

УДК 591.5:599.323

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ТРЕХ СИМПАТИЧЕСКИХ ВИДОВ ПОЛЕВОК (Mammalia: Rodentia) НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

© 2007 г. О. А. Жигальский

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

Поступила в редакцию 24.07.2006 г.

Проведен комплексный анализ структурно-функциональной организации и пространственно-временных взаимоотношений симпатрических видов (полевка-экономка, красная и красно-серая полевки) на территориях, различающихся по типу их функционального назначения для животных (стации переживания, зоны временного расселения и транзитные зоны). Исследования проведены в районе горного массива Иремель (1979–1981 гг.) на четырех одногектарных площадках мечения, расположенных в трех высотных поясах. Показано, что численность и демографическая структура для каждой пары видов на всех площадках различаются, а их динамика синхронна. Перекрывание пищевых ниш красной и красно-серой полевок низко, поэтому не может быть причиной пищевой конкуренции. Распределение полевок разных видов на площадках, как правило, независимо, но имеет особенности, зависящие от типа использования территории животными. Для каждого вида на различных площадках выявлены наиболее предпочтительные микроучастки, что позволяет видам избегать конкуренции. В данном случае речь идет о пространственном разобщении, а не об экологической изоляции совместно обитающих видов. Пространственное и временное разделение ресурсов среды контролируется механизмами, выработанными в ходе эволюции сообщества.

За последние десятилетия накоплен обширный материал по различным аспектам популяционной экологии и динамике населения многих видов грызунов. Пространственной структуре принадлежит особая роль в популяционной динамике. Территориальная дифференциация населения, возможно, является начальным этапом микроэволюции и способна повлечь за собой разделение пространственных группировок по их биологическим потребностям. Экологические особенности территорий определяют пространственно-временную динамику их населения. В свою очередь изменения демографической структуры популяции определяют тип пространственного распределения животных. В результате чего распределение организмов в пространстве складывается на основе взаимодействия биологических потребностей вида и условий среды обитания. Однако многие теоретики и экспериментаторы в современной экологии часто рассматривают процессы формирования популяционной динамики, выбора естественной среды каждым видом, пространственное распределение каждого из них на определенных территориях и организации сообщества как независимые процессы. Мы полагаем, что они являются взаимосвязанными компонентами единого адаптивного процесса – приспособления населения территории к ее условиям и поэтому должны рассматриваться в комплексе.

При совместном обитании экологически близких видов между ними могут возникать различные взаимоотношения, хорошо исследованные в рамках классической экологии. Все они за исключением конкуренции не приводят к взаимному или одностороннему сдвигу ниш, сопровождающемуся полным или частичным пространственным взаимоисключением, снижением скорости роста популяции, снижением общей численности и репродуктивного успеха. Интенсивность межвидовых отношений связана с качеством биотопа и его типичностью для каждого входящего в состав населения вида, степенью экологической близости видов, синхронностью их активности и целям рядом других факторов. Для многих экологически близких видов наземных позвоночных довольно часто встречается их взаимоисключающее пространственное распределение. Причиной такого распределения могут быть различная реакция совместно обитающих видов на средовые градиенты, межвидовая конкуренция и характерная для вида биотопическая избирательность. Различия в требованиях совместно обитающих видов к среде обитания скорее указывают на возможность существования межвидовой конкуренции, чем служат ее непосредственным доказательством. В современной литературе, посвященной анализу этого явления, нет единого мнения о роли межвидовых отношений в процессах формирования структуры

и численности симпатрических видов. По данным различных авторов в 43–70% случаев взаимоотношения между совместно обитающими видами считаются конкурентными, а это означает, что они могут вносить значительный вклад в процессы регуляции численности каждого вида (Кошкина, 1967, 1971; Надеев, Ердаков, 1980; Hansson, 1983; Hallett et al., 1983; Шенброт, 1986; Жигальский и др., 1987; Джиллер, 1988; Рыхликова, 1988; Morris, 1988, 1990; Rosenzweig, 1981, 1991; Haken, Batzli, 1996; Stenseth, 2002).

В большинстве работ, посвященных исследованию и анализу связей параметров среды и пространственного распределения, а также их связи с избирательностью животными определенных типов местообитаний, используются процедура линейного или нелинейного регрессионного анализа и методы математического моделирования (Шенброт, 1986; Morris, 1988, 1990; Rosenzweig, 1981; Stenseth et al., 2002; Hued, Biston, 2006). По результатам множественного регрессионного анализа между комплексом количественных характеристик среды и численностью каждого обитающего на данной территории вида в последующем вычисляется коэффициент взаимодействия. Достаточно подробный анализ положительных и отрицательных сторон этого метода дан ранее (Rosenzweig et al., 1984) и поэтому не нуждается в подробном описании, но мы хотели обсудить некоторые методологические аспекты его применения. Использование уравнений множественной регрессии для оценки воздействия окружающей среды на плотность каждого вида дает характеристику этого влияния на уровне корреляций (взаимовлияний), а не причинно-следственных связей. В случае использования регрессионных моделей, особенно линейных, исходно формируется (проверяется) гипотеза исследователя о возможном воздействии тех или иных факторов среды на динамику численности и взаимоотношения видов. Такой подход не всегда, с нашей точки зрения, оправдан, так как те параметры, которые мы измеряем или можем измерить, могут реально определять демографические процессы каждого вида. Вероятно, в естественной среде может существовать и другой комплекс факторов, определяющих структуру сообщества. Вид обитает в сложной биологической системе под действием как отдельных факторов среды, так и большого числа возникающих взаимодействий между этими факторами и популяциями входящих в состав сообщества видов.

В предлагаемом исследовании использована иная идеология. Сущность ее состоит в следующем: не связывая изменения демографических характеристик каждого вида с какими-либо конкретными характеристиками среды, мы статистически оцениваем степень различия: демографических характеристик, пространственного распределения животных и предпочитаемых каждым из них мик-

роместообитаний, в результате чего анализ взаимодействия между симпатрическими видами проводится не по комплексу заранее выбранных характеристик среды обитания, а по реакции животных на весь этот комплекс.

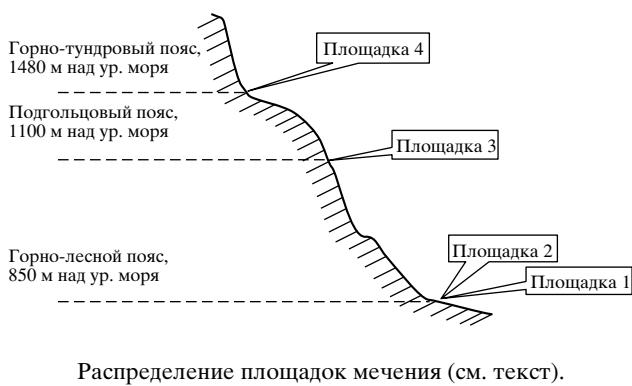
Второй момент, на который нам хотелось обратить внимание, – выбор популяционных характеристик, по которым проводится оценка взаимоотношений между видами. О наличии или отсутствии конкурентных межвидовых отношений чаще всего судят по соотношению показателей относительной численности и синхронности ее изменений (Morris, 1988, 1990; Rosenzweig, 1991; Keitt et al., 2002; Stenseth et al., 2002). Однако, на наш взгляд, объективный вывод о типе взаимоотношений между симпатрическими видами можно сделать только при совокупном анализе половозрастной структуры населения, по динамике ее численности, пространственному распределению животных, репродуктивной активности, смертности, миграционной активности и ряду других демографических характеристик каждого вида (Дарман, 1985; Жигальский, 1987; Джиллер, 1988; Рыхликова, 1988; Бигон и др., 1989; Громов, 2001; Huitu, 2004).

Значительное влияние на взаимоотношения видов оказывает гетерогенность среды (Rosenzweig et al., 1984; Keitt et al., 2002; Cramer, Willig, 2005). Описывая окружающую среду как неоднородную, многие исследователи подразумевают неодинаковые свойства среды в каждой точке пространства. Не менее важно при оценке неоднородности среды включать в круг рассматриваемых факторов ее функциональную разнокачественность для существования популяции: зоны резервации, зоны временного проживания и транзитные зоны (Жигальский, Белан, 2004).

Таким образом, цель исследования – анализ структурно-функциональной организации и пространственно-временных взаимоотношений совместно обитающих видов на территориях, различающихся по типу их функционального назначения для животных (стации переживания, зоны временного расселения и транзитные зоны) по комплексу демографических и пространственных характеристик.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в районе горного массива Иремель ($54^{\circ}03'25''$ с.ш., $58^{\circ}05'18''$ в.д.) в 1979–1981 гг. на четырех одногектарных площадках мечения (рисунок), расположенных в трех высотных поясах (Горчаковский, 1975). 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 сут-



Распределение площадок мечения (см. текст).

ки (утром и вечером). У отловленных животных определяли вид, пол и репродуктивное состояние. Для анализа были взяты три возрастные группы: прибылые неполовозрелые – *juvenis*; прибылые половозрелые – *subadultus*; половозрелые животные прошлого года рождения – *adultus*. Отловы проводили сериями по 3–5 сут с интервалами в 20 сут, чтобы избежать привыкания животных к живоловкам. Серии отловов обозначены турами (табл. 1).

Площадка 1 расположена на высоте 850 м над ур. моря в горно-лесном поясе и занимает большую часть вырубки в пихтово-еловом лесу (рисунок). Возраст вырубки 4–5 лет; этот биотоп заметно отличается от прилегающей тайги. Основная древесная порода на вырубке – молодая поросль березы, по краям вырубки встречаются единичные молодые ели и пихты. Подлесок – 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 мохово-травяным покровом.

Таблица 1. Календарные даты и периоды отловов полевок

Год	Тип	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	07.06–11.06	Депрессия
	VIII	01.07–06.07	
	IX	20.07–23.07	
	X	09.08–13.08	
	XI	4.09–08.09	

Площадка 2 расположена в горно-лесном поясе на высоте 850 м над ур. моря на участке пихтово-елового леса. Средний ярус развит слабо. Травянистый покров негустой (в основном злаки, зонтичные, хвоши 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. моря. Третья площадка составляет пихтово-еловый лес, располагающийся 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 м^2) 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 над ур. моря в горно-тундровом поясе. Поверхностный слой представлен крупноблочными россыпями, во многих местах выходящими на поверхность. Растительный покров очень мозаичен и включает в себя карликовую березу, можжевельник, застилающий в некоторых местах поверхность камней сплошным ковром, мох, горицвет, радиола розовая и другие.

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.

Статистическая обработка проведена посредством прикладного статистического пакета “Statistica 5.1”. Для проверки гипотез о различиях в численностях животных разных видов на каждой площадке использовали логлиненейный анализ многомерных таблиц частот. Логлиненейный (или логарифмически линейный) анализ представляет собой логарифмическое преобразование, которое позволяет переформулировать задачу анализа многомерных таблиц частот в терминологию дисперсионного анализа (Боровиков, 2003). Многовходовые таблицы частот в этом случае можно рассматривать как отображение линейно связанных главных и взаимодействующих влияний. В качестве переменной отклика или зависимой переменной использовали численности попаданий животных. Объясняющие или независимые переменные для различных задач – “вид”, “номер ловушки”, “биотоп”. Переменная “вид” включала в себя два вида, совместно обитающих на каждой площадке, переменная “биотоп” – несколько типов микроместообитаний на каждой

Таблица 2. Оценки демографических характеристик населения полевок разных видов на площадках

Показатель	Площадка			
	1	2	3	4
Число отловленных животных с 1979 по 1981 г.	190*	348*	538*	69*
	287**	83***	134**	231***
χ^2 Пирсона, $df = 10$	1213	214	318	617
	$p \leq 0.005$	$p \leq 0.005$	$p \leq 0.005$	$p \leq 0.005$
Коэффициент ранговой корреляции Спирмена	0.68	0.84	0.71	0.73
	$p \leq 0.02$	$p \leq 0.01$	$p \leq 0.01$	$p \leq 0.01$
Средняя доля неполовозрелых, %	79.4*	54.1*	54.7*	53*
	40.5**	19.6***	34.5***	33.3***
χ^2 Пирсона, $df = 17$	1128	632	608	408
	$p \leq 0.005$	$p \leq 0.005$	$p \leq 0.005$	$p \leq 0.005$
Коэффициент ранговой корреляции Спирмена	0.52	0.51	0.56	0.54
	$p \leq 0.03$	$p \leq 0.03$	$p \leq 0.01$	$p \leq 0.02$

* *Cl. rutilus*; ** *M. oeconomus*; *** *Cl. rufocanus*.

площадке, переменная “тур отлова” – пять последовательных туров отлова (табл. 1). Логлинейный анализ вычисляет два типа статистик: статистика χ^2 Пирсона и статистика максимума отклонения правдоподобия χ^2 (G^2). Различия между частотами поимок для каждого уровня независимой переменной оценивали с помощью программы “Program for Contingency Table Collapsing” (Khromov-Borisov, 1999). Частоту повторных поимок оценивали как отношение суммы общего числа поимок животных (включая повторные) к числу отловивших ловушек. Для проверки гипотез о различиях в динамиках численности для каждой пары видов использована статистика χ^2 . Различия считались достоверными на уровне значимости 5% ($p = 0.05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Распределение животных по территории, и особенно в гетерогенных местообитаниях, в значительной мере определяется ее пространственной неоднородностью. Качество исследуемых горных местообитаний определяется, с одной стороны, их нахождением в разных высотных поясах, а с другой – неоднородностью условий обитания в каждом из них (Жигальский, Белан, 2004). Особенности условий среды обитания на разных площадках послужили причиной различий в динамике численности и демографической структуры их населения, что позволяет говорить о неодинаковом использовании территории площадок полевками, согласно их биологическим особенностям.

Осенью 1979 г. (I тур) и в течение всего сезона размножения 1981 г. (VII–XI туры) численность полевок была низкой, поэтому пространственное распределение животных по территории площа-

док в эти периоды не рассмотрено. В дальнейшем анализируются сезонные изменения миграционной активности, демографической и пространственной структур населния на различных площадках мечения только в 1980 г.

ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ НАСЕЛЕНИЯ

Анализ динамики численности показал, что ее изменения синхронны для каждой пары видов на всех площадках, так как коэффициенты ранговой корреляции Спирмена во всех случаях высокие и статистически значимы (табл. 2). Высокая степень синхронности изменений численности зверьков разных видов на площадках мечения связана главным образом с сезонной компонентой этого процесса и определяется временем начала и окончания репродуктивного периода и природно-климатическими факторами. Но вместе с тем на площадках отмечено доминирование того или иного вида (табл. 2). Различия численности каждой пары видов на площадках статистически достоверны (табл. 2), что подтверждает сделанный ранее вывод о различном использовании территорий площадок каждым видом (Жигальский, Белан, 2004).

Для анализа репродуктивно-возрастной структуры были проанализированы три группы: прибыльные неполовозрелые, прибыльные половозрелые, половозрелые животные прошлого года рождения. Изменения репродуктивно-возрастной структуры для каждой пары видов синхронны так же, как и изменения численности, и, вероятно, так же связаны с сезонными явлениями (табл. 2). Однако репродуктивно-возрастная структура населения каждого вида на площадках различается: так, на-

Таблица 3. Оценка различий распределения по территории площадок красной полевки и полевки-экономки (критерий Вилкоксона парных сравнений) за 1980 г.

Тип отлова	N	T	Z	p-level
Площадка 1				
II	100	45	5.33	0.00009
III	100	196.5	5.64	0.000017
IV	100	692.5	3.74	0.000181
V	100	528	2.37	0.017715
VI	100	1000	2.39	0.01653
Площадка 2				
II	100	87	4.01	6.61E-05
III	100	360	2.24	0.030876
IV	100	455.5	3.91	9.29E-05
V	100	193	6.44	1.25E-10
VI	100	284	4.07	4.67E-05
Площадка 3				
II	100	322	1.18	0.236884
III	100	288.5	1.63	0.102454
IV	100	184	6.34	2.31E-10
V	100	315	6.90	5.15E-12
VI	100	365	6.09	1.08E-09
Площадка 4				
II	100	321	1.19	0.23
III	100	84	2.70	0.006
IV	100	127	0.95	0.33
V	100	532.5	1.01	0.31
VI	100	393.5	3.70	0.0002

пример, существенно различаются доли неполовозрелых зверьков, что свидетельствует о различиях в процессах размножения каждого из входящих в состав населения вида.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЖИВОТНЫХ ПО ТЕРРИТОРИИ ПЛОЩАДОК

Взаимоотношения между видами, населяющими площадку, могут складываться либо по принципу полного или частичного конкурентного пространственного взаимоисключения, либо каждый вид может занимать типичные и наиболее приемлемые для него местообитания. Для проверки этой гипотезы сравнили пространственные распределения особей наиболее многочисленных видов на каждой площадке.

Площадка 1. На площадке доминируют два вида: полевка-экономка и красная полевка. За весь сезон размножения 1980 г. их отловлено 280 и 134 особи соответственно. Суммарное количество отловленных зверьков других видов не превышало

70. Территория этой площадки для красной полевки является транзитной зоной, а для полевки-экономки – зоной временного проживания (Жигальский, Белан, 2004).

Из табл. 3 видно, что красная полевка и полевка-экономка распределяются по территории площадки независимо друг от друга в течение всего сезона размножения, что не дает нам однозначного ответа на вопрос о причинах разделения территории между этими видами. Поэтому на территории площадки выделили три различающихся типа местообитаний: пихтово-еловый лес – 25 точек отлова, в них за сезон размножения отловлено 69 красных полевок и 36 полевок-экономок; березовая поросль – 27 точек отлова, отловлено 14 красных и 93 полевки-экономки; травянистая растительность – 48 точек отлова, отловлено 51 красная и 151 полевка-экономка.

Для статистической оценки предпочтаемости животными тех или иных участков территории площадки использовали логлинейный анализ и программу “Program for Contingency Table Collapsing”, где в качестве независимых факторов выступали “вид” и “местообитание”, а в качестве зависимой переменной – число ловушек, отловивших животных в каждом местообитании.

Проведенный анализ показал, что оба фактора (“вид” и “местообитание”) оказывают статистически значимое влияние на число поимок животных на различных микроучастках, кроме того, также значимым оказалось взаимодействие между факторами “вид” и “местообитание” (табл. 4). Это означает, что каждый вид выбирает наиболее подходящий для себя участок площадки, формируя тем самым различную структуру населения в каждом местообитании. Наиболее предпочтаемым местообитанием для полевки-экономки является участок травянистой растительности ($p \leq 0.0005$), так как именно на этом участке наибольшее число отловленных животных. Менее предпочтительны для нее местообитания с березовой порослью, и самую низкую заселенность имеет участок пихтово-елового леса ($p \leq 0.0005$). Вероятно, о предпочтаемости отдельных микроучастков можно судить еще и по средним частотам повторных поимок животных в ловушки. На участках с травянистой растительностью и порослью бересы средняя частота попадания полевки-экономки за сезон размножения равна 1.9, а в пихтово-еловом лесу – 1.6. Полевка-экономка не только малочисленна в пихтово-еловом лесу, но, вероятно, использует эти местообитания как транзитные для временных выходов. Тогда как участки с травянистой растительностью и порослью бересы используются ею для проживания и размножения.

Красная полевка предпочитает участки пихтово-елового леса и травянистой растительности (различия в численностях на этих двух участках

Таблица 4. Результаты одновременной проверки k -факторных взаимодействий (логлинейный анализ многомерных таблиц частот)

Площадка	Факторы	Степень свободы	G^2	p	χ^2 -Пирсона	p
1	1	3	57.4	0.0005	49.9	0.0005
	2	2	72.2	0.0005	70.1	0.00005
2	1	2	232.8	0.0005	212.4	0.0005
	2	1	13.6	0.0005	11.8	0.0006
3	1	2	74.4	0.0005	69.9	0.0005
	2	1	3.3	0.07	3.3	0.07
4	1	3	35.1	0.0005	37.4	0.000000
	2	2	0.01	0.99	0.01	0.99

Примечание. В графе “факторы” цифра 1 обозначает влияние каждого фактора отдельно, цифра 2 – взаимодействие факторов. Жирным шрифтом выделены статистически значимые показатели.

статистически незначимы). Самая низкая частота посещаемости – участок бересовой поросли ($p \leq 0.0005$). У красной полевки, так же как у полевки-экономки, более высокая частота повторных поимок зверьков наблюдается в среднем за сезон размножения на одну ловушку на микроучастках с наибольшей численностью: пихтово-еловый лес – 2.4, бересовая поросль – 1.6 и травянистая растительность – 2.

Красная полевка и полевка-экономка относятся к подсемейству полевок (*Microtinae* Miller, 1896), но к разным родам, имеющим значительные различия в своей биологии. Лесные полевки – эвритопны и населяют различные биотопы, преимущественно в лиственных и хвойных лесах. Полевка-экономка заселяет заболоченные луговые, лугово-степные и лугово-лесные местообитания, заселяющиеся вырубки и гари. Поэтому независимость распределения полевки-экономки и красной полевки по территории 1-й площадки и полученные различия в выборе местообитаний скорее всего связаны не с конкурентными отношениями между видами, а с различными требованиями видов к среде обитания.

Площадка 2. Доминируют на этой площадке красная и красно-серая полевки, за весь сезон размножения их отловлено 218 и 81 особь соответственно. Суммарное количество отловленных зверьков других видов не превышает 42. Участок пихтово-елового леса в горно-лесном поясе (2-я площадка) для красной полевки отнесен к зоне резервации или донорному участку (Жигальский, Белан, 2004), условия здесь наиболее благоприятны для проживания и размножения зверьков, кроме того, на этом участке наблюдается высокая численность даже в такие критические для популяции периоды, как весна и осень. Этот участок может служить донором для расселения молодняка красной полевки в другие местообитания. 2-я площадка для красно-серой полевки служит зоной временного проживания, где размножение возможно только в наиболее благоприятные периоды.

Распределение зверьков красной и красно-серой полевки по территории 2-й площадки независимо друг от друга во все туры отловов (табл. 3). Территория площадки разделена на два типа местообитаний: пихтово-еловый лес – 85 ловушек, в которые за сезон размножения отловлено 181 красная и 74 красно-серые полевки, участок выхода на поверхность камней с одиночно стоящими деревьями – 15 ловушек, в них отловлено 37 красных и 7 красно-серых полевок. Проведенный анализ показал, что влияние каждого фактора (“вид” и “местообитание”), так же как и их взаимодействие, статистически значимо, т.е. структура населения в каждом местообитании различна (табл.4). Кроме того, как для красной, так и для красно-серой полевки наиболее предпочтаемые местообитания – пихтово-еловый лес ($p \leq 0.0005$ для обоих видов), однако численность красной полевки здесь почти в 2 раза выше. Не смотря на то что оба вида тяготеют к пихтово-еловому лесу, каждый из них заселяет наиболее благоприятные для себя локальные участки, так как отлавливаются они разными ловушками. Кроме того, частота повторных поимок красной полевки выше, чем красно-серой: так, в пихтово-еловом лесу она была равна 2, в местообитаниях с выходом камней она составляла 2.5, для красно-серой полевки эти величины составляли 1.8 и 1.9 соответственно. По частотам поимок можно, вероятно, утверждать, что полевки изучаемых видов в местообитаниях с выходами камней более оседлы, чем в пихтово-еловом лесу.

Площадка 3. Для красной полевки участок пихтово-елового леса в подгольцовом поясе отнесен к зоне резервации, а для красно-серой это зона временного проживания (Жигальский, Белан, 2004). На этой площадке доминируют красная и красно-серая полевки, и за весь сезон размножения их отловлено 390 и 128 особей соответственно.

В начале репродуктивного периода (середина и конец июня) численность красной и красно-серой полевок низкая, они заселяют одни и те же местообитания (статистически достоверных различий в их распределении не обнаружено), вероятно, поэтому они не конкурируют за различные участки на площадке (табл. 3). Но начиная с июля и до конца репродуктивного сезона размножения при постепенном росте численности и доли половозрелых зверьков, животные каждого вида заселяют участки, не занятые животными другого вида (табл. 3).

На территории площадки было выделено два местообитания: пихтово-еловый лес с одиночными глыбами на поверхности почвы – 40 ловушек, в которые отловлено 172 красные и 44 красно-серые полевки; крупноблочная каменная россыпь с одиночными деревьями – 60 ловушек, в них отловлено 218 красных и 84 красно-серые полевки.

Проведенный логлинейный анализ показал, что влияние факторов “вид” и “местообитание” статистически достоверно, но в отличие от рассмотренных ранее площадок статистически значимого взаимодействия между факторами нет (табл. 4). При этом численность красной полевки в обоих местообитаниях статистически значимо не различается ($p = 0.15$). Красная полевка в одинаковой степени заселяет пихтово-еловый лес и крупноблочную каменную россыпь. Высокая численность красной полевки в обоих биотопах может свидетельствовать о более благоприятных условиях обитания для данного вида территории 3-й площадки по сравнению с другими. Частота повторных отловов красной полевки в пихтово-еловом лесу составляет 2.2 на одну ловушку, а в крупноблочной каменистой россыпи – 2.7.

Красно-серая полевка предпочитает местообитания в крупноблочной каменистой россыпи – ее численность там выше, чем в других местообитаниях ($p = 0.01$). Частота повторных попаданий красно-серой полевки ниже, чем красной, и в пихтово-еловом лесу равна 1.5, а в каменистой россыпи – 1.7. Здесь, так же как и на 2-й площадке, оба вида более оседлы в каменистых россыпях.

Площадка 4. Высокая численность населения красно-серой полевки в горной тундре, достаточно высокий репродуктивный потенциал, относительно низкая миграционная активность и постоянное ее присутствие на этой территории позволяют отнести горные тундры Южного Урала к зонам резервации для этого вида, тогда как для красной полевки эта территория относится к временными поселениям (Жигальский, Белан, 2004).

В горной тундре (площадка 4) в составе населения также доминируют красно-серая и красная полевки, но наиболее многочисленна красно-серая полевка, за сезон размножения отловлено 157 и 66 особей соответственно.

На этой площадке в отличие от других только в июне и сентябре размещение одного вида связано с распределением другого, во все остальные периоды распределение обоих видов независимо (табл. 3).

Для исследования биотопической приуроченности животных на территории площадки было выделено три типа местообитаний: заросли можжевельника – 45 точек отлова, в которых отловлено 34 красные и 77 красно-серых полевок; каменная россыпь – 30 точек отлова, в которых отловлено 18 красных и 43 красно-серые полевки; травянистая растительность – 25 точек отлова, в которых отловлено 14 красных и 37 красно-серых полевок.

Действие факторов “вид” и “местообитание” статистически значимо, а это означает, что каждый вид заселяет характерные для него территории площадки. Взаимодействия между факторами не обнаружено (табл. 4). Наибольшая численность красной и красно-серой полевок наблюдалась в зарослях можжевельника, затем по уровню численности следовали каменистые россыпи, самая низкая заселенность отмечена на участке травянистой растительности. Население красно-серой полевки наиболее многочисленно в зарослях можжевельника, снижается в каменистых россыпях ($p = 0.047$) и самое малочисленное в травянистых сообществах ($p = 0.03$). Численность красной полевки по территории площадки 4 статистически значимо не различается во всех местообитаниях, т.е. предпочтаемых местообитаний в горной тундре у красной полевки не обнаружено, что, вероятно, связано с тем, что для нее горная тундра является зоной временного проживания, где она скорее всего занимает не занятые красно-серой полевкой территории. Частоты повторных поимок у красной и красно-серой полевок в зарослях можжевельника – 1.4 и 1.8 соответственно, в каменистых россыпях – 1.7 и 2.1, в травянистых сообществах – по 1.7.

БСУЖДЕНИЕ

Между близкими видами может существовать как прямая (интерференциальная) конкуренция, т.е. протекающая с конфликтами, так и косвенная (эксплуатационная), протекающая без конфликтов. Если косвенная конкуренция возникает лишь при условии лимитирования какого-либо ресурса, то прямая конкуренция определяется чаще всего территориальностью, вне зависимости от обилия ресурсов. Межвидовая конкуренция может приводить к полному замещению одного вида другим, но это далеко не единственный выход из подобной ситуации. Известно, что замещение одного вида другим – длительный процесс. Поэтому в каждый конкретный момент времени можно ожидать появления нескольких пар конкурирующих видов, находящихся на стадии незавершенного замещения. Условия среды в эти отрезки времени могут

обратимо изменяться в период действия межвидового отбора, в результате чего на одной стадии селективным преимуществом обладает один вид, а на следующей – другой. В таком случае эти два вида будут сосуществовать в условиях циклического равновесия. Экологически сходные виды могут существовать, никогда не достигая стадии прямой межвидовой конкуренции, если численность этих видов сдерживается каким-то другим фактором, а не прямой конкуренцией. Некоторые исследователи считают, что разделение пространства между зверьками разных видов – результат конкуренции. Но даже в том случае, когда два вида каким-то образом разделили всю занимаемую территорию и численность одного из них выше, объяснений этому явлению может быть несколько. Одно из них – в момент заселения ранее свободной территории между полевками одного вида и зверьками других видов устанавливаются иерархические отношения, обеспечивающие каждому виду заселение им местообитаний, соответствующих его биологическим потребностям (Tast, 1968; Henttonen et al., 1977; Vittala, 1977, 1994). При этом следует учитывать, что даже незначительные расхождения в требованиях животных к экологическим условиям среды снижают жесткость антагонистических отношений и способствуют разделению жизненного пространства между совместно обитающими видами, но не на основе конкуренции, а сообразно их биологическим особенностям.

Неоднородность среды имеет особое значение, так как разные элементы пространственной мозаики могут различаться по комплексу демографических характеристик и характеру взаимоотношений между совместно обитающими видами. В условиях гетерогенных местообитаний гор Южного Урала территория площадки 1 для красной полевки является транзитной зоной, а для полевки-экономки – зоной временного проживания; площадки 2 и 3 для красно-серой полевки служат зоной временного проживания, а для красной полевки их можно отнести к зонам резервации; площадка 4 (горная тундра) для красно-серой полевки отнесена к зоне резервации, а для красной – к времененным поселениям. Численности полевок совместно обитающих видов на всех четырех площадках различаются, а их изменения синхронны (табл. 2). При этом один из совместно обитающих видов превосходит по численности другой на одной площадке и ниже на другой. Причем на каждой конкретной площадке преобладает тот вид, для которого данная территория относится к зоне либо резервации, либо временного проживания. Но уровень численности в данном случае не может свидетельствовать о конкурентных отношениях между совместно обитающими видами, так как оба вида могут существовать в предпочтитаемом каждым из них участке среды (табл. 3, 4). Поскольку каждое животное на площадках имело индивидуальную метку, стало воз-

Таблица 5. Доля совместно используемых территорий площадок, % (1980 г.)

Тур отлова	Площадка			
	1	2	3	4
II	0	3	15	5
III	7	7	8	3
IV	21	20	32	4
V	4	21	27	18
VI	12	18	32	11

можно оценить частоту попадания в одну и ту же ловушку животных совместно обитающих видов (табл. 5). Как видно из таблицы, до наступления сезона пика численности (IV тур) доля совместно посещаемых ловушек не превышает 10%, а далее до конца репродуктивного периода на некоторых площадках она достигает 30%. Относительно высокая доля совместно используемых территорий в период высокой численности обоих видов сопровождается увеличением доли неполовозрелых зверьков до 80–90% у доминирующего на площадке вида. Так как неполовозрелые зверьки, как правило, не имеют индивидуальных участков, они не могут конкурировать за территорию с половозрелыми животными как своего вида, так и совместно обитающих видов. Поэтому увеличившаяся частота попадания зверьков разных видов в одни и те же ловушки не является следствием возросшей конкуренции, а скорее всего объясняется возросшей частотой нейтральных контактов между неполовозрелыми и половозрелыми животными. Низкая доля половозрелых прибыльных зверьков красно-серой полевки на всех площадках связана, вероятно, не с подавлением репродуктивного потенциала другим видом, а определяется биологическими особенностями этого вида и в частности высокой долей перезимовавших.

Еще одной причиной разделения территории между полевкой-экономкой, красной и красно-серой полевками могут быть различия в спектре потребляемых кормов и приуроченности предпочтаемых полевками растений к различным условиям площадок. Списки растений, употребляемых в пищу красной и красно-серой полевками, приведены в работах Ф.Р. Штильмарка (1965, 1977), Л.Р. Мичуриной (1978), В.С. Суркова (1976), Г.Е. Короленко (1979). Лесные полевки питаются (по данным микроскопического анализа содержимого желудков) зелеными частями растений, орешками кедра, семенами различных растений, ягодами и грибами. Поскольку оба вида обитают на одной территории, можно было ожидать, что и спектры их питания довольно близки. Однако по встречаемости зеленых частей растений содержимое желудков красной и красно-серой полевок

различается на 40%, семян – на 19%, ягод – на 25%. Несмотря на то что списки используемых в пищу растений у данных видов перекрываются, у каждого из них существуют наиболее предпочитаемые корма. Красная полевка при этом ближе к эврифагам, так как она не специализирована к каким-либо определенным кормам, а красно-серая ближе к стенофагам, поскольку ширина ее ниши значительно уже.

Основные количественные различия в содержимом желудков у полевок приходятся на зеленые части растений. Из предложенных 75 видов зеленых кормов (Мичурина, 1978) красно-серая полевка использовала в пищу 80%, красная – только 57%, но вместе с тем спектры потребления зеленых частей растений перекрываются на 79%. Отсюда следует, что оба вида достаточно хорошо приспособлены к широкому флористическому разнообразию (по числу растений, используемых в пищу) и, вероятно, питаются в основном теми растениями, которые преобладают в тот или иной сезон в местах их обитания.

Наличие широкого спектра кормовых растений, довольно высокая их продуктивность в сезон размножения свидетельствуют о том, что пространственно-временное разобщение красной и красно-серой полевок не может быть следствием пищевой конкуренции этих животных.

В природных условиях у мелких млекопитающих обнаруживается целый арсенал приспособлений, способствующих снижению конкуренции: предпочтаемость местообитаний; различия в спектрах питания, подвижности и суточной активности; взаимное избегание при встречах и др. Кроме того, имеются особенности динамики численности и расхождения во времени демографических процессов у совместно обитающих видов. Пространственное и временное разделение ресурсов среды контролируется механизмами, выработанными в ходе эволюции сообщества. Каждый вид занимает экологическую нишу, характерную только для него, что в итоге приводит к ослаблению конкуренции, так как другие виды занимают местообитания, наиболее характерные для них. Механизмы экологической изоляции симпатрических видов настолько надежны, что многолетние изменения их численности могут быть синхронными (Greenwood, 1978; Надеев, Ердаков, 1980; McPhee, 1985; Wojcik, Woik, 1985; Шенбrott, 1986; Жигальский, 1987; Жигальский др., 1987; Рыхликова, 1988; Северцов, 2004).

Совместно обитающие виды в экосистеме используют возможности среды с минимальной конкуренцией между собой и с максимальной биологической продуктивностью, при этом пространство заполняется с максимальной плотностью. В такой ситуации оба вида могут сосуществовать в предпочтаемом каждым из них участке среды, что позволяет им избежать конкурентного вытеснения. Есте-

ственные местообитания всегда неоднородны, причем часто такая неоднородность допускает некоторую экологическую сегрегацию симпатрических видов и следовательно, непрерывное сосуществование видов. Следует уточнить, что в данном случае речь идет о пространственном разобщении, а не об изоляции. В тех случаях, когда этот механизм оказывается недостаточным для эффективного разделения экологического пространства, в действие вступает трофическая и, частично, временная дифференциация между экологически близкими видами.

Автор искренне признателен С.П. Трушину за помощь, оказанную им при работе над статьей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бигон М., Харпер Д, Таунсенд К., 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир. 477 с.*
- Боровиков И., 2003. Statistica Искусство анализа данных на компьютере. 2-е изд. М.: СПб. 688 с. <http://www.statsoft.ru>*
- Горчаковский П.Л., 1975. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука. 281 с.*
- Громов В.С., 2001. Гетерогенность среды обитания и пространственная структура поселений песчанок (Rodentia, Gerbillinae) // Зоол. журн. Т. 80. №. 1. С. 79–89.*
- Дарман Ю.А., 1985. Материалы по размножению мышевидных грызунов в Хинганском заповеднике // Динамика численности грызунов на Дальнем Востоке СССР и их роль в естественных сообществах и агроценозах. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 26–27.*
- Джиллер П., 1988. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир. 184 с.*
- Жигальский О.А., 1987. Пространственно-временная структура населения разных высотных поясов // Экология и охрана горных видов млекопитающих: Матер. 3-го Всесоюз. шк. Нальчик: Кабардино-Балкар. ун-т. С. 60–62.*
- 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., Наумов Р.Л., Жарикова Е.Н., 1987. Взаимоотношения двух видов лесных полевок Западного Саяна // Экология. № 3. С. 47–52.*
- Короленко Т.И., Короленко Г.Е., 1979. О питании красной полевки в горно-таежных редколесьях Северо-Востока Сибири // Экология полевок и землероек на Северо-Востоке Сибири. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 77–85.*
- Кошкина Т.В., 1967. Взаимоотношения близких видов мелких грызунов и регуляция их численности // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ. Вып. 8. С. 5–27.*
- Кошкина Т.В., 1971. Межвидовая конкуренция у грызунов // Бюл. МОИП. Т. 76. Вып. 1. С. 50–62.*

- Мичурина Л.Р.*, 1978. Характеристика потребления кормов и энергии лесными полевками в таежных лесах Западного Саяна // Экология питания лесных животных. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. С. 36–49.
- Надеев Н.В., Ердаков Л.Н.*, 1980. Экологические особенности механизма изоляции популяций лесных полевок // Экология. № 1. С. 76–82.
- Наумов Н.П.*, 1951. Новый метод изучения экологии лесных грызунов // Фауна и экология грызунов: Материалы по грызунам. М.: МОИП. Вып. 4. С. 3–21.
- Рыхликова М.Е.*, 1988. Внутри- и межвидовые отношения таежных полевок рода *Clethrionomys*: Автoref. дис. канд. биол. наук. М.: Изд-во МГУ. 17 с.
- Северцов А.С.*, 2004. Механизм возникновения и экологическое значение фундаментальной ниши вида // Экология. № 6. С. 403–409.
- Сурков В.С.*, 1976. К экологии красно-серой полевки острова Сахалин // Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 75–87.
- Шенброт Г.И.*, 1986. Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных // Итоги науки и техники. № 14. Зоология позвоночных. М.: ВИНИТИ. С. 5–70.
- Штильмарк Ф.Р.*, 1965. Основные черты экологии мышевидных грызунов в кедровых лесах Западного Саяна // Фауна кедровых лесов Сибири и ее использование. М.: Наука. С. 5–52.
- Штильмарк Ф.Р.*, 1977. Основные черты экологии мышевидных грызунов в кедровых лесах Западного Саяна // Фауна кедровых лесов Сибири и ее использование. М.: Наука. С. 123–141.
- Cramer M.J., Willig M. R.*, 2005. Habitat heterogeneity, species diversity and null models // Oikos. V. 108. P. 209–218.
- Greenwood Paul J.*, 1978. Timing of activity of the bank vole *Clethrionomys glareolus* and the wood mouse *Apodemus sylvaticus* in a deciduous woodland // Oikos. V. 31. № 1. P. 123–127.
- Haken A.E., Batzli G.O.*, 1996. Effects of availability of food and interspecific competition on diets of prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // J. Mammal. V. 77. № 2. P. 315–324.
- Hallett J.G., O'Connell M.A., Honeycutt R.L.*, 1983. Competition and habitat selection: test of a theory using small mammals // Oikos. V. 40. № 2. P. 175–181.
- Hansson L.*, 1983. Competition between rodents in successional stages of taiga forests: *Microtus agrestis* vs. *Clethrionomys glareolus* // Oikos. V. 40. № 2. P. 258–266.
- Henttonen H., Kaikusalo A., Tast J., Viitala J.*, 1977. Interspecific competition between small rodents in subarctic and boreal ecosystems // Oikos. V. 29. P. 581–590.
- Hued A.C., Bistoni M.A.*, 2006. Microhabitat use by two silurid species in the Anizacate River (central Argentina) // Folia Zool. V. 55(2). P. 175–182.
- Huitu O., Norrdahl K., Korpimaki E.*, 2004. Competition, predation and interspecific synchrony in cyclic small mammal communities // Ecography. April. V. 27. № 2. P. 197–206.
- Keitt T. H., Bjornstad O. N., Dixon P. M., Citron-Pousty S.*, 2002. Accounting for spatial pattern when modeling organism-environment interactions // Ecography. V. 25. P. 616–625.
- Khromov-Borisov N.N., Rogozin I.B., Henriques J.A.H., Serres F.J., de*, 1999. Similarity pattern analysis (SPAN) in mutational distributions // Mutat. Research. V. 430. № 1. P 55–74.
- McPhee E.C.*, 1985. Ethological aspects of mutual exclusion in the parapatric species of *Clethrionomys*, *C. gapperi* and *C. rutilus* // Acta Zool. Fenn. V. 172. P. 71–73.
- Morris D.W.*, 1988. Habitat-dependent population regulation and community structure // Evolutionary Ecology. V. 2. P. 253–269.
- Morris D.W.*, 1990. Temporal variation, habitat selection and community structure // Oikos. V. 59. P. 303–312.
- Rosenzweig M.L.*, 1981. A theory of habitat selection // Ecology. V. 62(2). P. 327–335.
- Rosenzweig M. L.*, 1991. Habitat selection and population interactions: the search for mechanism // Amer. Naturalist. V. 137. Suppl. P. S5-S28.
- Rosenzweig M. L., Abramsky Z., Brand S.*, 1984. Estimating species interactions in heterogeneous environments // Oikos. V. 43. P. 329–340.
- Stenseth N. C., Viljugrein H., Jcdrzejewski W., Mysterud A., Pucek Z.*, 2002. Population dynamics of *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*: seasonal components of density dependence and density independence // Acta Theriol. T. 47. Suppl. 1. P 39–67.
- Tast J.*, 1968. Influence of the root vole, *Microtus oeconomus* (Pallas) upon the habitat selection of the field vole, *Microtus agrestis* (L.), in Northern Finland // Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. AIV. Biol. V. 136. P.1–23.
- Viitala J.*, 1977. Social organization in cyclic subarctic population of the voles *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) and *Microtus agrestis* (L.) // Ann. Zool. Fennici. V. 14. № 1. P. 53–93.
- Viitala J.*, 1994. The red vole, *Clethrionomys rutilus* (Pall.), as a subordinate member of the rodent community at Kilpisjarvi, Finnish Lapland // Acta Zool. Fennica. V. 172. P. 67–70.
- Wojcik J.M., Woik K.*, 1985. The daily activity rhythm of two competitive rodents: *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis* // Acta Theriol. V. 30. № 9–20. P. 241–258.

Spatio-temporal interrelations of three sympatric species of voles (Mammalia: Rodentia) in the South Urals

O. A. ZHIGALSKY

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences
ul. 8 Marta, 202, Yekaterinburg 620144, Russia
e-mail: zig@ecology.uran.ru*

The structural and functional organization and the spatio-temporal interrelations of three sympatric vole species (*Microtus oeconomus*, *Clethrionomys rutilus*, and *C. rufocanus*) were analyzed on territories different in the type of their functional significance to the animals (survival stations, zones of temporary dispersal, and transit zones). The study was conducted in the environs of the Iremel massif ($54^{\circ}31'25''$ N $58^{\circ}50'18''$ E) in 1979–1981, in four 1 ha marking-areas in four different altitudinal zones. It is shown that the abundance and demographic structure is different for each species pair in each area, whereas their dynamics is synchronous. The overlap of niches in two Clethrionomys species is small and cannot cause their competition for food. The distribution of voles within the areas is usually independent, but has some peculiarities depending on the type of territory usage by the animals. Preferred microterritories that help species to avoid competition are revealed for each species to occur in different areas. These are cases of spatial separation, not of ecological isolation of sympatric species. Spatial and temporal division of environmental resources is controlled by mechanisms that have developed in the process of the community's evolution.