

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

Институт экологии растений и животных

На правах рукописи

УДК 59:521.526:599.323.4

ДЕМИДОВ

Владимир Вадимович

ПОДВИЖНОСТЬ И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА  
НАСЕЛЕНИЯ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ  
(на примере подзоны смешанных лесов  
Камского Приуралья)

03.00.08. - зоология



А в т о р е ф е р а т  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Свердловск - 1991

Работа выполнена в Институте экологии растений и животных Уральского отделения АН СССР и в Пермском государственном университете им. А. М. Горького.

Научные руководители: доктор биологических наук, профессор

**Н. Н. Данилов**

доктор биологических наук, профессор  
Л. Н. Добринский

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор

Л. М. Сюзьмова

кандидат биологических наук, старший  
научный сотрудник В. А. Кузьминых

Ведущее учреждение: Пермский государственный педагогический институт

Защита состоится "3" 3/III 1992 г. в 12 часов на заседании специализированного совета Д.002.05.01. по защите диссертации на соискание ученой степени доктора наук в Институте экологии растений и животных Уральского отделения АН СССР по адресу: 620008, г. Свердловск, ГСП-5II, ул. 8 марта, 202.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке Института экологии растений и животных УрО АН СССР.

Автореферат разослан "28" I 1992 г.

Ученый секретарь специализированного  
совета, кандидат биологических наук



М. Г. Нифонтова

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Один из основных вопросов популяционной экологии животных - познание и управление динамикой их численности, остается актуальным и по сей день. В его рамках важнейшими признаются исследования закономерностей: функционирования пространственно-этологической структуры популяций; регуляции численности и плотности населения; поддержания генетической структуры популяции (Шилов, 1988). В настоящее время первому направлению уделяется повышенное внимание. В общем плане не вызывает сомнений адаптивность пространственной структуры, ведущая роль ее преобразований в динамике основных популяционных параметров (Шилов, 1977, Флинт, 1977).

Способность животных к активному передвижению обуславливает высокую лабильность пространственной организации их популяций, чем определяется особая ее роль, как механизма быстрого реагирования на изменения среды обитания. Пространственная структура населения складывается как результирующая потребностей вида и мозаичности среды обитания (Садыков, 1983). Последняя, по всей видимости, должна приводить к дифференциации механизмов функционирования пространственной структуры популяции по ее отдельным элементам. Поэтому очевидна потребность в исследованиях биотопических различий жизнедеятельности популяционных группировок при различной степени гетерогенности среды, а также при отличающейся степени изоляции отдельных поселений.

Одним из наиболее дискуссионных в этом разделе экологии является вопрос о роли дисперсии в жизни популяций (Наумов, 1956, Шилов, 1977, 1988, Gaines, McClenaghan, 1980, Lidicker, 1985, Gliwicz, 1986). Предположение, что оседлость есть основной способ существования особей, определяет миграции (внутрипопуляционные) как состояние временное, вынужденное, как путь разрешения противоречия между растущей

плотностью популяции и лимитирующей емкостью местообитаний. Это вспомогательный механизм, направленный на недопущение переуплотнения населения и обеспечивающий оптимизацию использования территории путем заполнения освободившихся участков обитания (концепция популяционного резерва). Альтернативна донасыщенная дисперсия. При этом роль эмиграции, как механизма регуляции плотности, снижается, изменяются скорость роста популяции, демография, социальные взаимоотношения, интенсивность использования территории. В этом вопросе популяционная экология сближается с некоторыми важнейшими проблемами микроэволюции, как то поддержание генетической целостности и гетерогенности внутривидовых группировок (Шварц, 1969, 1980, Яблоков, 1987).

В настоящее время разработана типология пространственной структуры грызунов на уровне поселений и мезосов в открытых ландшафтах (Флинт, 1977), однако наименее изученной в этом плане остается обширная лесная зона (Ковалевский, Коренберг, 1980). Поэтому представляет интерес уточнение способа использования территории различными биохорологическими единицами, особенно низших рангов.

Цель и задачи исследования. Цель: исследовать пространственную структуру популяций фоновых видов грызунов в соотношении с динамикой численности и степенью гетерогенности местообитаний. Исходя из этого были поставлены следующие задачи: 1. Проанализировать в контрастных условиях лесного и сельскохозяйственного ландшафтов биотопическое распределение и использование территории четырьмя видами грызунов: полевой и лесной мышами, рыжей и обыкновенной полевками; 2. Оценить подвижность их населения при разных уровнях численности и мозаичности местообитаний; 3. Выявить механизмы функционирования пространственной структуры и их роль в популяционной динамике.

Научная новизна. Впервые для Камского Приуралья получены детальные сведения по пространственной структуре популяций мышевидных грызунов. Проведен синхронный сравнительный анализ использования территории соседними популяционными группировками в контрастных местообитаниях. На основании многолетних длительных непрерывных наблюдений с применением самонастораживающейся живоловки показаны сложная структура популяции по привязанности к территории, высокий уровень подвижности населения, отличия механизма взаимодействия пространственной структуры и колебаний численности в различных местообитаниях, разнообразная роль дисперсии в жизни популяций.

Полученные результаты позволяют расширить представление об адаптивных возможностях грызунов в сфере пространственной структуры популяций. Особенности ее функционирования при различной степени изоляции поселений и уточнение роли дисперсии в динамике численности могут быть использованы в дальнейших исследованиях в области популяционной экологии.

Практическая значимость. Полученные сведения использованы при разработке темы 2.33.3. "Фауна и экология животных Урала", внесенной в координационный план Научного Совета по проблеме "Биологические основы освоения, реконструкции и охраны животного мира" и вошли в отчет "Изучение трофических связей хищных птиц - индикаторов природноочаговых заболеваний" по хозяйговору с Пермской облСЭС.

Апробация работы. Основные результаты и положения диссертации обсуждались на VI и VII Всесоюзных совещаниях по грызунам (Ленинград, 1984, Нальчик, 1988), V съезде Всесоюзного териологического общества (Москва, 1990), конференциях молодых ученых г.Перми (1983, 1986), г.Свердловска (1985), отчетных конференциях профессорско-преподавательского состава Пермского госуниверситета (1984-1991).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 7 работ.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, четырех глав, выводов, списка литературы, включающего 187 источников, в том числе 43 на иностранных языках. Работа изложена на 175 страницах, включает 26 таблиц и 32 рисунка.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава I. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ.

#### МЕТОДИКА И МАТЕРИАЛ

На основании литературных данных в главе приведены основные сведения по физико-географической характеристике района исследований, расположенного в Кишертском районе Пермской области в заказнике "Предуралье" и его окрестностях. Работа проводилась на двух полигонах, заложенных в контрастных местообитаниях: 1) в сплошном лесном массиве заказника площадью около 1000 га, практически не затронутом деятельностью человека с вкраплением небольших участков полей и лугов; 2) в агроландшафте, где среди полей и лугов разбросаны отдельные березовые и елово-березовые колки.

Площадка мечения лесного стационара (4,4 га) располагалась в участке темнохвойно-широколиственного леса с хорошими кормовыми и защитными условиями и включала 0,9 га разнотравных лесных полян. Полевой стационар (3,3 га в 1981 г., 4,0 га в 1982-1983 гг.) охватывал поле пшеницы, сенокосный луг и отдельные колки общей площадью 1,1 га и также благоприятен для грызунов в трофическом и защитном отношениях, но из-за регулярных с/х работ характеризуется нестабильностью среды обитания.

Основной материал был собран методом мечения-повторного отлова (Наумов, 1951). На лесном стационаре наблюдения проводились в июне-сентябре 1981-1985 гг., на полевом - в июне-августе 1981-1983 гг. Первые три года площадки мечения работали в течение сезона постоянно, в 1984-1985 гг. по 10-14 дней в месяц. Всего помечено 3646 осо-

бей изучаемых видов, число поимок составило 10863.

Особенностью сбора материала было применение самонастораживавшейся живоловки (Тимченко, 1979), позволявшей ловить одновременно несколько особей.

Возраст и участие в размножении устанавливали внешним осмотром (Тупикова, 1964) с контролем результатов по материалам вскрытия при параллельном отлове грызунов канавками и давилками.

В работе использованы материалы, собранные в различных биотопах заказника и его окрестностях в летний период 1978-1990 гг. с помощью ловчих канавок (3777 к/с, 5858 экз. 17 видов мелких млекопитающих) и линий давилок (31986 л/с, 2630 зверьков); материалы ежемесячного мониторинга численности грызунов на 4 стационарных линиях давилок за этот же период (118059 л/с, 9859 особей) а также сборы экспедиции кафедры зоологии позвоночных Пермского университета (при участии автора) при обследовании Пермской области в 1983-1988 гг. (43800 л/с, 3505 экз. 20 видов микромаммалий).

Плотность популяции определялась по методам Джоли-Зебера (Колли, 1979) и календаря поимок (Petrusiewicz, Andrzejewski, 1962) с пересчетом на 1 га занимаемых биотопов. При обработке применялись стандартные биометрические методы (Лакин, 1973, Терентьев, Ростова, 1977). Статистическая оценка пространственного распределения проводилась по тестовому индикатору относительной дисперсии (Грейг-Смит, 1967) с подбором на следующем этапе теоретических распределений (Лукьянов, Садыков, 1983).

Размеры участков обитания определялись по exclusive boundary strip method (Никитина, 1965), причем для смягчения влияния краевого эффекта в расчет принимались только зверьки, у которых не более одной точки поимки располагалось в краевых рядах живоловок. При расчете сроков обитания особей на стационарах и соотношения

оседлых и мигрантов кроме этого ограничения выбраковывались зверьки, впервые помеченные в последние 10 дней работы площадок.

## Глава 2. ФАУНА И НАСЕЛЕНИЕ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ ПОДЗОНЫ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ КАМСКОГО ПРИУРАЛЬЯ

По нашим материалам и литературным сведениям фауна смешанных лесов Прикамья включает 15 видов мышевидных грызунов. Но основу населения составляют 4 вида, их общая доля в уловах превышает 90%. Рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreb. ) является самым многочисленным видом и абсолютным доминантом в лесных станциях (в среднем 55,1% пойманных зверьков). В открытых местообитаниях главенствующую роль играют полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pall. ) и обыкновенная полевка (*Microtus arvalis* Pall. ) - соответственно 30,8 и 24,6% в уловах, преобладая в родентиокомплексах поочередно в разные годы. Однако для всех трех видов характерно проникновение и обитание в несвойственных для них местообитаниях. Наиболее эврибионтна лесная мышь (*A. sylvaticus* L. ), заселяющая с одинаковым успехом и лесные и агроландшафты, везде сохраняя статус субдоминанта при трех различных доминирующих видах.

Анализ материалов, собранных в заказнике и его окрестностях показал, что биотопическая приуроченность и структура доминирования населения мышевидных грызунов типичны для всей подзоны.

## Глава 3. ОСОБЕННОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ТЕРРИТОРИИ РАЗЛИЧНЫМИ ВИДАМИ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ

В главе изложены результаты обработки данных по подвижности (в аспектах длительности обитания на стационарах, сменяемости населения, миграционной структуры - соотношения оседлых и мигрантов) и использованию территории (размерам и перекрыванию участков обитания, пространственному распределению и биотопической приуроченно-



сти) на фоне анализа динамики численности исследованных видов грызунов. Из-за различного объема материала и соответственно неодинаковой степени проявления полученных результатов мы более подробно остановимся на изложении очерка по рыжей полевке, ограничившись в остальных случаях только видовыми отличиями.

### 3.1. Рыжая полевка.

При обработке материалов мы разбили меченное население на группы с различными сроками пребывания на площадках мечения и подсчитали долю каждой группы. По шкале времени был принят пятидневный временной шаг (1-5, 6-10 и т.д. дней). Анализировалось 7 внутривнутрипопуляционных групп: все население, размножающаяся и неполовозрелая его части с последующим делением по половому признаку с отдельным рассмотрением по месяцам, годам и стационарам (типичные результаты приведены на рис.1). Все распределения имеют большое сходство, их подобие практически во всех случаях статистически значимо на уровне  $p < 0,05$ . Это свидетельствует на наш взгляд о едином характере связей с территорией всех внутривнутрипопуляционных групп вне зависимости от численности и гетерогенности местообитаний. Обнаруженное сходство определяет и полную тождественность демографической структуры оседлых и мигрантов в отличие от широкораспространенного мнения о преобладании в числе первых взрослых размножающихся особей.

Основываясь на универсальности и наличии перелома большинства кривых в области 2-3 делений оси времени мы посчитали возможным выделить в группу резидентов зверьков, обитавших на стационарах более 10 дней при наличии у них участков обитания.

Среди мигрантов выделялись 3 разновидности. 1. "Быстрые" - регистрируются в течение 1-2, до 5 дней, суточные переходы порядка сотен метров, перемещения однонаправлены. 2. "Медленные" - задерживаются на стационарах 6-10 дней и более, суточные переходы на поря-

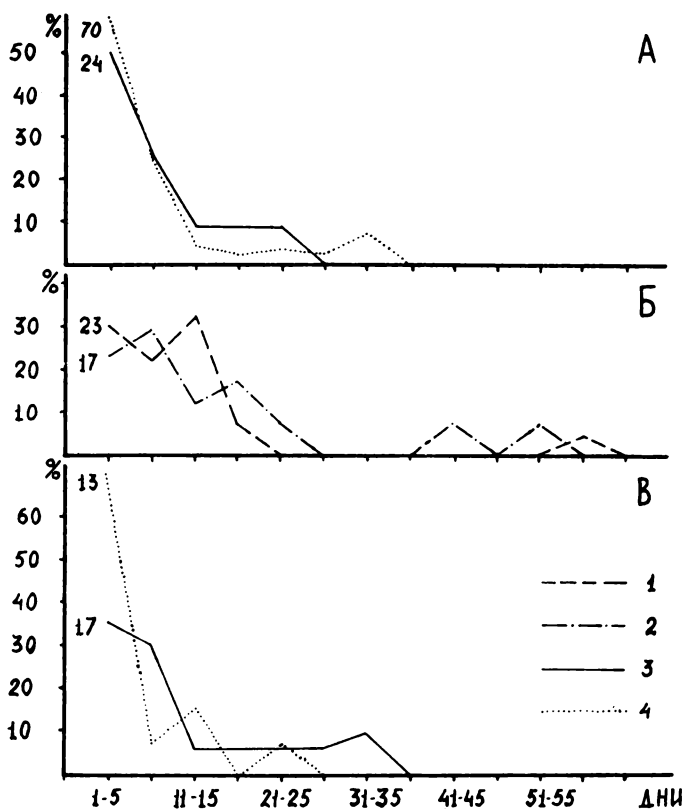


Рис.1. Распределение населения рыжей полевки по длительности обитания в пределах стационаров. По оси ординат отложена доля (%) зверьков, пребывавших на площадках мечения I-5, 6-10, II-15 и т.д. дней. Лесной стационар: А - 1981 г., весь сезон; Б - 1983г., июль. Полевой стационар: В - 1982 г., весь сезон.

Размножающиеся: 1 - самки; 2 - самцы; 3 - самки+самцы, 4 - половозрелые сеголетки. Цифры около кривых - объем выборки.

док ниже, точки поимок лежат или поблизости одна от другой, или разбросаны по всей площадке. 3. "Циклические" - появляются на стационарах через длительные интервалы времени, причем редко вблизи мест предыдущих поимок (мы приняли критерий отсутствия более 15 дней).

Все вышеизложенное справедливо и для остальных рассматриваемых видов грызунов.

На лесном стационаре (обширное гомогенное местообитание) собранные материалы позволяют рассмотреть всю гамму изменчивости подвижности и пространственной структуры в пределах цикла численности рыжей полевки от минимума в 1981 г. до максимума в 1985 г.

В год депрессии наблюдается максимальная подвижность особей: самое высокое среднемесячное обновление населения (88,8%) при минимальных сроках обитания на стационаре (см.табл.) и доле оседлых особей (14,3%). В 1982 г. имело место существенное ее снижение по всем вышеуказанным параметрам и кроме того отмечено замедление дисперсионного потока (доля "медленных" мигрантов возросла с 19,7% до 38,2%) и рост плотности "циклических" мигрантов (1981 г. - 1,4 экз./га, 1982 г. - 6,9 экз./га).

В последующие 4 года происходили взаимосвязанные колебания подвижности и численности (рис.2). Снижение перемешивания населения (важнейшего параметра по мнению В.Ф.Мужичкина, 1976), как функции подвижности, особенно заметное в конце лета, сопровождалось падением плотности в следующем году. При этом в 1985 г. уменьшение уровня среднемесячного обновления населения до 55,3%, а в августе до 34,6%, закончилось депрессией численности в 1986 г.

Приведенная схема полностью описывает динамику подвижности в пределах цикла численности в первую очередь у неполовозрелых сеголеток, составляющих основу размножающегося населения следующего

Таблица.

Сроки обитания рыжих полевок (дни) в пределах площадок  
мечения

годы	n	$\bar{X} \pm m\bar{X}$	$\delta$	n	$\bar{X} \pm m\bar{X}$	$\delta$
размножавшиеся						
самки			самцы			
лесной			стационар			
1981	13	$7,0 \pm 1,9$	7,0	11	$7,6 \pm 2,1$	6,9
1982	88	$18,6 \pm 2,0$	18,6	40	$10,2 \pm 1,7$	10,9
1983	43	$9,3 \pm 1,4$	9,4	25	$12,5 \pm 2,4$	12,2
полевой			стационар			
1982	8	$15,9 \pm 3,9$	11,1	9	$8,8 \pm 3,1$	9,2
1983	6	$18,7 \pm 9,4$	23,1	12	$18,8 \pm 5,1$	17,8
неполовозрелые сеголетки			все зверьки			
лесной			стационар			
1981	70	$6,6 \pm 1,1$	8,8	94	$6,8 \pm 0,9$	8,3
1982	185	$9,2 \pm 0,8$	11,3	313	$12,0 \pm 0,8$	14,3
1983	141	$11,0 \pm 0,9$	10,3	209	$10,8 \pm 0,7$	10,4
полевой			стационар			
1981	-	-	-	7	$12,1 \pm 3,9$	10,3
1982	13	$5,5 \pm 1,9$	6,9	30	$9,2 \pm 1,7$	9,6
1983	6	$16,5 \pm 5,5$	13,4	24	$18,2 \pm 3,6$	17,5

репродуктивного сезона. У неполовозрелых особей наблюдались некоторые особенности, связанные с различием репродуктивной стратегии полов: у самок - оседлость, у самцов - активный поиск партнера с максимизацией числа сексуальных контактов.

На полевом стационаре значительно ниже плотность популяции и

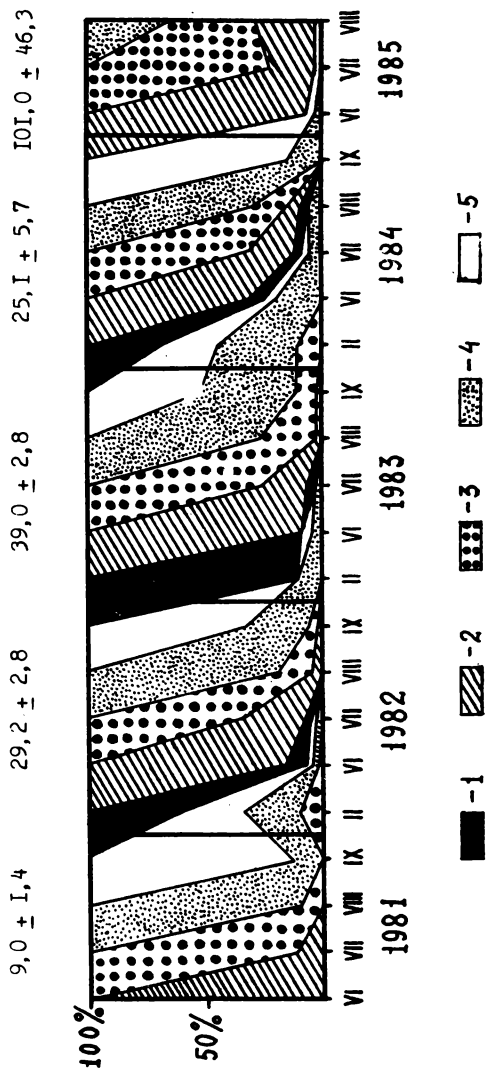


Рис.2. Смена населения рыжей полевки на лесном стационаре (доля помеченных ранее и впервые пойманных особей от количества зверьков, зарегистрированных в течение месяца, %).

Зверьки помечены: 1 - в феврале; 2 - в июне; 3 - в июле; 4 - в августе; 5 - в сентябре.  
 Цифры над диаграммой - плотность популяции (экз./га) в среднем за июль-август.

размах ее колебаний (7,7 - 18,3 экз./га). Здесь в мозаичном ландшафте пространственная структура популяции складывается из островных поселений, сосредоточенных в котлах, разделенных транзитными местообитаниями открытого типа, что определяет высокую степень их изоляции. По этой причине подвижность населения снижена по всем параметрам (доля резидентов - 30-60%, "медленных" мигрантов - 24-50%, ежемесячная смена населения - 40-70%) и отсутствует "циклическая" дисперсия. В этих условиях наблюдается прямая связь подвижности и численности - чем выше перемешивание и соответственно разнокачественность населения, тем выше эффективность воспроизводства и, следовательно, плотность популяции. Ограничение подвижности населения в период размножения наряду с полной его сменяемостью в межсезонье повышает значение плотности и гетерогенности его стартового (весеннего) состава, как факторов, определяющих уровень численности текущего года.

Размеры индивидуальных участков сходны с описанными в литературе. Отличием является слабо выраженная их изоляция, причем снижающаяся с ростом плотности популяции (данные по лесному стационару за 1981 и 1983 гг. соответственно: доля изолированных участков обитания - 52,4 и 10,8%, средний размер индивидуально используемой его части - 52,0 и 24,3%, среднее число соседей - 1,7 и 4,4).

Пространственное распределение особей имеет агрегированный характер как в гетерогенном, так и в гомогенном ландшафтах, сильнее выраженный в первом случае. При этом на лесном стационаре наблюдается снижение агрегированности населения с ростом численности. Вместе с тем, на лесном стационаре наблюдался пуассоновский (случайный) тип распределения особей: у "быстрых" мигрантов в 1982 г. и у половозрелых зверьков (в том числе и оседлых) в 1983 г.

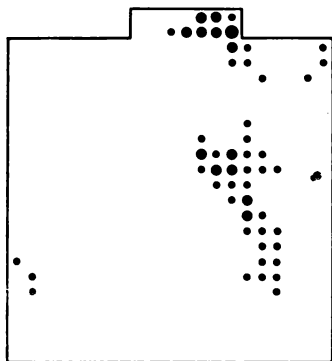
В связи с этим отметим следующие моменты. Оба эти года характеризуются другим типом динамики численности (Жигальский, 1988) - экс-

пониженным ростом с июня по сентябрь включительно, тогда как в год депрессии ее прирост замедлен и заканчивается уже в августе. Анализ материалов по поимкам меченных рыжих полевок в другие орудия лова (линии давилки и канавки) в окрестностях площадки мечения (на удалении до 1 км) показал, что если в 1981 г. в них было поймано 4,6% помеченных зверьков, то в 1982 и 1983 гг. этот показатель достоверно резко сократился (0,3% и 0,0%) при сравнимой величине промышленного усилия. В 1982 г. в сравнении с 1981 г. резко увеличилась доля площади, осваиваемой полевками на стационаре, как всем населением (81,5 против 48,5%), так и половозрелыми особями в частности (72,1 и 21,3%), оставаясь далее примерно на том же уровне (1983 г. - 91,6 и 71,9% соответственно). Среднемесячная повторяемость точек поимок составила в 1981 г. 45,5% и резко возросла в 1982 - 1983 гг. (68,9 - 82,5%). На картах пространственного распределения (рис.3) в 1981 г. видны отдельные агрегации, разделенные расстоянием, превышающим радиус суточной активности и участка обитания, в последующие годы они оказываются непосредственно связанными между собой.

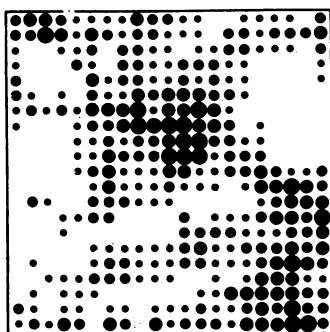
Совокупность этих наблюдений свидетельствует по нашему мнению о существовании особого типа пространственной организации популяции, представляющего из себя единую сеть агрегаций зверьков. Формирование такой сетевой структуры имеет пороговый характер воздействия на ряд популяционных параметров: подвижность, сезонную динамику численности, эффективность размножения, использование территории и является отличием фазы депрессии и фазы нарастания численности. В качестве индикатора наличия этой сетевой структуры может служить статистически определяемый пуассоновский тип распределения особей.

### 3.2. Лесная мышь.

Подвижность населения этого вида выше, чем у предыдущего, что



1981 г.



1983 г.

Рис.3. Распределение оседлых размножающихся особей рыжей полевки на лесном стационаре.

Число зверьков: • - 1; ● - 2; ● - 3; ● - 4 и более.

нашло свое отражение в величине всех изученных параметров. На динамику численности вида на лесном стационаре (прослежен также полный ее цикл) значительное влияние оказывает конкурентное давление рыжей полевки. В 1982 г. после депрессии начался рост плотности популяции, на площадке мечения появились оседлые особи "медленные" и "циклические" мигранты, сформировалась сетевая структура (исключительно из оседлого населения, что также следствие ее большей подвижности и размеров индивидуальных участков).

По мере увеличения обилия рыжей полевки население лесной мыши было вытеснено в менее благоприятные местообитания (поляны, окраины полей), где судя по постоянному притоку иммигрантов и их оседанию на площадке мечения (попытка колонизации) в 1983-1984 гг. размножение продолжалось достаточно успешно. Но в 1985 г. при достижении рыжей полевкой максимума обилия, плотность популяции лесной мыши на лесном стационаре упала к августу до нуля. Одна-



ко и у лесной мыши прослеживается тот же характер связи подвижности и численности, что и у рыжей полевки.

Биотопическую приуроченность видов мы оценивали по соотношению доли площади биотопа в пределах стационара и доли точек поимок, локализованных в его границах. При этом у лесной мыши выявлено предпочтение экотонов (лесных опушек, межей, окраин полей и т.п.), статистически достоверное ( $p < 0,01$ ) в годы высокой численности обитающих с ней совместно видов.

### 3.3. Обыкновенная полевка.

Подвижность вида близка к таковой рыжей полевки и аналогичным образом взаимосвязана с плотностью популяции. Отличием является увеличение доли "быстрых" мигрантов при росте численности, что результируется в возрастании частоты встреч абсригенов с незнакомыми зверьками и является альтернативой в плане авторегуляции слабо выраженной "циклической" дисперсии. Последнее определяется прессом пернатых хищников, т.к. доля изъятия из популяции обыкновенной полевки на полевом стационаре в 1982 и 1983 гг. составляла 28,8 и 10,7% соответственно (Шохрин, Маяков, 1986), а в то же время на лесном стационаре "циклических" мигрантов было вдвое больше.

В использовании территории отметим, что пуассоновский тип распределения регистрируется только у транзитных особей, как следствие меньших размеров участков обитания и большей их изоляции. В данном случае именно мигранты являются связующими элементами узлов (отдельных скоплений особей) сетевой структуры. Кроме того, непосредственно показана стабильность этой пространственной организации в пределах поколения. Так, совпадение точек поимок в августе 1982 и в июне 1983 гг. для резидентов составила 46,2%. Но когда в первом случае были взяты неполовозрелые сегслетки, во втором размножившиеся особи (т.е. одна и та же генерация), то эта цифра соста-

вила 80,1%, но только в стабильных местообитаниях, тогда как на поле злаков она равна нулю, т.е. структура строится заново после распашки. Подчеркнем при этом, что за зиму население вида в пределах стационара обновляется полностью.

#### 3.4. Полевая мышь.

У этого вида выявлены некоторые особенности, имеющие принципиальный характер. Прежде всего это наибольшая подвижность и радиус расселения из всех рассматриваемых видов. Последнее определяет преобладание "быстрого" типа перемещений и снижение роли "циклического". Достоверно различие поло-репродуктивного состава резидентов и мигрантов: в первой группе неполовозрелых сеголеток меньше, чем во второй (40,9 и 64,0% соответственно,  $p < 0,05$ ), т.е. имеет место эмиграция прибылых из очага размножения.

В использовании территории даже в год пика численности характерны высокие агрегированность и концентрация особей в скоплениях (в одну живоловку ловилось до 10 мышей, у других видов и 6 редкость), что определяет более высокий уровень стресса у зверьков этого вида в сравнении с другими (Башенина, 1963). Достоверно предпочтение полей злаков как станции переживания и размножения вида.

Эти особенности наряду с низким уровнем численности на периферии ареала и отсутствием у вида сетевой структуры определяет кратковременность (один летний сезон) существования отдельных очагов повышенной плотности. Соответственно для полевой мыши характерны неперiodические локальные вспышки обилия (в десятки раз превышающего многолетний фон), спорадически возникающие в разные годы на территории подзоны смешанных лесов Прикамья.

#### Глава 4. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ДИНАМИКИ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ

Долгосрочные наблюдения на полях мечения выявили высокую

подвижность населения мышевидных грызунов. Так средний срок пребывания животных в их пределах не превышал 15 дней. При этом характер распределения особей по длительности обитания на стационарах достоверно сходен для всех видов, поло-репродуктивных групп, при разных уровнях численности и в контрастных типах местообитаний (лесной и лесо-полевой ландшафты, рис. I). О высокой подвижности свидетельствует и значительное преобладание мигрантов в населении (60-90%) и высокая его сменяемость (на 70-100% ежемесячно).

Сопоставив вышеизложенное с литературными сведениями и учитывая, что не менее половины популяции в каждый момент времени не имеет постоянной связи с территорией (индивидуального участка), что в течение летнего сезона на площадках мечения постоянно появляются и исчезают оседлые особи, что поло-репродуктивная структура резидентов и мигрантов не имеет существенных различий, мы считаем статус мигранта столь же типичным, если не более вероятным для каждого зверька, чем статус резидента. В соответствии с этим правильнее по нашему мнению не разделять популяции на группы оседлых и транзитных особей, а рассматривать миграционное состояние индивидуума в определенный момент времени.

Взаимосвязь подвижности населения и его численности позволяет предложить для обсуждения еще один механизм ограничения плотности популяции, как составную часть полифакторной гипотезы динамики численности животных, завоевывающей все большее признание в настоящее время.

Общепринято, что генетическая целостность и гетерогенность популяций являются внутренними основами их процветания (Майр, 1968, Шварц, 1980). Очевидно, что высокая подвижность и соответственно перемешивание населения мышевидных грызунов может являться одним из путей, повышающих разнокачественность популяционных группировок.

Исходя из этой посылки снижение подвижности должно приводить к угнетению размножения и падению численности, что мы и наблюдали в наших исследованиях.

В постоянных поселениях в островных местообитаниях при более низкой в целом численности эта связь проявляется прямо и непосредственно в каждом годовом цикле, что определяется высокой степенью их изоляции и ограничением миграционного потока. В гомогенных местообитаниях в рамках многолетнего цикла нарастание численности и снижение подвижности до какого-то предела взаимодействуют по принципу положительной прямой связи. Однако дальнейшее повышение доли резидентов, сопровождающееся изменением соотношения разных групп мигрантов приводит к тому, что в какой-то момент уровень сменяемости населения становится недостаточным и включается механизм обратной связи. Соответственно: 1) относительная изоляция отдельных популяционных группировок возрастает вместе с падением гетерогенности населения и, следовательно, эффективности размножения; 2) сезонные (после окончания периода размножения) подвижки населения (Варшавский, 1937, Gliwicz, 1988) смещаются на менее благоприятное время года (зиму или весну следующего), что сопровождается ростом смертности. В обоих случаях результатом является снижение численности.

Отметим различия роли мощного дисперсионного потока в действии описываемого механизма. В гомогенном местообитании его относительное обилие, причем особенно "циклического" типа, можно рассматривать как канал переноса информации о состоянии популяции на окружающих территориях, что определяет при росте плотности снижение подвижности, как основы процесса авторегуляции. В гетерогенной среде преобладает роль эмиграции, как пути предупреждения переуплотнения населения.

Высокой подвижности грызунов соответствует в плане использования территории особый тип организации пространственной структуры популяции на микроуровне (уровне отдельных особей и их агрегаций), который, вероятно, и является основой ее реализации.

Отметим, что описан ряд черт экологии грызунов, способствующих формированию сетевой структуры, как своеобразного способа использования территории. Известна способность мышей и полевок к перемещению на значительные расстояния (нами зарегистрирован переход за 20 суток на 5 км), проявление инстинкта дома - хоминга (в наших исследованиях 95% рыжих полевок возвращалось с дистанции 150 м). Показательно и наблюдение, что помеченные на 1 га особи за трие суток распределяются по площади 200 га, составляя там до половины населения (Большаков, Баженов, 1988).

По нашим материалам в 3-6% случаев одновременно в ловушку попадалось по 2 и более особей, что на порядок выше, чем описано у работавших с одноразовыми живоловками. Таким образом, для значительной части населения (от 10 до 30%) зафиксированы прямые контакты, причем без видимого проявления агрессии. Это мы рассматриваем как свидетельство высокой коммуникабельности и взаимной толерантности зверьков.

В плане территориального поведения отметим наличие постоянных путей перехода, используемых многими особями (Чистова, 1990) и стереотипа перемещения как по индивидуальной, так и по незнакомой территории (от укрытия к укрытию, Миронов, Кожевников, 1982), что несомненно способствует быстрому отысканию следов жизнедеятельности других особей.

Поведенческая мотивация к формированию (и поддержанию) сетевой структуры заключается в активном поиске особей своего вида с целью не только сексуальных контактов (размножающиеся зверьки), но и со-

циальных взаимодействий (неполовозрелые сеголетки).

Нахождение зверьков в информационном поле сетевой структуры, по всей видимости: снижает смертность от внешних причин, облегчая в частности поиск пищи и убежищ и, вероятно, может служить для мигрантов в какой-то мере альтернативой участю обитания.

Заметим, что ведущая роль половозрелых особей в организации сетевой структуры (отмирающих однако к концу лета) не противоречит возможности ее сохранения в межсезонье. Выше показано, что в период размножения динамика поло-репродуктивной структуры популяции находится в соответствии с таковой как оседлых, так и мигрантов. Таким образом, к осени ее носителями оказываются зверьки позднелетних генераций.

В заключение отметим, что подвижность играет важную роль не только как фактор динамики численности, но и как основа формирования и поддержания пространственной организации популяции.

#### ВЫВОДЫ

1. Исследованные популяции 4 видов грызунов (полевой и лесной мышей, рыжей и обыкновенной полевки) отличаются высокой подвижностью: средний срок обитания на стационарных площадках менее 15 дней (в том числе и размножающихся самок); ежемесячная смена населения 70 - 100%; доля оседлых зверьков 10 - 40%.

2. Совокупность наших и литературных данных позволяет утверждать, что статус мигранта столь же типичен для отдельной особи, как и статус резидента и предполагает не деление популяции на две группы в зависимости от связи с территорией, а рассмотрение миграционного состояния индивидуума.

3. Преобладающим типом пространственного распределения является агрегированный. Вместе с тем у половозрелых особей (как резидентов, так и мигрантов) в годы повышенной численности наблюдается пуассон-

новское (случайное) распределение.

4. Пуассоновскому распределению соответствует особая пространственная организация, связывающая в единую сеть большую часть агрегаций особей. Формирование этой сетевой структуры имеет пороговую природу воздействия на некоторые параметры популяции и определяет переход из состояния депрессии в фазу нарастания численности.

5. В контрастных (гомогенных и гетерогенных) местообитаниях стратегии пространственных взаимоотношений и механизмы регуляции плотности популяции одних и тех же видов качественно различны.

6. В мелкозоначном ландшафте в островных поселениях ниже подвижность, численность и ее колебания, выше интенсивность использования территории. Уровень прироста плотности прямо зависит от подвижности и сменяемости населения в каждом годовом цикле. Переуплотнение снимается эмиграцией, которая в данном случае играет роль фактора смертности.

7. В обширных предпочитаемых местообитаниях при низкой численности (на фазе депрессии и сразу после нее) рост оседлости сопровождается подъемом плотности населения. Однако в дальнейшем в пределах многолетнего цикла прогрессирующее снижение подвижности через уменьшение сменяемости (перемешивания) населения приводит к ее падению. При этом дисперсия играет большую роль в плотностно зависимой регуляции численности, как фактор снижения подвижности, чем в разрежении населения путем эмиграции.

#### СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Демидов В.В., Хлебалов И.Я. Наблюдения за использованием территории мелкими грызунами в южной тайге Камского Приуралья / Перм. госун-тет.- Пермь, 1981.- 17 с.- Деп. в ВИНТИ 2.04.81., № 1737-81 Деп.

2. Демидов В.В. Некоторые особенности пространственной струк-

туры популяций грызунов в Камском Приуралье // Экология горных млекопитающих: Информ. материалы.- Свердловск, 1982.- С.33-34.

3. Демидов В.В., Курзанова О.С. Влияние вылова доминанта на состояние двухвидовой системы лесных грызунов // Тез. докл. обл. научно-практ. конф. молодых ученых.- Свердловск, 1983.- С.51-92.

4. Демидов В.В. Размещение мышевидных грызунов в сельхозландшафтах Камского Приуралья // Грызуны: Материалы VI Всес. совещ.- Л., 1983.- С.520-521.

5. Демидов В.В., Заковырина А.Б. Разделение пространства двумя видами лесных грызунов // Грызуны: Тез. докл. УП Всес. совещ.- Свердловск, 1988.- Т.2.- С.79-80.

6. Демидов В.В. Подвижность популяции рыжей полевки в оптимальном местообитании // У съезд Всес. териол. общества.- М., 1990.- Т.2.- С.142-143.

7. Демидов В.В., Демидова М.И. Современное состояние фауны мелких млекопитающих Пермской области / Перм. госун-тет.- Пермь, 1990.- 34 с.- Деп. в ВИНТИ 01.07.90., № 3706-В90.

*В.В. Демидов*

Подписано в печать 2.12.91. Формат 60x84 1/16. Печать офсетная. Усл.печ.л. 1,4. Тираж 100 экз. Заказ 516.

614600, Пермь, ул.Букирева, 15. Типография Пермского университета