

УДК 599.323.4

ВЫСОТНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ДИНАМИКА
ДЕМОГРАФИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ
КРАСНО-СЕРОЙ ПОЛЕВКИ
В ЗАПАДНОМ САЯНЕ

O. A. Жигальский, Р. Л. Наумов, Е. Н. Жарикова

Большое влияние на распределение и характеристики популяций мелких млекопитающих в горах оказывает высотная поясность. Изучению этого вопроса посвящено значительное число работ (Большаков, 1972; Зимина, 1964; Кошкина, Коротков, 1975; Наумов и др., 1984; Штильмарк, 1965; Янушевич, Юрлов, 1949; и др.). Не менее важным представляется изучение размещения животных в пределах одного высотного пояса, тем более что высокая степень мозаичности горных территорий, вероятно, обусловливает широкий полиморфизм популяции, а значит, и высокую изменчивость ответов популяции на те или иные воздействия. Кроме того, выделение мелких элементов хорологических структур позволяет глубже анализировать микроЭволюционные процессы (Большаков, 1967, 1972; Кирличников, 1981; Майр, 1974; Наумов, 1963; Флинт, 1977; Шварц, 1960, 1980; Шилов, 1977).

Основная задача работы — изучение особенностей распределения красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus*, Sundevall, 1846) в пределах высотного пояса темнохвойных лесов по следующему комплексу демографических характеристик: численность и ее изменчивость, скорость изменения численности возрастных групп, интенсивность размножения, синхронность изменения численности на разных высотах и в разные фазы сезона размножения.

Изучение распределения красно-серой полевки по территории проведено на основе материалов Саянской экспедиции ИМПиТМ за период с 1965 по 1983 г. (научный руководитель экспедиции Р. Л. Наумов) на площади около 25 км² с перепадом высот от 600 до 1400 м над ур. моря. Линии ловушек Геро выставляли ежедекадно с мая по август на одну ночь с интервалом между линиями по высоте в 50 м. Всего отработано 90 тысяч ловушко-ночей и отловлено около 3,8 тыс. красно-серых полевок.

На северном склоне Джойского хребта Западного Саяна, где велись работы, в пределах пояса горной тайги выделяются подпояс горно-черневых лесов и подпояс горно-таежных лесов. Горно-черневые леса (600—800 м над ур. моря) представлены пихтовыми с участием кедра, сосны и березы, насаждениями с ягодными кустарниками и хорошо развитым крупнотравьем. В горно-таежных темнохвойных лесах (800—1000 м) произрастают пихтовые и пихтово-кедровые насаждения с умеренным развитием подлеска и травяного яруса. По мере дальнейшего увеличения высоты травяной покров замещается зеленомошно-черничным и исчезает пихта. Так, на высотах 1000—1200 м преобладают кедрово-пихтовые, зеленомошно-черничные и разнотравные леса, на 1200—1400 м — зеленомошные кедровники и кедровое редколесье с зарослями рододендронов и злаковым высокотравьем по времененным водотокам.

С увеличением высоты местности на каждые 100 м сумма температур уменьшается примерно на 100°, средняя температура воздуха на

0,5–0,6°, продолжительность вегетационного периода на 5–8 дней (Протопопов, 1965). Особенностью района работ служит изобилие укрытий для мелких млекопитающих в каменных осыпях разной степени застания и под сплошным моховым покровом в лесу на глубине до 30–80 см. Эти пустоты позволяют зверькам перемещаться на десятки метров, не появляясь на поверхности.

Многолетние изменения численности красно-серой полевки, равно как и отдельных демографических групп, весьма значительны. Для характеристики отдельных популяционных группировок использовали три группы оценок: 1) среднемноголетние демографические показатели; 2) уровень изменчивости демографических показателей во времени; 3) синхронность многолетних изменений демографических показателей в разных местообитаниях обследованной территории. Оценка статистической значимости различий в средних значениях демографических показателей проведена с помощью однофакторного дисперсионного анализа, с последующим использованием метода множественных сравнений Шеффе. В качестве фактора в одних случаях принимались высотное распределение популяционных характеристик, в других – распределение их в пределах сезона размножения (Гласс, Стенли, 1976). Для оценки статистических различий в их изменчивости для разных высот и месяцев сезона размножения использован критерий Бартлетта равенства дисперсий (Поллард, 1982). Уровень статистической значимости принят равным 0,05.

Среднемноголетняя численность красно-серой полевки в Западном Саяне (число зверьков на 100 ловушко-ночей) в мае на различных высотах колеблется в пределах от 1,26 до 4,30, постепенно увеличивается в течение сезона размножения и в августе достигает наибольших значений – 5,21–7,35 (табл. 1). За период с июня по август общая численность возрастает (в среднем за все годы и по всем местообитаниям) в 1,8 раза и слагается из изменений численности прибыльных и перезимовавших. Численность прибыльных увеличивается в 3,7 раза, а перезимовавших уменьшается в 1,4 раза (табл. 2).

Помимо изменений демографической структуры населения красно-серой полевки в течение сезона размножения обнаружены ее колебания по высотам. В мае за все исследованные годы статистически достоверных различий в численности перезимовавших зверьков не обнаружено. Но уже в июне и июле они выявляются и достигают больших значений. В результате выявляется статистически достоверное разделение всего высотного диапазона на две категории: высоты 600–990 м и более 1000 м. В августе различия в численности вида по высотам статистически недостоверны.

Численность прибыльных максимальна на высотах 600–790 м и постепенно уменьшается по мере увеличения высоты до 3,1 в зеленомощных кедровниках (на высотах более 1200 м). Однако в июне и августе эти различия оказались статистически недостоверными, и лишь в июле на высотах до 990 м численность полевок была достоверно в 2,1 раза выше, чем на высотах более 1000 м.

Изменение численности полевок имеет две составляющие: одна обусловлена фазой цикла размножения, вторая – высотным градиентом (табл. 1). Коэффициент вариации общей численности в начале размножения (средний для всех высот) составляет 75%, в период интенсивного размножения он возрастает до 102% и вновь снижается до 79% в конце сезона. Вариабельность численности прибыльных зверьков имеет наибольшую амплитуду – в июне 112%, затем несколько уменьшается и к августу становится равной 76%. Эти изменения скорее все-

Таблица 1

**Численность и показатели размножения различных возрастных групп
красно-серой полевки (средние за 1965—1983 гг.)**

Показатель	600—790 м	800—990 м	1000—1190 м	1200—1400 м
Май				
Численность перезимовавших	3,14	4,30	1,26	1,75
Коэффициент вариации численности перезимовавших	72,7	66,8	83,7	—
Степень участия в размножении:				
перезимовавших самок	97,6	92,2	100,0	100,0
перезимовавших самцов	97,8	87,4	100,0	100,0
Соотношение полов (самки/самцы):				
перезимовавшие	1,2	1,5	1,7	1,6
Величина выводка:				
перезимовавших	5,7	5,9	5,0	5,4
Июнь				
Численность:				
общая	5,73	5,01	2,93	2,38
перезимовавших	3,42	2,99	1,99	1,44
прибыльных	2,31	2,02	0,94	1,04
Коэффициент вариации численности:				
общей	90,0	100,0	93,8	117,6
перезимовавших	79,8	77,3	97,0	95,5
прибыльных	104,3	133,6	113,8	101,1
Степень участия в размножении:				
перезимовавших: самок	100,0	98,7	100,0	97,5
самцов	89,1	97,2	100,0	100,0
прибыльных: самок	44,4	51,0	72,2	59,3
самцов	7,4	13,7	9,7	0,0
Соотношение полов (самки/самцы):				
перезимовавшие	0,8	1,1	0,9	1,5
прибыльные	1,4	1,0	1,3	1,6
Величина выводка:				
перезимовавших	5,8	5,8	5,5	5,5
прибыльных	4,8	6,0	5,5	5,8
Июль				
Численность:				
общая	6,82	6,72	4,47	3,15
перезимовавших	2,34	1,80	1,59	1,53
прибыльных	4,48	4,39	2,88	1,72
Коэффициент вариации численности:				
общий	68,0	79,1	77,1	101,9
перезимовавших	50,0	63,3	69,8	79,9
прибыльных	83,5	92,2	83,3	105,8
Степень участия в размножении:				
перезимовавших: самок	100,0	100,0	100,0	100,0
самцов	100,0	100,0	100,0	98,7
прибыльных: самок	66,7	68,7	67,9	64,6
самцов	31,3	24,8	28,8	21,1
Соотношение полов (самки/самцы):				
перезимовавшие	0,6	0,6	0,8	0,8
прибыльные	1,1	0,8	1,2	0,9
Величина выводка:				
перезимовавших	5,1	5,6	5,2	5,3
прибыльных	5,6	4,9	4,7	4,8

Продолжение табл. 1

Показатель	600—790 м	800—990 м	1000—1190 м	1200—1400 м
Август				
Численность:				
общая	7,35	6,81	6,14	5,21
перезимовавших	1,99	1,85	1,64	1,34
прибыльных	5,33	4,96	4,50	3,87
Коэффициент вариации численности:				
общей	72,9	81,9	79,0	88,3
перезимовавших	64,8	84,3	64,0	58,2
прибыльных	80,7	76,6	80,4	70,5
Степень участия в размножении:				
перезимовавших: самок	97,5	100,0	100,0	100,0
самцов	100,0	100,0	84,7	84,4
прибыльных: самок	60,5	53,8	68,1	68,2
самцов	31,0	20,5	33,2	24,6
Соотношение полов (самки/самцы):				
перезимовавшие	1,8	1,0	0,9	1,3
прибыльные	1,2	1,3	1,3	1,3
Величина выводка:				
перезимовавших	5,3	5,2	5,4	5,8
прибыльных	4,9	5,1	5,2	5,1

Таблица 2
Изменение численности красно-серой полевки за сезон размножения
(июнь — август)

Высота	Увеличение общей численности	Увеличение численности прибыльных	Уменьшение численности перезимовавших
600—790	1,3/7,3	2,3/18,9	1,7/13,9
800—990	1,4/8,8	2,5/19,7	1,6/12,7
1000—1190	2,1/17,4	4,8/26,3	1,2/5,9
1200—1400	2,2/18,4	3,7/24,4	1,1/2,5

П р и м е ч а н и е. Слева от косой черты кратность изменения численности за сезон размножения, справа — изменения численности за 1 мес (в %).

го связаны с тем, что различия в условиях размножения полевок в начале сезона в разные годы более существенны, чем в его середине и конце. Вариабельность численности перезимовавших также наиболее высока весной (май, июнь — 85%), далее снижается до 65% и остается на этом уровне до конца сезона размножения.

Коэффициенты вариации численности полевок изменяются и по высоте мест обитания: они минимальны на высотах 600—790 м (78,5% в среднем за все месяцы), возрастают с ее увеличением и на высотах 1200—1400 м достигают 102%. Изменчивость числа молодых по высотам имеет несколько иной характер. Она имеет малые значения (89%) в высотном диапазоне 600—790 м, на 800—990 м возрастает до 101% и вновь снижается до 92% на высотах более 1000 м (табл. 1).

Таким образом, пояс высокой численности (600—990 м) совпадает с поясом минимальной ее изменчивости, но только в период интенсивного размножения: в начале и в конце сезона вид равномерно заселяет все высоты.

Сезон размножения красно-серой полевки в Западном Саяне начинается в конце апреля — начале мая практически одновременно на всех высотах. В некоторые годы в мае уже встречается небольшое число перезимовавших самок, имевших по одному помету. Их доля иногда достигает 17%, но коэффициент вариации числа размножающихся самок составляет около 300%, а это означает, что в мае число самок, принесших хотя бы один помет, — событие достаточно редкое. Средняя многолетняя численность участвующих в размножении перезимовавших самцов и самок наиболее высока весной и уменьшается к осени. Она максимальна на высотах 600—990 м и намного ниже на высотах более 1000 м, но в августе эта разница нивелируется. Изменения численности перезимовавших размножающихся полевок как в течение лета, так и по градиенту высот пропорциональны изменению общей численности. Однако использование относительных показателей интенсивности размножения (доля участвующих в размножении самцов или самок) показало, что степень их участия в размножении остается статистически неизменной на протяжении всего сезона и на всех высотах. Доля яловых самок в мае в среднем за все годы наблюдений 3,5—7,8%, и на этом уровне она держится до конца сезона размножения. Доля не участвующих в размножении самцов выше, чем самок (14%), и практически постоянна на протяжении всего сезона размножения (табл. 1). Вариабельность доли участвующих в размножении перезимовавших самцов и самок наиболее высока в мае и июне и вызвана тем, что в разные годы сроки начала размножения и его интенсивность очень нестабильны.

Численность молодых полевок, принимающих участие в размножении, изменяется пропорционально изменению их общей численности.

Участие прибыльных самок в размножении минимально в июне (57%), достигает максимального значения (67%) в июле и уменьшается до 62% в августе (табл. 1). Анализ размножения молодых самок на разных высотах позволил выделить два пояса, внутри каждого из которых доли размножающихся самок примерно равны, — это высоты 600—990 и более 1000 м. Различия в интенсивности размножения молодых самцов, обитающих на разных высотах, не обнаружены. Следует отметить, что среди прибыльных доля участвующих в размножении самок всегда выше, чем самцов; вероятно, это результат разной скорости их полового созревания.

Соотношение полов среди перезимовавших на протяжении всего сезона размножения сдвинуто в сторону самок и не имеет высотных различий. Соотношение полов в группе молодых еще больше сдвинуто в пользу самок (табл. 1).

Средняя величина выводка у молодых и взрослых полевок 5—6 детенышей и не зависит от месяца и места обитания (табл. 1).

Таким образом, среди животных старших возрастных групп постоянно присутствует около 5% яловых самок и эта доля не зависит от места обитания и времени. Среди молодых в размножении участвуют 45—69% животных, их доля меняется как в течение сезона размножения, так и по градиенту высот. Столь небольшая вариабельность интенсивности размножения молодых зверьков, фактически полное участие в размножении взрослых и отсутствие различий в величине выводка позволяют предположить, что значительные различия в уровне численности полевок по высотам и месяцам обусловлены скорее всего не изменением репродуктивного потенциала (наибольшие различия в долях размножающихся около 10%), а изменениями смертности или миграционной активности животных.

Обнаруженные высотные различия в численности и параметрах размножения красно-серой полевки могут быть вызваны двумя причинами. Во-первых, процессы размножения и роста численности могут формироваться под влиянием условий, специфичных для каждого высотного диапазона. Во-вторых, они могут быть синхронизированы на всех высотах одними и теми же внешними факторами, а обнаруженные различия могут быть вызваны только изменениями интенсивности популяционных процессов. Проверка этих положений проведена с помощью корреляционного анализа. Для каждой анализируемой пары рассчитывали коэффициент корреляции Спирмена, корреляционное отношение, показатель криволинейности и достоверности рассчитанных коэффициентов. Использование нескольких показателей корреляции продиктовано необходимостью выбора наиболее адекватного показателя синхронности изменения демографических показателей (Гласс, Стенли, 1976). В тексте и табл. 3 приведены только статистически

Таблица 3

**Оценка синхронности изменения численности красно-серой полевки по высотам
(коэффициенты корреляции Спирмена)**

	Июнь			Июль			Август			Суммарно за сезон		
	2	3	4	2	3	4	2	3	4	2	3	4
Численность перезимовавших												
1	0,46	0,53	0,64	—	—	—	—	—	—	0,45	—	—
2	0,81	0,67	0,76	—	0,99	0,76	—	0,48	0,50	0,68	0,50	0,67
3	—	0,76	—	—	0,76	—	—	—	—	—	—	—
Численность прибыльных												
1	0,87	0,78	0,50	0,64	0,64	0,67	0,69	0,64	0,79	0,71	0,73	0,72
2	0,98	0,70	—	0,68	0,62	—	0,72	0,54	—	0,71	0,71	0,59
3	0,76	—	—	0,76	—	—	0,74	—	—	—	—	0,78
Общая численность												
1	0,78	0,58	0,59	0,62	0,74	0,64	0,78	0,59	0,58	0,70	0,65	0,68
2	0,68	0,54	—	—	0,68	0,63	—	0,68	0,54	—	0,71	0,63
3	—	—	—	—	0,83	—	—	—	—	—	—	0,74

Примечание. Высоты: 1 — 600—790 м, 2 — 800—990, 3 — 1000—1190, 4 — 1200—1400 м.

значимые коэффициенты корреляции. Уровень значимости 0,05. Коэффициенты корреляции отражают степень синхронности изменений численности структурных групп во времени и пространстве.

Изменения численности перезимовавших зверьков в июне синхронны на всех высотах, а в июле и августе синхронно изменяется численность лишь на высотах более 800 м (табл. 3). Параллельность изменения численности по высотам в июне скорее всего связана с единым фактором, запускающим новый цикл размножения. В дальнейшем смертность и распределение численности взрослых полевок по территории происходят независимо друг от друга и определяются скорее всего местными условиями на высотах до 800 м и более.

Колебания численности молодых зверьков синхронны по высотам на протяжении всего репродуктивного цикла, при этом наибольшие значения коэффициентов корреляции наблюдаются обычно для соседних пар высотных отрезков и уменьшаются с увеличением перепада высот.

Если для перезимовавших определяющими являются факторы, запускающие новый цикл размножения, то высокая согласованность изменения числа прибыльных может быть объяснена только высокой синхронностью процессов размножения как молодых, так и взрослых животных на всей территории. Коэффициенты корреляции, вычисленные по суммарным за все месяцы данным для взрослых полевок, позволили разделить весь высотный диапазон на два пояса (до 800 м и более 800 м), изменения численности в каждом из которых синхронны.

Как и следовало ожидать из анализа многолетней динамики прибыльных и перезимовавших полевок, их общая численность в поясе горной тайги также изменяется синхронно по всем высотам (табл. 3). Это позволяет считать, что на всей территории на высотах от 600 до 1400 м обитает единая популяция красно-серой полевки. Наблюдаемые различия в численности обусловлены в основном изменением интенсивности популяционных процессов, которые синхронизированы одними и теми же для всех высот факторами.

Обсуждение

Популяционные характеристики красно-серой полевки в горах Саяна изменяются под воздействием двух причин. Первая из них — ход репродуктивного цикла, который подразделяется на три периода: начало размножения, период интенсивного размножения и конец сезона размножения. Для первого характерна низкая численность животных, малая доля участвующих в размножении и высокая изменчивость большинства популяционных характеристик. В период интенсивного размножения общая численность и число прибыльных неуклонно возрастают, доля прибыльных, участвующих в размножении, достигает 67%, а перезимовавшие зверьки практически все участвуют в размножении. В этот период наблюдается снижение изменчивости большинства популяционных характеристик. В конце сезона размножения общая численность красно-серой полевки максимальна, степень участия прибыльных в размножении несколько снижается, а перезимовавшие, как и на предыдущем этапе, почти полностью участвуют в размножении. Но так как в это время перезимовавшие составляют всего 27% от численности всей популяции, их вклад в изменение численности очень мал. Изменчивость многих популяционных характеристик в этот период вновь возрастает. Уменьшение изменчивости численности различных структурных групп и других показателей, отражающих состояние популяции, во второй половине сезона размножения связано скорее всего с меньшей изменчивостью погодных условий (Дроздов, Григорьев, 1971), колебания которых не выходят за пределы оптимальной зоны обеспечения жизнедеятельности полевок. В начале сезона размножения погодные и климатические условия изменяются наиболее широко. Кроме того, именно в этот период изменения внешних условий могут носить катастрофический для животных характер (обледенения, повторные появления снежного покрова, неоднократные резкие колебания температуры воздуха и т. д.), что приводит к увеличению смертности (особенно молодых зверьков), изменению интенсивности размножения и в результате к значительной изменчивости популяции (Кошкина, Коротков, 1975; Окулова, 1975).

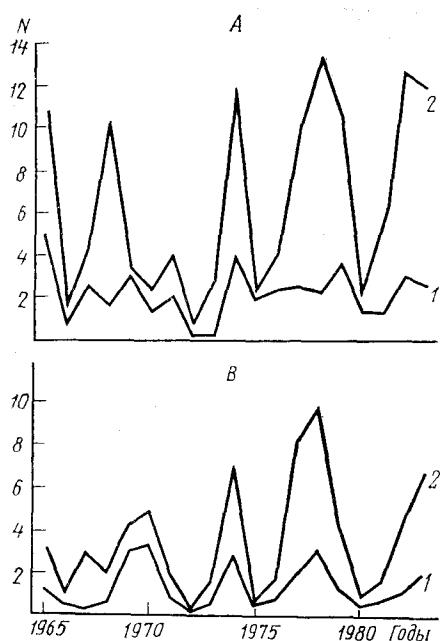
Вторая причина, обуславливающая изменчивость популяционных характеристик, — распределение животных по высотным поясам. В подпоясе горно-черневых лесов (600—790 м) и нижней части подпояса темнохвойных горных лесов (800—990 м) зарегистрированы наибольшие

общая численность и численность всех популяционных группировок. На высоты 600–790 м приходится и минимальная изменчивость численности, причем совпадение поясов максимальной численности и минимальной ее изменчивости отмечается только в период интенсивного размножения, а в начале и конце сезона размножения красно-серая полевка равномерно заселяет все высоты. Выравнивание численности полевок по высотам, наблюдаемое в конце лета, вызвано малыми притираниями числа прибыльных на высотах менее 1000 м, которое в свою очередь определяется их малой репродуктивной активностью и высокой скоростью убыли перезимовавших (табл. 2). Весной следующего года численность полевок на высотах 600–990 м вновь становится выше, чем на других высотах; причиной, вероятно, служат различия в зимней смертности зверьков.

На высотах 800–990 м совпадения поясов высокой численности и минимальной изменчивости не произошло; хотя численность полевок здесь достаточно высока, изменчивость ее максимальна, особенно для прибыльных зверьков. Возможно, это связано с тем, что именно на эти высоты приходится максимум обилия и интенсивности размножения красной полевки, обитающей совместно с красно-серой. В таком случае только на высотах 600–790 м условия обитания красно-серой полевки близки к оптимальным (численность всегда высокая, а ее изменчивость низкая). На высотах более 800 м, где условия жизни не столь оптимальны, численность красно-серой полевки всегда ниже, а ее изменчивость в разные годы наиболее высока. Кроме того, на высотах от 800 до 990 м обе лесные полевки достаточно многочисленны, причем красная доминирует, поэтому общая изменчивость численности красно-серой полевки зависит и от третьего фактора, обусловленного совместным обитанием видов-доминантов.

Если на высотах 600–990 м численность красно-серой полевки максимальна, то скорость ее нарастания и интенсивность размножения минимальны, а скорость отхода перезимовавших зверьков максимальна. Совпадение поясов высокой

численности, малой скорости ее изменения и низкой репродуктивной активности скорее всего связано с тем, что на высотах 600–990 м «включаются» плотностно-зависимые механизмы регуляции численности, которые снижают репродуктивный потенциал и увеличивают скорость убыли перезимовавших, приводя тем самым численность в соответствие с условиями обитания. На высотах более 1000 м численность полевок значительно ниже,



Многолетнее изменение численности красно-серой полевки в темнохвойных лесах Западного Саяна:

A — высотный диапазон 600–790 м; *B* — высотный диапазон выше 1000 м; 1 — численность перезимовавших; 2 — общая численность зверьков; разность в каждой точке между первой и второй кривыми — численность прибыльных: *N* — среднее число зверьков на 100 ловушко-ночей в июле

поэтому механизмы регуляции либо «не включаются» вообще, либо «работают» не столь эффективно, в результате наблюдаются более высокая интенсивность размножения и темпы изменения численности.

Таким образом, по общей численности, численности половых и возрастных классов, а также по величине их изменчивости вся заселенная красно-серой полевкой территория функционально разделяется на два пояса (рисунок): оптимальных (*A*) и пессимальных (*B*) условий обитания. Но так как изменения численности в этих поясах синхронны, есть все основания считать, что на всей обследованной территории (около 25 км²) обитает единая популяция красно-серой полевки (Ли, 1978; Наумов, 1971; Шварц, 1967).

Можно считать, что в пределах высотного диапазона 600–790 м находится хорологическое ядро популяции. На территориях, расположенных выше ядра, численность красно-серой полевки бывает высока только в отдельные, наиболее благоприятные годы, а в остальные она ниже, чем в ядре.

Выделенные пояса, по-видимому, не имеют репродуктивного барьера, но обмен животных между ними осуществляется преимущественно в периоды максимального размножения полевок и, вероятно, различается по годам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Большаков В. Н. 1967. Структура и динамика популяций красно-серой полевки в каменистых россыпях Южного Урала//Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши. М. Большаков В. Н. 1972. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М. Гласс Д., Стенли Д. 1976. Статистические методы в педагогике и психологии. М. Дроzdov О. А., Григорьев А. С. 1971. Многолетние циклические колебания атмосферных осадков на территории СССР. Л. Зимина Р. П. 1964. Закономерности вертикального распределения млекопитающих (на примере Северного Тянь-Шаня). М. Кошкина Т. В., Коротков Ю. С. 1975. Регуляторные адаптации в популяциях красной полевки в оптимуме ареала//Фауна и экология грызунов. Вып. 12. М. Кирпичников В. С. 1981. Возникновение и поддержание биохимического полиморфизма в популяциях животных и растений//Вопр. общ. генетики. М. Ли Ч. 1978. Введение в популяционную генетику. М. Майр Э. 1974. Популяции, виды и эволюция. М. Наумов Н. П. 1963. Экология животных. М. Наумов Н. П. 1971. Пространственная структура вида млекопитающих//Зоол. журн. Т. 50, № 7. Наумов Р. Л. и др. 1984. Цикличность изменения элементов паразитарной системы очагов клещевого энцефалита//Паразитол. сб. № 32. Л. Окулова Н. М. 1975. Размножение и смертность в популяциях красной полевки и основные факторы, воздействующие на эти процессы//Зоол. журн. Т. 54, № 11. Поллард Д. 1982. Справочник по основным методам статистики. М. Протопопов В. В. 1965. Биоклимат темнохвойных горных лесов Южной Сибири. М. Флинт В. Е. 1977. Пространственная структура популяций млекопитающих. М. Шварц С. С. 1960. Принципы и методы современной экологии животных//Тр. Ин-та биологии (УФАН СССР). Вып. 21. Свердловск. Шварц С. С. 1967. Популяционная структура вида//Зоол. журн. Т. 46, № 10. Шварц С. С. 1980. Экологические закономерности эволюции. М. Шилов И. А. 1977. Эколо-физиологические основы популяционных отношений. М. Штильмарк Ф. Р. 1965. Основные черты экологии мышевидных грызунов в кедровых лесах Западного Саяна//Фауна кедровых лесов Сибири и ее использование. М. Янушевич А. И., Юрлов К. Т. 1949. Вертикальное распределение млекопитающих и птиц в Западном Саяне//Изв. Зап.-Сиб. ФАН СССР. Вып. 2.

ALTITUDINAL DISTRIBUTION AND DYNAMICS OF DEMOGRAPHIC INDICES OF THE GREY LARGE-TOOTHED RED-BACKED VOLE IN THE WESTERN SAYAN MOUNTAINS

O. A. Zhigal'skiy, R. L. Naumov, E. N. Zharikova

Summary

Analysis of the red-backed vole population dynamics and distribution has been made on the basis of observations in the Western Sayan Mountains in the territory of about 25 sq. km during 1965 to 1983; the territory is situated in the mountain taiga belt with the height range from 600 up to 1,400 m above sea level. All the territory populated by the red-backed vole is functionally divided into two belts according to a combination of population characteristics; these belts are as follows: the belt of optimal conditions for habitation (the numbers are maximal and their fluctuations are minimal) and the belt of pessimal conditions (the numbers are always lower and their variation is high). The population dynamics in both the belts are synchronous; that is why, the single population of the red-backed vole may be considered to inhabit all the territory investigated.

БЮЛ. МОСК. О-ВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ. ОТД. БИОЛ. 1987. Т. 92, ВЫП. 4

УДК 599

ФОРМЫ ВНУТРИВИДОВЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ ДАУРСКОЙ ПИЩУХИ

H. С. Проскурина, В. М. Смирин

Дать достаточно полное и цельное представление о таком сложном объекте, как поведенческий репертуар вида, можно только на основе систематизации и классификации сотен конкретных поведенческих актов, зарегистрированных при непосредственном наблюдении за животными. Между тем принципы классификации поведенческих реакций разработаны недостаточно. Большинство предлагаемых классификаций служит решению сугубо частных вопросов, и классификационные критерии меняются в зависимости от задачи: «Число критериев, которые можно было бы выбрать, бесконечно» (Хайнд, 1975, с. 23). Используемые разграничения произвольны, «а некоторые из них в лучшем случае неоднозначны» (Дьюсбери, 1981, с. 61).

Между тем поведенческий репертуар любого вида животных определяется двумя закономерностями. С одной стороны, животное способно совершать только тот набор движений, который допускается его морфологическим строением и экологической специализацией. С другой стороны, даже при сходной специализации близкие наборы движений могут нести при внутривидовых взаимодействиях различные функции. Это хорошо показано на парнокопытных (Walther, 1977), у которых сравнительно ограниченный, сходный у разных видов набор движений обеспечивает разнообразие репертуаров. Поэтому при описании поведенческого репертуара вида необходимо учитывать как возможности животного к совершению тех или иных движений, так и ту функциональную нагрузку, которую эти движения несут.

Материал и методика

Наблюдения за даурскими пищухами проводили в вольерах на Звенигородской биостанции Московского университета с октября 1976 по ноябрь 1978 г. (около 1000 ч наблюдений) и в естественном поселении этого вида в Южной Туве (пос. Торгалыг).