; Шилов, 1988; Жигальский, 1984). Очевидно, именно разнокачественность биотопов объясняет высокие уровни миграционной активности красно-серой полевки в гетерогенных местообитаниях. Высокая лабильность пространственного распределения является одним из механизмов, с помощью которых популяция преобразует свою структуру и численность соответственно меняющимся условиям обитания.

В биотопах, используемых для расселения и временного проживания красно-серой полевки, в связи с ограниченностью количества пригодных участков степень агрегированности выше, чем в местах постоянного обитания. Увеличение степени агрегированности к осени в горной тундре и подгольцовом поясе вызвано сосредоточением животных в некоторых локально расположенных участках с наиболее приемлемыми биотическими условиями.

Пространственная структура и, в частности, величина индивидуального участка является той основой, на которой протекают все процессы, регулирующие динамику популяции. При низком обилии полевок площади индивидуальных участков максимальны, а плотность их "упаковки", а значит, и частота контактов между животными низкие, поэтому размножение практически ничем не ограничено, выживаемость полевок высокая и популяция растет с наибольшей для данных условий скоростью. Подобная ситуация характерна для начала сезона размножения и для популяций с низкой численностью. В процессе размножения численность полевок увеличивается, возрастает и плотность "упаковки" индивидуальных участков, растет частота контактов между отдельными животными, обостряются антагонистические отношения, нарастает уровень стресса. Это, в свою очередь, ведет к снижению жизнеспособности полевок, уменьшению воспроизводства (удлинение срока полового созревания, изменение цикла течки, неэффективное оплодотворение, резорбция эмбрионов) и, как результат, – снижению скорости роста населения (Жигальский, Бернштейн, 1986; Жигальский, 1994; Мамина, Жигальский, 2004; Paillat, Vitet, 1996; Montgomery et al., 1997).

Следует обратить внимание на то, что в местообитаниях с высокой степенью неоднородности общая численность может быть низкой, но плотность в скоплениях может быть значительной, что не исключает (даже при низкой общей плотности населения) "включение" плотностно-зависимой регуляции.

Рассмотренная пространственная структура населения красно-серой полевки представляет со-

бой совокупность агрегаций животных, которая выражается в закономерном чередовании пятен, характеризующихся определенным обилием животных. В отличие от мерусов или парцелл, агрегации могут не иметь признаков фенотипического единства и являются совокупностью особей, проживающих вместе. Каждое такое пятно – это участок, занятый частью популяции, причем независимо от уровня численности все такие части имеют один и тот же иерархический внутрипопуляционный статус. В зависимости от расположения пятен выделяют типы пространственного распределения животных. Так, Флинт (1977) описал четыре типа пространственной структуры популяций: эквальный (диффузный), инсулярный (мозаичный), циклический (переложный) и пульсирующий. Он показал, что в различных ландшафтах обитают характерные для них виды мелких млекопитающих, формирующие определенный тип пространственной структуры населения. В гетерогенных горных местообитаниях всю территорию, занимаемую метапопуляцией красносерой полевки, можно отнести к инсулярному типу поселений, а население во временных поселениях и на стации переживания – к пульсирующему типу. Таким образом, на сравнительно небольшой территории трех высотных поясов Южного Урала типы пространственного распределения животных различны и зависят от комплекса локальных факторов.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (03-04-48086, 06-04-48049).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемищев В.Н.,** 1960. Пространственная и функциональная структура популяций // Бюл. МОИП. Т. 65. Вып. 1. С. 41–50.
- Белан О.Р., Жигальский О.А.,** 1995. Динамика пространственной структуры популяций полевок Иремельского горного массива // Fauna и экология животных Южного Зауралья и сопредельных территорий. Екатеринбург. С. 116–124.
- Большаков В.Н.,** 1972. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука. 200 с.
- Большаков В.Н., Баженов А.В.,** 1988. Радионуклидные методы мечения в популяционной экологии млекопитающих. М.: Наука. 158 с.
- Глас Д., Стенли Д.,** 1976. Статистические методы в педагогике и психологии. М.: Прогресс. 495 с.
- Горчаковский Г.Л.,** 1975. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука. 281 с.
- Громов В.С.,** 2004. Изменчивость пространственно-экологической структуры популяций грызунов и ее типологическая классификация // Сиб. эколол. журн. № 4. С. 571–578.
- Жигальский О.А.,** 1984. Исследование влияния внешних и внутренних факторов на динамику популяции. Имитационное моделирование // Журн. общей биол. Т. 45, № 4. С. 450–455. – 1994. Зональные и биотопические особенности влияния эндо- и экзогенных факторов на население рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) // Экол. № 3. С. 50–60.
- Жигальский О.А., Белан О.Р.,** 2004. Пространственно-временная динамика полевок в гетерогенных местообитаниях Иремельского горного массива // Из. АН. Сер. биол. № 2. С. 1–8.
- Жигальский О.А., Бернштейн А.Д.,** 1986. Популяционные факторы регуляции размножения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // Докл. АН СССР. Т. 291, № 1. С. 250–252.
- Лукьянов О.А.,** 1988. Оценка демографических параметров популяций мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Экол. № 1. С. 47–55.
- Мамина В.П., Жигальский О.А.,** 2004. Морфофункциональные особенности семенников мелких млекопитающих при разных уровнях плотности популяции // Успехи совр. биол. Т. 124, № 5. С. 507–512.
- Наумов Н.П.,** 1951. Новый метод изучения экологии лесных грызунов // Fauna и экология грызунов. Материалы по грызунам. Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Вып. 4. С. 3–21.
- Флинт В.Е.,** 1977. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука. 183 с.
- Шварц С.С.,** 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 277 с.
- Шилов И.А.,** 1988. Принципы организации популяций у животных // Популяционные проблемы в биогеоценологии. М.: Наука. С. 5–23. – 1995. Популяция как биологическая система надорганизменного уровня // Экология популяций: структура и динамика. М.: Наука. Ч. 1. С. 3–13. – 2002. Популяционный гомеостаз // Зоол. журн. Т. 81, № 9. С. 1029–1047.
- Шипанов Н.А.,** 2002. Функциональная организация популяций – возможный подход к изучению популяционной устойчивости. Прикладной аспект (на примере мелких млекопитающих) // Зоол. журн. Т. 81, № 9. С. 1048–1077.
- Montgomery W.L., Wilson W.L., Elwood R.W.,** 1997. Spatial regulation and population growth in the wood mouse *Apodemus sylvaticus*: experimental manipulations of males and females in natural populations // J. Anim. Ecol. V. 66, № 5. P. 755–768.
- Paillat G., Batet A.,** 1996. Spatial dynamics of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) in a fragmented landscape // Meet. Cent. Etud. Biol. Chize "Ecol. and Conserv. Spat. Struct. Popul." Chize, Deux-Sèvres, 18–20 Oct. 1995/Acta oecol. 17, № 6, P. 553–559.

**SPATIAL AND DEMOGRAPHIC STRUCTURE OF *CLETHRYONOMYS RUFILUS* POPULATION IN HETEROGENEOUS HABITATS****O. A. Zhigal'sky, O. R. Belan***Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, 620144, Russia  
e-mail zig@ipae.uran.ru*

A combined analysis of the migratory activity, demographic and spatial structure of *Clethrionomys rufilus* metapopulation from three altitudinal belts of the Southern Urals was performed. The habitats are characterized as zones of reservation and temporary residence. The differences in the dynamics of demographic and spatial population structure were revealed. In biotopes used as transitional or temporary settlements, the degree of aggregation was higher than that in permanent habitats. The changes in the local density were accompanied by those in the occupied areas. No relations between the total number and migratory activity of animals were found. In the highly heterogeneous territories, the total animal population may be low, but their density in aggregations, significant. This phenomena does not exclude (even under the low total density of population) some density-dependent control.