

УДК 591.5.599.323

ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ (*CLETHRIONOMYS RUTILUS*) В ГЕТЕРОГЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ: СОПРЯЖЕННЫЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

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

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург 620144

e-mail: zig@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 21.09.2004 г.

Проведен сопряженный анализ демографической и пространственной структуры популяции красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall. 1779), обитающей в разных высотных поясах Южного Урала. На трех качественно различающихся территориях (зоны резервации, расселения и временного проживания) показаны различия в динамике демографической и пространственной структуры. Особенностью пространственного распределения в зонах резервации является пульсирующий тип заселения: последовательное чередование изменения локальной плотности и доли заселенной территории. В биотопах, используемых для расселения и временного проживания, степень агрегированности зверьков выше, чем в местах постоянного обитания. Локальная плотность и доля занятой территории изменяются параллельно. На территориях с высокой степенью неоднородности даже при довольно низких общих численностях плотности в скоплениях могут достигать значительных величин, что не исключает даже при низком уровне общего обилия животных включение плотностно-зависимой регуляции.

Изучение динамики численности млекопитающих и управление динамическими процессами остается одной из важнейших проблем популяционной экологии. Познание механизмов взаимодействия животных и их группировок со средой обитания, роли миграций и пространственных взаимоотношений в формировании динамики популяций млекопитающих (Флинт, 1977; Шварц, 1980; Большаков, Баженов, 1988; Шилов, 1988; Лидикер, 1999; Жигальский, Белан, 2004; Lidicker, 2000; Hixon et al., 2002) до сих пор актуально как для решения практических задач, так и для развития теоретических положений биоценологии и теории эволюции.

Пространственной структуре принадлежит особая роль в популяционной динамике. Территориальная дифференциация населения как начальный этап микроэволюции может повлечь за собой разделение пространственных группировок по биологическим свойствам (морфологическим, физиологическим, этологическим и генетическим).

Распределение организмов в пространстве складывается на основе взаимодействия биологических потребностей вида и условий среды обитания. Особое значение имеет неоднородность среды, так как разные элементы пространственной мозаики могут различаться по плотности, интенсивности размножения, смертности, уровню эмиграции и иммиграции, сезонной динамике и половозрастной структуре населения.

Горные системы из-за значительной разнокачественности условий в пределах небольших территорий могут служить адекватной моделью для изучения взаимосвязей между степенью мозаичности среды, динамикой населения и территориальным размещением животных. Даже близко расположенные участки, находящиеся на разных склонах, могут значительно различаться по микроклиматическим условиям, характеру субстрата и почвенному и растительному покрову (Большаков, 1972; Горчаковский, 1975; Садыков и др., 1981).

Цель работы состоит в комплексном анализе сезонных изменений демографической структуры, пространственного распределения и миграционной активности красной полевки, *Clethrionomys rutilus* Pall. 1779, обитающей в качественно различающихся биотопах трех высотных поясов гор Южного Урала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в районе горного массива Иремель (1979–1981 гг.) на четырех одногектарных площадках мечения, расположенных в трех высотных поясах (Горчаковский, 1975). Материал собирали методом 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 проверялись два раза в сутки (утром и вечером). У отловленных живот-

Таблица 1. Календарные даты и периоды отловов полевок

Год	Тур	Дата	Состояние популяции
1979	1	06.09–11.09	Рост численности
1980	2	11.06–15.06	Пик численности
	3	02.07–06.07	
	4	19.07–23.07	
	5	10.08–14.08	
	6	02.09–06.09	
1981	7	07.06–11.06	Депрессия
	8	01.07–06.07	
	9	20.07–23.07	
	10	09.08–13.08	
	11	4.09–08.09	

Примечание. Количественные данные за 1979 и 1981 гг. (туры 1 и 7–11, соответственно) не рассчитывались из-за низкой численности зверьков (см. табл. 2).

ных определяли вид, пол и репродуктивное состояние. Для анализа были взяты три возрастные группы: прибыльные неполовозрелые (*juvenis*), прибыльные половозрелые (*subadultus*), половозрелые животные прошлого года рождения (*adultus*). Отловы проводились сериями по 3–5 дней с интервалами в 20 сут, чтобы избежать привыкания животных к живоловкам. Серии отловов (1–11) обозначены как туры (табл. 1).

Площадка I расположена на высоте 850 м над ур. м. в горно-лесном поясе и занимает большую

часть вырубки в пихтово-еловом лесу (рис. 1). Возраст вырубки 4–5 лет; этот биотоп заметно отличается от прилегающей тайги. Основная древесная порода – молодая поросль березы, по краям вырубки встречаются единичные молодые ели и пихты. Подлесок – красная и черная смородина, жимолость, малина. Нижний ярус составляют типичные для этой зоны травянистые растения. Почвенный покров представлен мелко- и среднемасштабными каменистыми россыпями, покрытыми сплошным мохово-травяным покровом.

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

Площадка III находится в подгольцовом поясе на высоте 1100 м над ур. м. (рис. 1). Третья площадка составляет пихтово-еловый лес, располагающийся в верхней части выдела на скучных аккумулятивных почвах. Большая часть оставшейся площади – каменная россыпь с отдельно стоящими деревьями, лишайниковым и моховым покровом и небольшим участком (40 м²) разнотравной растительности, характерной для горно-лесного пояса. Отличительная черта участка – высокая скважность и большое число убежищ для мелких животных.

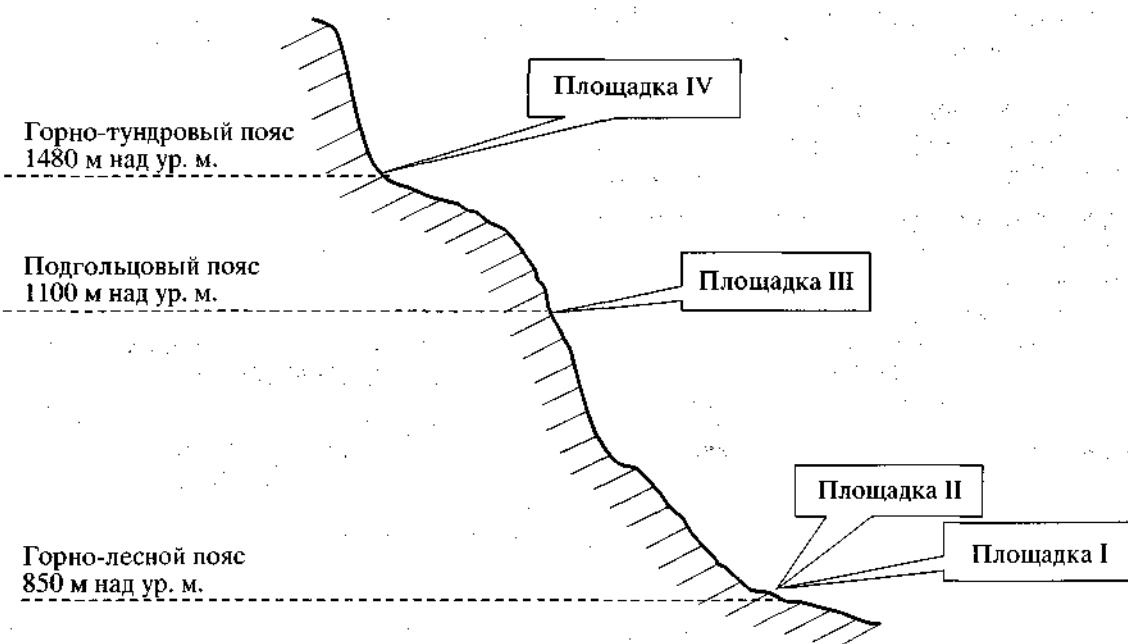


Рис. 1. Схема расположения площадок мечения красных полевок.

Площадка IV 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 (в основном можжевельник, застилающий в некоторых местах поверхность камней сплошным ковром), в нижнем — мох и травянистую растительность (горицвет, родиолу розовую и др.). Температурный режим на площадке вследствие интенсивного солнечного облучения колебался в летние месяцы в широких пределах.

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

Для оценки интенсивности миграционных перемещений была использована методика Лукьянова (1988), позволяющая 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 индекс частного обилия или индекс локальной плотности (A) — обилие вида на микроучастках площадки, заселенных животными. Оно выражено числом особей, отловленных одной ловушкой, и рассчитано по формуле: $A = c/b$, где c — количество отловленных животных, b — число ловушек, отловивших животных, которое отражает число микроучастков территории, занятых зверьками. Для перевода индекса частного обилия (A) в показатель локальной плотности (число особей/га) необходимо значение индекса умножить на общее количество ловушек. Вторым показателем был расчет заселенности территории (F), т.е. доли заселенной животными территории площадки, находимой по формуле: $F = 100(b/a)$, где a — общее количество ловушек.

Используя частоту попаданий животных в живоловки, мы составили графические схемы распределения животных в течение каждого тура отловов, наглядно представляющие сезонные изменения расположения занятых микроучастков на территории площадок.

Статистическая обработка проведена посредством прикладного статистического пакета "Statistica". Достоверность различия средних оценивалась с помощью метода множественных сравнений Шаффе. Различия считались достоверными на уровне значимости 5% ($p = 0.05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Качество исследуемых горных местообитаний красной полевки определяется их расположением в разных высотных поясах и степенью неоднородности в каждом из них. Особенности среды в каждом поясе обусловливают различия в динамике численности и динамике демографической структуры населения. Население красной полевки, обитающей в различающихся биотопах трех высотных поясов гор Южного Урала (горно-лесной, подгольцовский и горно-тундровый), можно рассматривать как метапопуляцию, а население каждой из рассмотренных зон — как микропопуляции или локальные популяции (Жигальский, Белан, 2004).

Красная полевка обитает на всех четырех площадках, но динамика ее численности и демографической структуры демонстрирует биотопические различия (Жигальский, Белан, 2004). Участки пихтово-елового леса в горно-лесном и подгольцовом поясах (площадки II, III) отнесены к зонам резервации или участкам-донорам, так как здесь даже в год депрессии численность красной полевки высока. Участок, расположенный в поясе горной тундры (площадка IV), отнесен к времененным поселениям, численность здесь значительно ниже, а в осенне-зимний период животные практически отсутствуют. Численность зверьков на вырубке (площадка I) значительно выше по сравнению с площадкой IV, при этом в год роста численности (1979 г.) и в год высокого ее уровня (1980 г.) основную часть населения составляют прибыльные. Средняя за год доля неполовозрелых среди них составляет свыше 94 и около 80% соответственно, и только в конце года низкой численности (1981 г.) на этой площадке присутствуют прибыльные половозрелые сеголетки. Из этого следует, что территория вырубки используется красной полевкой как транзитная зона, где животные практически не приступают к размножению, а в осенне-зимний период зверьки вообще отсутствуют (Жигальский, Белан, 2004).

Осенью 1979 г. (1-йтур) и в течение всего сезона размножения 1981 г. (7–11-й туры) численность довольно низка, поэтому количественные характеристики пространственного распределения животных по территории площадок в эти периоды не рассчитывались из-за возможной некорректности результатов. В дальнейшем рассматриваются сезонные изменения демографической и пространственной структуры населения на различных площадках мечения только в 1980 г. Таким образом, из 11 туров анализируются данные по 6 из них.

Площадки, на которых обитает красная полевка, относят к разным функциональным зонам, им присуща своеобразная динамика численности и демографическая структура. Вероятно, населе-

Таблица 2. Демографические и пространственные характеристики населения красной полевки в различных биотопах

Площадка	Тип отлова	Численность, ос/га	Прибыльные		Частное обилие, ос/га	Заселенность территории, %	Миграционная активность, %
			неполовозрелые, %	половозрелые, %			
I	2	3	66.7	0.0	100	3	63
	3	14	57.1	7.2	112	12	54.2
	4	38	84.5	15.5	110	36	38.5
	5	35	88.6	5.7	83	42	23.8
	6	44	100.0	0.0	81	54	6.6
	Среднее по площадке	134*	79.4	5.7	97.2	29.4	37.2
II	2	25	24.0	0.0	76	33	33.7
	3	38	23.7	31.6	106	36	20.3
	4	39	43.6	43.6	64	61	20
	5	77	87.0	10.4	100	77	9.3
	6	39	92.3	7.7	70	56	15.5
	Среднее по площадке	218*	54.1	18.7	83.2	52.6	19.8
III	2	23	13.0	4.4	62	37	15.5
	3	31	22.5	19.4	97	32	43.5
	4	117	66.7	23.1	152	77	39.3
	5	123	79.7	17.9	135	91	13.5
	6	96	91.7	8.3	116	83	6.5
	Среднее по площадке	390*	54.7	14.6	112.4	64.0	23.7
IV	2	11	18.2	0.0	65	17	0
	3	6	16.7	0.0	75	8	25
	4	12	66.7	16.7	80	15	30.8
	5	19	63.2	26.3	53	36	1.8
	6	18	100.0	0.0	75	24	9.9
	Среднее по площадке	66*	53	8.6	69.6	20.0	13.5

* Общее количество животных, отловленных за сезон размножения.

ние этих площадок может демонстрировать и специфическое пространственное распределение.

Площадка I. В июне (начало сезона размножения, 2-й тур) красная полевка встречалась только по кромке леса (типичном для красной полевки биотопе), огибающей вырубку. Общая численность на этой площадке растет в основном за счет неполовозрелых зверьков на протяжении всего сезона размножения на фоне снижения миграционной активности. При этом одновременно увеличивается доля используемой территории и снижаются локальные плотности (табл. 2, рис. 2).

Анализ схем распределения поимок по территории площадки I показал практическое отсутствие зверьков (рис. 2). С июня до начала июля рост

численности населения сопровождался увеличением частного обилия до 112 ос/га. Наибольшая локальная плотность была характерна для прибыльных половозрелых зверьков: 113 ос/га – для неполовозрелых и 80 ос/га для перезимовавших, т.е. локальная плотность на микроучастках увеличивалась за счет концентрации половозрелых и неполовозрелых зверьков на наиболее благоприятных выделах. Увеличение же доли занятой территории площадки с 3 до 12% происходило, главным образом, за счет миграции неполовозрелых зверьков из прилегающего пихтово-елового леса (рис. 2). В последующем, до середины августа, частное обилие в группе неполовозрелых и половозрелых прибыльных полевок постоянно сни-

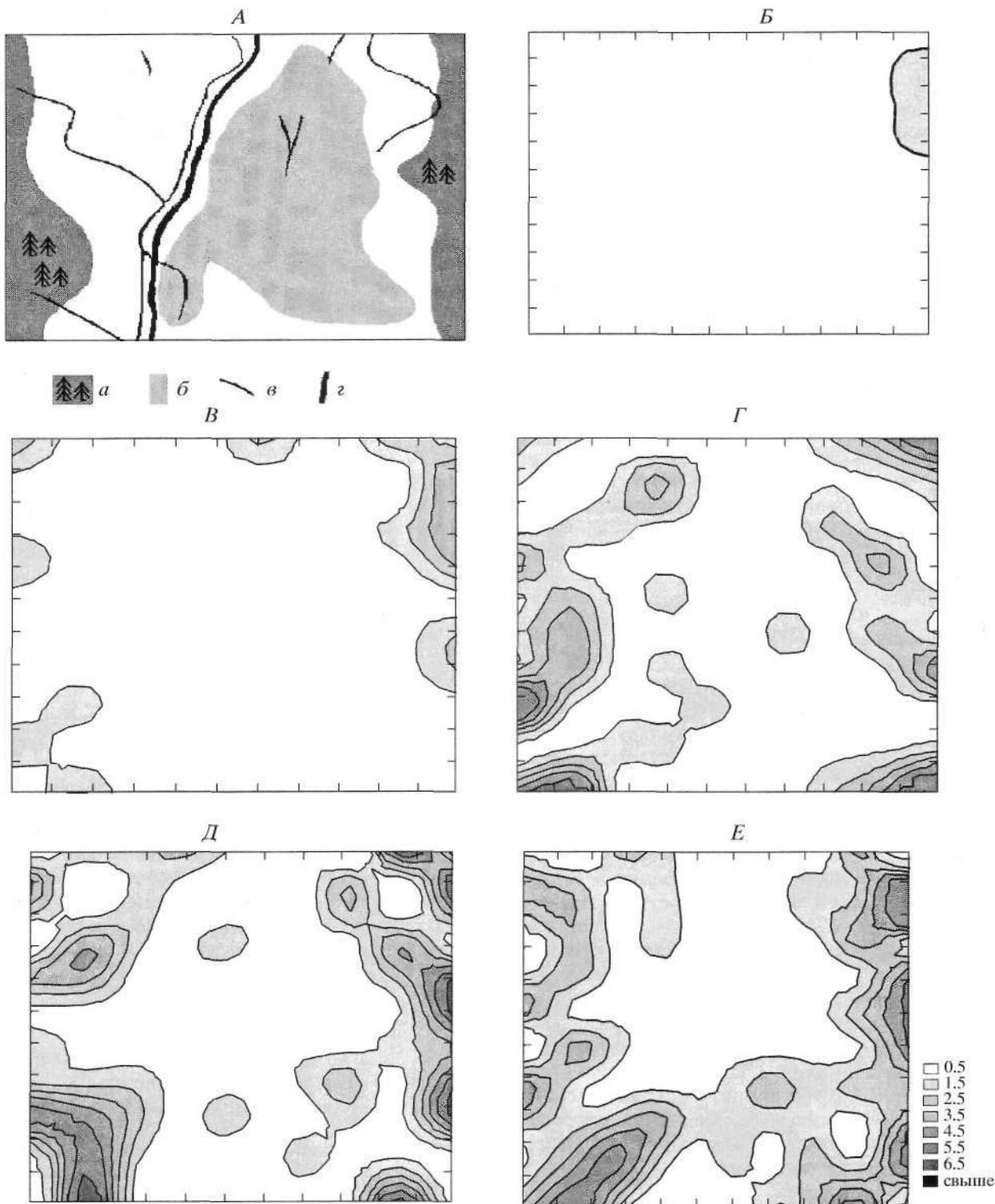


Рис. 2. Сезонная динамика (*Б–Е*) пространственного распределения животных на площадке I: *А* – схема площадки (*а* – пихтово-слювой лес, *б* – бересковая поросль, *в* – ручей, *г* – тропа); *Б–Е* – туры 2, 3, 4, 5, 6, соответственно; *Ж* – вычисленные частоты попадания полевок в живоловку.

жалось с одновременным увеличением доли используемой территории (рис. 2), что обусловлено заселением новых микроучастков площадки I, которые к этому времени стали пригодными для

обитания. Вероятно, в этот период локальная плотность на микроучастках достигла предельных значений, и дальнейший рост численности животных на площадке происходил в основном в резуль-

тате увеличения общей площади заселения. Несмотря на продолжающийся рост общей численности с августа до сентября, частное обилие не изменялось и оставалось на уровне 81–83 ос/га. Высокая численность на площадке в этот период поддерживалась, главным образом, за счет увеличения доли используемой территории (рис. 2), а население красной полевки состояло практически полностью из неполовозрелых сеголеток.

Площадка II. Вторая площадка более однородна, на ней можно выделить несколько микрочастков: участок, захламленный поваленными деревьями, чистый лес, выход на поверхность камней, островки травянистой растительности. Мы неоднократно отмечали случаи переселения красной полевки со второй площадки на первую, что соответствует нашему предположению об ее использовании в качестве зоны временного расселения молодняка, а участка зеленоносной тайги (площадка II) – для постоянного обитания и размножения. Неодинаковое использование территории определяет различия в демографической структуре и пространственном распределении красной полевки на обеих площадках.

В начале сезона размножения (2-й тур) животные на площадке II попадались в ловушки, расположенные в центральной ее части, – там, где территория захламлена поваленными деревьями и хворостом. Такие участки являются хорошим укрытием и формируют вертикальную структуру местообитания, способствующую выживанию животных в осенне-зимний период и период схода снега (рис. 3). В отличие от площадки I заселенная часть площадки II во 2-м туре составляла 33%, причем перезимовавшие зверьки занимали примерно 30%, а прибыльные половозрелые и неполовозрелые – только 4%. Плотность заселенных участков составляет 76 ос/га (табл. 2). Наиболее компактно и с высокой плотностью микрочастки освоили перезимовавшие зверьки: их плотность достигала 158 ос/га, в то время как плотность неполовозрелых – всего 67 ос/га. Миграционная активность в этот период почти в 2 раза ниже, чем на площадке I. Следует отметить, что на площадке II большую часть мигрантов составляют перезимовавшие полевки, доля мигрантов среди них – 50.8%, а среди неполовозрелых зверьков этого года рождения она равна 33.3%.

К началу июля (3-й тур) численность увеличилась на 34.2%, а доля заселенной территории только на 8.3%, в то время как частное обилие возросло на 28.3%. Плотность населения на заселенных микрочастках для перезимовавших составляла 141 ос/га, для прибыльных половозрелых 117 ос/га, неполовозрелых – 122 ос/га. Таким образом, численность в это время выросла, главным образом, за счет увеличения локальной плотности на ранее занятых участках всеми возрастным

группами, а не в результате расширения занятой территории. Доля мигрантов в это время снизилась до 20%, повышая тем самым локальную плотность. Основную часть мигрантов составляли неполовозрелые зверьки, вероятно, рожденные на этой территории. Из общего числа неполовозрелых животных лишь 38.5% можно отнести к мигрантам, а из половозрелых – только 18.6%.

В третьей декаде июля (4-й тур) численность животных на площадке практически не изменилась, население состояло в равных частях из половозрелых и неполовозрелых прибыльных зверьков (табл. 2). Увеличение доли занятой территории до 61% сопровождалось снижением частного обилия примерно в 2 раза, что свидетельствует о более равномерном заселении территории площадки (рис. 3). Основу населения на микрочастках скоплений составляют, главным образом, прибыльные зверьки, причем локальная плотность неполовозрелых составляет 118 ос/га, а половозрелых – 125 ос/га. Доля занятой территории к третьей декаде июля увеличилась, вероятно, вследствие роста емкости биотопа, когда пригодными становятся ранее неиспользуемые участки. Миграционная активность животных осталась примерно на том же уровне, что и в предыдущем туре, при этом до 40% мигрантов составляли неполовозрелые полевки.

В середине августа (5-й тур) популяция достигает своего сезонного пика. По сравнению с предыдущим туром численность возросла примерно в 2 раза, главным образом, в результате увеличения числа прибыльных неполовозрелых животных (табл. 2). Рост населения на площадке сопровождался увеличением как частного обилия до 100 ос/га, так и доли заселенной территории до 77% (табл. 2). Оба этих показателя изменились, главным образом, за счет увеличения численности прибыльных животных. Миграционная активность в это время снизилась до 9.3%.

В начале сентября (6-й тур) общая численность снизилась, и практически все население площадки состояло из неполовозрелых полевок (табл. 2). Спад численности сопровождался снижением локальной плотности (до 70 ос/га) и доли занятой территории. Освободившиеся ранее занятые локальные участки характеризовались высокой численностью весной и на протяжении всего сезона размножения (рис. 3). Сопоставляя этот факт с увеличением доли мигрантов среди неполовозрелых зверьков и ростом численности на соседней площадке I, можно думать, что высокая численность и значительный уровень частного обилия красной полевки на площадке II при высокой доле заселенной территории в августе привели к выселению части животных в менее благоприятные, но приемлемые для обитания участки

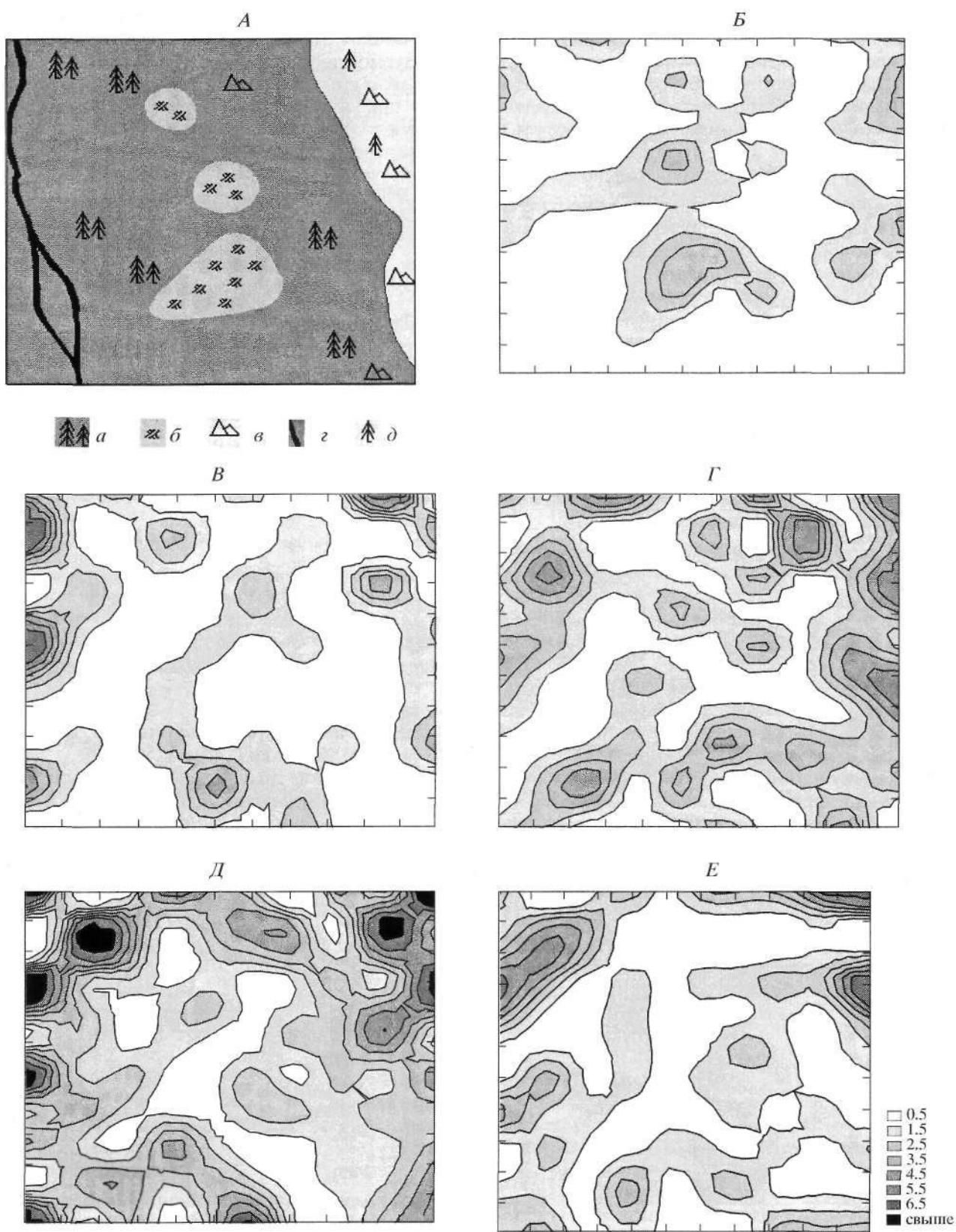


Рис. 3. Сезонная динамика пространственного распределения животных на площадке II: *а* — пихтово-еловый лес с обильным моховым покровом, *б* — поваленные деревья, *в* — участки выхода на поверхность камней, *г* — ручей, *д* — одиночно стоящие деревья. *А–Ж* — как на рис. 2.

пихтово-елового леса, прилегающие к вырубке. В результате миграционных перемещений животных численность, как и доля используемой территории, на обеих площадках практически выровнялись. В августе обилие животных на площадке II более чем в 2 раза превышало этот показатель на площадке I (табл. 2), а в сентябре их численность составляла 39 и 44 ос/га, соответственно.

Площадка III. Эту площадку можно отнести к зоне резервации или считать своеобразным участком-донором. В начале сезона размножения (2-й тур) полевки отлавливались, главным образом, на участках крупноблочных россыпей с достаточно хорошо выраженной вертикальной структурой (рис. 4). Их численность была практически такой же, как и на площадке II, 82.6% населения составляли половозрелые перезимовавшие полевки, из прибыльных 13% были неполовозрелыми и только 4.4% – половозрелыми. Локальная плотность и доля заселенной территории довольно низки, доля мигрантов ниже, чем на рассмотренных ранее площадках, что может свидетельствовать об оседлости населения.

В 3-м туре (начало июля) общая численность увеличилась на 26%, незначительно снизилась доля заселенной территории, но частное обилие и миграционная активность зверьков при этом возросли. Основную часть мигрантов (87.5%) составили неполовозрелые прибыльные полевки, их плотность на территориях скоплений была 114 ос/га, перезимовавших – 94 ос/га, а половозрелых прибыльных зверьков – 82 ос/га. Заселенными оставались участки, занятые в предыдущем туре (рис. 4). В июне основу населения в скоплениях составляли половозрелые перезимовавшие (58.1%) и прибыльные зверьки (19.4%), а в июле это были, главным образом, прибыльные неполовозрелые полевки.

Во второй половине июля (4-й тур) произошел резкий подъем численности населения (почти в 4 раза), параллельно этому возросла плотность животных в скоплениях (до 152 ос/га) и доля заселенной территории (до 77%). Основу населения животных в скоплениях в этот период составляли прибыльные половозрелые (104 ос/га) и неполовозрелые (77 ос/га). Общее количество репродуктивно активных животных снизилось более чем в 2 раза (с 77.5 до 34.3%). Причиной этого могло быть резкое снижение числа перезимовавших, а также то, что из числа прибыльных только 23.1% оказались половозрелыми. Последнее, вероятно, обусловлено торможением их полового созревания в условиях высокой плотности. Доля мигрантов в этом туре снизилась незначительно (табл. 2), мигранты были представлены, в отличие от особей третьего тура, половозрелыми зверьками (54.4%).

В середине августа (5-й тур) численность красной полевки на площадке достигла сезонного пика. Распределение животных на площадке стало

более равномерным, так как общий уровень частного обилия снизился до 135 ос/га, а площадь используемой территории возросла до 91% (рис. 4). При этом в наибольшей степени концентрировались прибыльные половозрелые полевки, плотность которых в скоплениях достигла 141.1 ос/га. Рассматривая схему мест поимок красной полевки в августе, можно отметить отсутствие животных лишь в некоторых центральных ловушках (рис. 4). Основу населения площадки в этот период составили неполовозрелые (табл. 2). Миграционная активность снизилась, в пределах площадки перемещались лишь отдельные прибыльные животные.

В 6-м туре снизилась общая численность, что сопровождалось снижением частного обилия и доли занимаемой территории. Основные места поимок полевок в этом туре – крупноблочная каменная россыпь и участки пихтово-елового леса. Практически все население площадки составляли неполовозрелые животные (табл. 2). Миграционная активность снизилась до 6.5% и, как и в предыдущем туре, была связана с перемещениями неполовозрелых животных в пределах площадки.

Площадка IV. В начале сезона размножения красная полевка на территории площадки отлавливается не повсеместно, а лишь на отдельных ее участках, приуроченных, главным образом, к выходам камней и зарослям можжевельника (рис. 5). Ее численность была ниже, чем на площадках II, III, так же как и доля заселенной территории, а локальные плотности имели близкие (в пределах 60–70 ос/га) значения (табл. 2). Однако в некоторых точках локальная плотность поселений перезимовавших достигала 156, а прибыльных – 70 ос/га. Население красной полевки было представлено в основном перезимовавшими зверьками (81.8%) и неполовозрелыми прибыльными (18.2%). Обе группы были оседлы и в это время практически не покидали территорию площадки.

В 3-м туре (начало июля) численность упала почти в 2 раза, снизилась и доля занятой территории, но частное обилие практически не изменилось (табл. 2, рис. 5). Большую часть населения (83.3%) по-прежнему составляли перезимовавшие зверьки. Среди прибыльных половозрелые особи не обнаружены. Снижение численности и освобождение части территории, скорее всего, связано с уходом части полевок с территории площадки, что подтверждается возросшей миграционной активностью перезимовавших полевок.

Во второй половине июля (4-й тур) численность вновь возросла до 12 ос/га, так же как и частное обилие и доля заселенной территории, что обусловлено увеличением потока мигрантов, состоящего на 76.4% из неполовозрелых зверьков. Население площадки в это время состояло из трех функциональных группировок: прибыльные

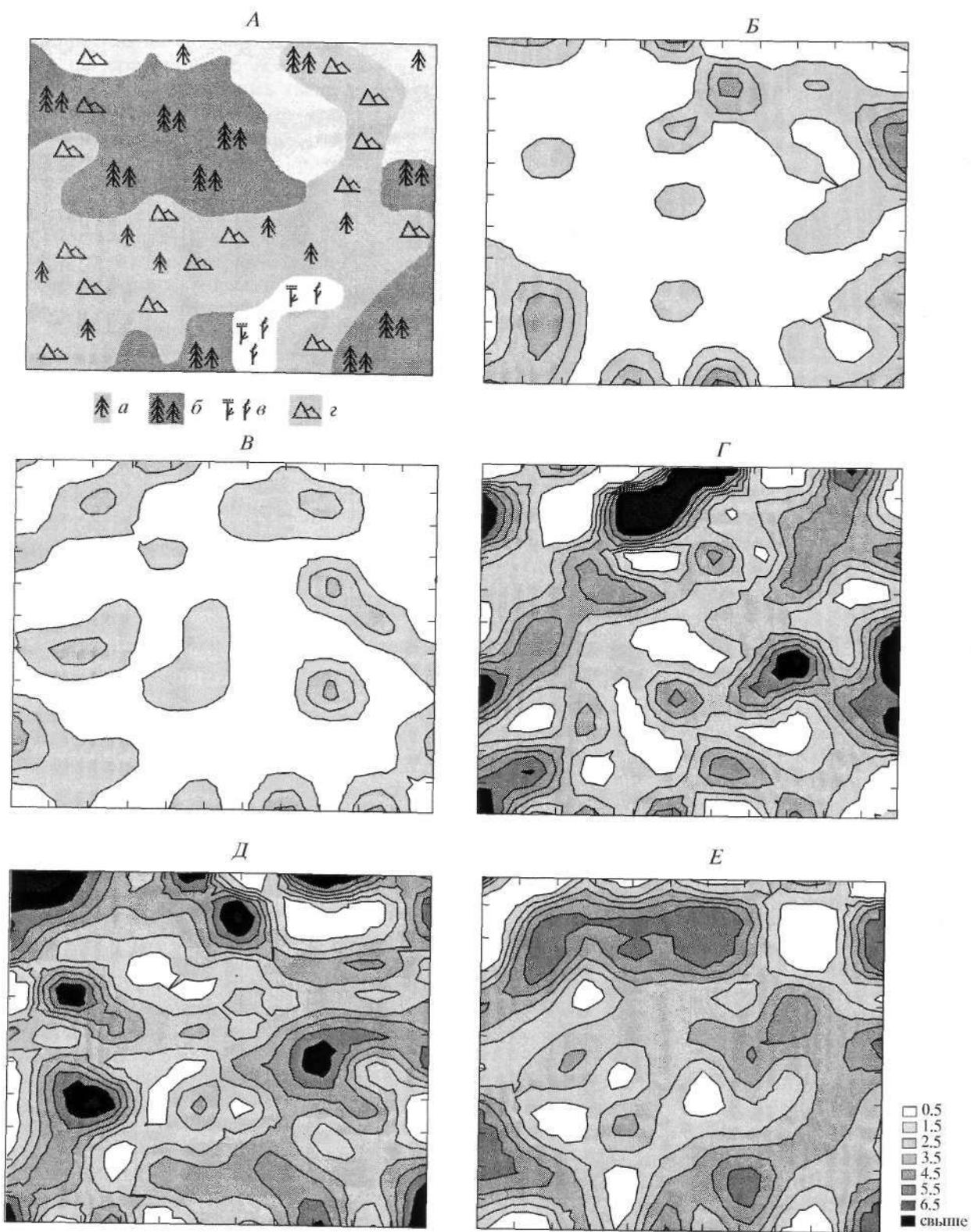


Рис. 4. Сезонная динамика пространственного распределения животных на площадке III: а – одиночно стоящие деревья, б – пихтово-словый лес с одиночными глыбами на поверхности почвы, в – разнотравная растительность, г – крупноблочная каменистая россыпь. А–Ж – как на рис. 2.

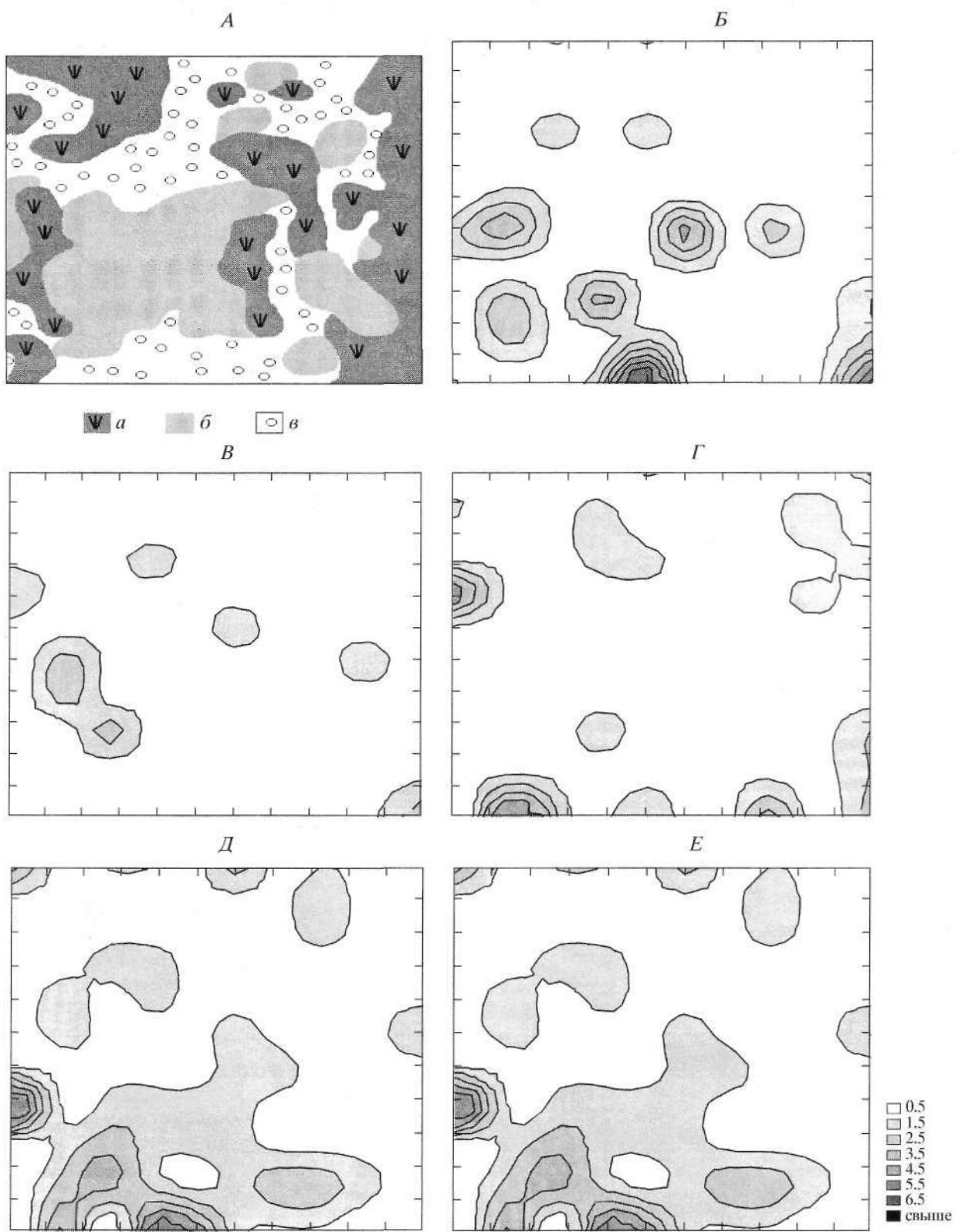


Рис. 5. Сезонная динамика пространственного распределения животных на площадке IV: *α* – заросли можжевельника, *β* – травянистая растительность, *γ* – каменистая россыпь. *А–Ж* – как на рис. 2.

неполовозрелые, прибыльные половозрелые и перезимовавшие полевки.

В середине августа численность населения возросла по сравнению с предыдущим туром на 36,8%, что сопровождалось увеличением почти в 2 раза степени заселенности территории за счет расселения молодых неполовозрелых зверьков по территории площадки, что, в свою очередь, привело к снижению локальной плотности (табл. 2).

К концу сезона размножения численность практически не изменилась, однако снизилась доля заселенной территории – в основном, в результате концентрации молодых зверьков в наиболее благоприятных местообитаниях на площадке (рис. 5) и небольшого оттока их с ее территории (табл. 2). Следует отметить, что на протяжении всего сезона размножения красная полевка занимала примерно одни и те же наиболее пригодные для нее местообитания – каменные россыпи и заросли можжевельника.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сезонные изменения биотопических условий приводят к перераспределению территории между особенностями разного репродуктивного состояния и возраста. При этом общая численность популяции может колебаться в зависимости от изменения доли территории, занятой зверьками, увеличения или снижения плотностей в скоплениях либо изменением обоих параметров. Как мы видели ранее, территории, относящиеся к разным категориям использования (зоны резервации, временные поселения, транзитные зоны), имеют различную сезонную динамику заселения.

В начале сезона размножения низкие численности и локальное заселение территории на всех площадках, на наш взгляд, связаны, прежде всего, с разной смертностью зверьков на отдельных микроучастках в осенне-зимний период. В этой связи полевки отлавливались только на тех участках, где они успешно перезимовали. Начиная с июня и далее до сезонного пика численности, на всех площадках возрастает общее обилие и параллельно ему растет уровень заселенности территории. Плотность же на заселенных микроучастках сначала возрастает, а с конца июля начинает снижаться. Наибольшая доля заселенной территории на протяжении всего сезона размножения характерна для зон резервации или донорных участков (площадки II, III). Эта доля превышает степень заселенности территории временного поселения (площадка IV) и транзитной зоны (площадка I), так как стации переживания более однородны и, вероятно, наилучшим образом отвечают биологическим требованиям вида. Вместе с тем, локальные плотности на микроучастках площадок отличаются не столь значительно, и только на

площадке III значения частного обилия примерно на 30% выше других, что может свидетельствовать о ее большей экологической емкости.

Перемещения половозрелых зверьков определяются различиями биотопических условий, которые приводят к перераспределению территории между полевками перед началом сезона размножения и стремлением животных к концентрации в наиболее благоприятных местах. Примером этого является уход половозрелых животных в июне – начале июля с площадки IV (горная тундра) в участки пихтово-елового леса. В течение сезона размножения, по мере роста численности сеголеток, отмечалось и снижение, и увеличение степени заселенности территории, что связано с расселением молодняка в участки с меньшей плотностью, менее благоприятные для размножения, но вполне пригодные для обитания. Таким образом, на уровне площадок общий тип распределения животных в начале сезона размножения можно охарактеризовать как агрегированный, переходящий затем в относительно равномерный по мере роста числа неполовозрелых сеголеток.

Особенность пространственного распределения красной полевки в зонах резервации – пульсирующий тип их заселения. Весной животные концентрируются на отдельных, наиболее пригодных для обитания участках территории, где они в последующем приступают к размножению. Расселение по территории прибыльных зверьков до момента их полового созревания не происходит – они остаются в местах рождения, увеличивая тем самым локальную плотность. Во второй половине июля, когда угодья становятся экологически более емкими, расселяются, главным образом, неполовозрелые полевки. В результате этого локальная плотность на площадке II снижается, а на третьей, как в наиболее пригодном биотопе, возрастает, причем доля используемой территории повышается на обеих площадках. Во время сезона пика численности на площадке II локальная плотность становится выше, а на третьей начинает снижаться – вероятно, вследствие того, что, достигнув своего максимума в предыдущий период, она тем самым снизила емкость биотопа. Доля заселенной территории на той и другой площадках достигает максимальных значений. В начале сентября репродуктивная активность животных снижается, в результате чего уменьшаются локальная плотность и доля используемой территории. Снижение численности, доли занятой территории и частного обилия на площадке II в конце сезона размножения связано с перемещениями животных в сторону вырубки, территории которой ранее практически не использовалась. На площадке III численность снижалась, главным образом, в результате увеличения смертности полевок, так как все пригодные для временного обитания участки были заселены.

В биотопах, используемых для расселения и временного проживания, в связи с ограниченностью количества пригодных участков степень агрегированности выше, чем в местах постоянно го обитания животных. На этих территориях до середины июля локальные плотности постепенно растут, падая лишь к концу сезона размножения. При этом доля занятой популяцией территории с весны к осени постепенно возрастает, главным образом, в результате расселения молодняка из стаций резервации.

Изменения пространственной и демографической структуры населения полевок на площадках обусловлены, главным образом, их перемещениями. Однако между уровнем общей численности и миграционной активностью в исследуемых нами мозаичных биотопах не обнаружено линейной связи. Доля мигрантов в них определяется комплексом условий: общей численностью населения, степенью заселенности территории, плотностью населения на микроучастках и репродуктивно-возрастной структурой популяции. Только при практически полной заселенности территории высоким численностям соответствуют минимальные значения миграционной активности. В такой ситуации перемещения ограничиваются вследствие отсутствия участков, пригодных для временного обитания. При наличии свободных участков или мест с низкой плотностью населения, независимо от уровня общей численности, интенсивность миграционной активности остается высокой. Сезонные изменения репродуктивного состояния животных и возрастной состав населения также определяют динамику миграционных перемещений. В начале сезона размножения доля мигрантов высока как среди половозрелой, так и неполовозрелой части популяции. В период активного размножения половозрелые животные оседлы, а миграционная активность неполовозрелых увеличивается по мере роста их обилия.

Гетерогенность горных местообитаний обуславливает высокую интенсивность миграционных перемещений полевок в течение всего репродуктивного сезона. Наличие участков с резко различающимися биотопическими условиями вызывает направленные перемещения полевок из благоприятных, но перенаселенных местообитаний, в менее заселенные, определяя характер пространственного распределения животных. Вероятно, миграционные потоки обеспечивают существование популяций в изменчивых горных условиях и способствуют снижению внутривидовой конкуренции в зонах резервации при высоких уровнях численности путем создания временных поселений.

Пространственная структура и, в частности, величина индивидуального участка – основа всех процессов, регулирующих динамику популяции. При низком обилии полевок площади индивиду-

альных участков максимальны, а плотность их "упаковки" и частота контактов между животными низки, поэтому размножение в популяции практически ничем не ограничено, выживаемость полевок высокая, поголовье популяции растет с наибольшей для данных условий скоростью. Подобная ситуация характерна для начала сезона размножения и для популяций с низким уровнем численности. В процессе размножения численность полевок увеличивается, возрастает и плотность "упаковки" индивидуальных участков, растет частота контактов между отдельными животными, обостряются антагонистические отношения, нарастает уровень стресса. Эти факторы, в свою очередь, ведут к снижению жизнеспособности полевок и уменьшению воспроизводства (удлинение срока полового созревания, изменение цикла течки, неэффективное оплодотворение, резорбция эмбрионов), а в результате – к снижению скорости роста населения (Жигальский, Бернштейн, 1986; Жигальский, 1994; Мамина. Жигальский, 2004; Paillat, Butet, 1996; Montgomery et al., 1997).

На территориях с высокой степенью неоднородности возможны довольно низкие общие численности полевок, но плотности в скоплениях могут достигать значительных величин, что не исключает даже при низком уровне общего обилия включение плотностно-зависимой регуляции.

Таким образом, сезонные изменения показателей пространственного распределения полевок в значительной мере определяются неоднородностью биотопических условий, динамикой демографической структуры популяций, репродуктивной активностью животных и миграционными процессами.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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.
- Горчаковский П.Л., 1975. Растительный мир высоко-горного Урала. М.: Наука. 281.
- Жигальский О.А., 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 // Изв. РАН. 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.
- Лидикер В., 1999. Популяционная регуляция у млекопитающих // Сиб. экол. журн. № 1. С. 5–13.
- 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. Анализ деструктивных изменений в семенниках мелких млекопитающих при разных уровнях численности // Докл. РАН. Т. 394. № 3. С. 1–3.
- Наумов Н.П., 1951. Новый метод изучения экологии лесных грызунов // Фауна и экология грызунов. Материалы по грызунам. М.: Моск. об-во испыт. природы. Вып. 4. С. 3–21.
- Садыков О.Ф., Баженов А.В., Жигальский О.А., Лукьянов О.А., 1981. Особенности использования лесными полевками территории мозаичных биотопов верхних высотных поясов гор Южного Урала // Территория на Урале: Информ. материалы. Свердловск. С. 84–86.
- 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 биогенетологии. М.: Наука. С. 5–23.
- Hizon M.A., Pacala S.W., Sandin S.A., 2002. Population regulation: historical context and contemporary challenges of open VS. closed systems // Ecology. V. 83 (6). P. 1490–1508.
- Lidicker W.Z., 2000. A food web. Landscape interaction model for microtine rodent density cycles // Oikos. V. 91. P. 435–445.
- Montgomery W.I., 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., Butet A., 1996. Spatial dynamics of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) in a fragmented landscape. Meet. Cent. Étud. Biol. Chize "Ecol. and Conserv. Spat. Struct. Popul." Chize, Deux-Sevres, 18–20 Oct. 1995 // Acta oecol. 17. № 6. P. 553–559.

DEMOGRAPHIC AND SPATIAL STRUCTURE OF *CLETHRIONOMYS RUTILUS* POPULATION IN HETEROGENEOUS HABITATS: A COMPLEX ECOLOGICAL ANALYSIS

O. A. Zhigal'skii, O. R. Belan

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg 620144, Russia

A combined analysis of the demographic and spatial structure of *Clethrionomys rutilus* population was performed in different altitudinal belts of the Southern Urals. In three different habitats (transitional, temporary, and permanent residence), the dynamics of the demographic and spatial structure were different. The interchange in the local density and shares of inhabited territories was characteristic of the spatial structure of the permanent animals' residences. In the transitional habitats and temporary settlements, the degree of the animal aggregations was higher than that in the permanent settlements. In these habitats, the local density and shares of populated territories change simultaneously and monotonously. In heterogeneous territories, even in the case of the low mean density of populations, their local density may be high enough.