

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЭКОЛОГИЯ

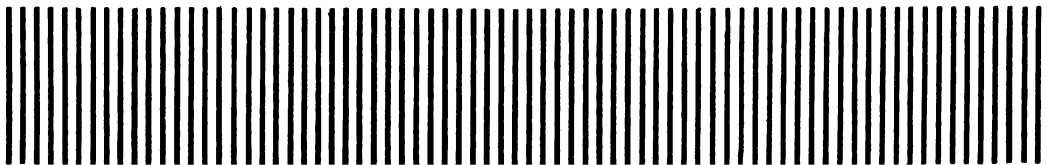
4

ИЮЛЬ — АВГУСТ

1984



Издательство «Наука»



УДК 591.523

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ГОРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК

О. Ф. Садыков, В. Н. Большаков, А. В. Баженов

Приведены результаты комплексного исследования пространственной структуры популяций лесных полевок в горах Урала. Показано, что большую часть года пространственная структура представлена мозаичным типом, и локализация постоянных поселений год от года не меняется. Мечением установлено, что живущие в локальных резервациях полевки широко используют пищевые ресурсы окружающих стаций и при этом удаляются от гнездовых участков на сотни метров. В течение сезона размножения происходит увеличение площади заселенных участков, и при этом выходцы из резервации площадью 1—6 га заселяют площадь 400—1500 га.

Пространственно-временной континуум биогеоценозов на популяционном уровне организации распадается на экологическую мозаику, элементы которой дифференцированно используются разными видами и внутривидовыми группировками. Под мозаичностью среды мы, вслед за Винсом, понимаем организменно определяемую пространственно-временную неоднородность среды конкретных организмов или их групп, которая воспринимается ими скорее и надежнее, чем восприятием исследователя (Wiens, 1976). Действующие на популяции экологические факторы проявляют прерывистость во многих пространственных и временных масштабах и формируют конкретную экологическую мозаику среды тех или иных популяций. Мозаику среды можно рассматривать в качестве матрицы, определяющей экологическую структуру популяции и ее адаптивные перестройки. Важное следствие мозаичности среды — различная динамика демографических процессов в разных структурных подразделениях единой популяции. При выраженной мозаичности среды на коротких отрезках времени важнейшим элементом адаптивной стратегии подвижных организмов становится дифференцированное использование жизненного пространства.

При изучении популяционной динамики мелких млекопитающих реально охватываемая учетами площадь обычно не превышает 3 га, а получаемые результаты часто экстраполируются в дальнейшем на популяцию в целом, которая заведомо занимает территорию в сотни раз большую. При этом даже не оговаривается изначально положенный в основу классических методов учета постулат о том, что предполагается равномерное размещение изучаемых нами животных в том пространстве, на которое экстраполируются данные учетов. Однако в действительности равномерное размещение млекопитающих в пространстве, скорее, исключение, чем правило. И тем не менее данные фрагментарных учетов, суммированные за ряд лет, положены в основу современных представлений о динамике численности и структуре популяций мелких млекопитающих.

Оценка популяционных параметров с учетом особенностей пространственной структуры исследуемой популяции позволит повысить уровень наших знаний о популяционном уровне организации жизни и в какой-то мере сократить существующий разрыв между теоретической моделью популяции и реальными объектами эмпирических исследований.

Для установления соответствия объекта исследования популяционному уровню организации важное методологическое значение имеет положение С. С. Шварца (1969) о том, что популяция в строгом смысле слова есть совокупность микропопуляций, связанных друг с другом общностью происхождения из популяционных стадий резервации. Одновременно необходимо помнить о том, что популяция — потенциально бесмертное образование, отличающееся по этому признаку от любых временных группировок. Таким образом, по своей структуре популяционному уровню организации может соответствовать только такая пространственная группировка исследуемого вида, которая занимает пространство, включающее как минимум одну резервацию и основные типы прилежащих к ней временно используемых элементов экологической мозаики.

Изложенные выше теоретические представления были положены в основу проведенных в 1978—1983 гг. работ по изучению горных популяций лесных полевок. В горах высотная поясность и разнообразие мозаичных ландшафтов создают объективные предпосылки для формирования сложной пространственной дифференциации животных. Особенно восприимчивы к неоднородности окружающей среды мелкие млекопитающие. По этой причине в горах реакции популяций на мозаичность могут иметь большее значение, чем внутривидовые процессы (Wiens, 1976). Лесные полевки — доминирующая группа грызунов Уральских гор — наиболее удобный объект для изучения популяционных реакций животных на мозаичность среды обитания, которые прежде всего проявляются в особенностях их пространственной структуры.

Стационарные работы проведены в 1978—1983 гг. в районе высокогорного массива Иремель (Белорецкий р-н БАССР, 1586 м над ур. м.). Одновременно 4—9 линий дач по 100 штук с интервалом 10 м экспонировали обычно не более четырех суток. В качестве приманки использовали кусочки поролона, пропитанные подсолнечным маслом. За всеми ловушками были закреплены постоянные номера и при отловах фиксировали точку каждой поимки. При картировании в качестве топографической основы использовали карты масштаба 1 : 25 000. Всего отработано более 100 тыс. ловушко-суток и отловлено более 18 тыс. мелких млекопитающих, большую часть которых составили лесные полевки рода *Clethrionomys*: красная, красно-серая и рыжая.

Особенности освоения животными различных элементов экологической мозаики изучали с помощью мечения животных, которое вели несколькими способами: ампутацией пальцев с использованием цифрового кода; приманкой, окрашенной красителями родами-С и -6Ж (Бердугин, Садыков, 1981); приманкой с радионуклидами ^{22}Na , ^{32}P , ^{35}S , ^{45}Ca , ^{59}Fe , ^{60}Co , ^{65}Zn , ^{89}Sr , ^{131}I в дозах $3,7 \cdot 10^3$ — $1,8 \cdot 10^5$ Бк на одну точку прикормки (на площадь мечения приходилось от 400 до 1500 таких точек); подкожным введением остеотропных изотопов кальция или стронция половозрелым самкам для получения от них меченого молодняка на протяжении всего периода размножения (Баженов и др., 1983).

Непосредственно в зонах мечения было отработано 45 800 ловушко-суток и отловлено 6492 лесные полевки, из которых 704 мечены радионуклидами и 102 — красителями. Это позволило детально проанализировать пространственное распределение лесных полевок на четырех узловых площадках по 400 га и изучить их территориальные связи в пределах 22 зон мечения размером от 10 до 200 га и более. Основное внимание было уделено выявлению резерваций, мечению их населения, изучению выноса меток за пределы резерваций, а также сравнительному изучению роли отдельных элементов экологической мозаики и характерных для района работ экотонов в жизни лесных полевок. Частично использованы результаты работ, проведенных нами совместно с И. Л. Куликовой в 1981 г. на Северном Урале, где на трех участках мечения радионуклидами было добыто 364 зверька.

Большая часть экспериментов проведена в пределах подпооя верхней тайги горно-лесного пояса, в подгольцовом и горно-тундровом поясах в интервале высот от 900 до 1500 м над ур. м. Вследствие значительного поднятия климатические условия района стационарных работ резко контрастируют с климатом большей части территории Южного Урала, среднегодовая температура не превышает -4° , безморозный период длится в разные годы от 28 до 60 суток. Последние снегопады, приводящие к временному установлению снегового покрова, наблюдались нами в середине июня, а первые — в конце июля — начале августа. Регулярно повторяются в горах Южного Урала, особенно в верхних высотных поясах, такие катастрофические для мелких млекопитающих явления, как образование мощных наледей, притертых ледяных корок и обширных зон затопления.

В ходе маршрутных учетов и выборочных отловов в периоды паводков и образования сплошных наледей были выявлены и закартированы зоны концентрации лесных полевок на территории массива Иремель, занимающего площадь около 400 км². Скопления лесных полевок в таких условиях оказались в основном приуроченными к каменистым россыпям, расположенным на крутых склонах и граничащим с типичными для каждого высотного пояса растительными ассоциациями. В горно-тундровом поясе доля заселенных участков в критические периоды и неблагоприятные годы составляла не более одного процента всей территории. В подгольцовом поясе, где каменистые россыпи представлены наиболее широко, доля заселенных участков составляла 10%, в горно-лесном поясе — около 5%. В благоприятные периоды года в конце сезона размножения в горных тундрах обычно заселено не более 20% территории, в подгольцовом и горно-лесном поясах — до 80%.

Средняя летняя численность в годы наблюдений колебалась на горе Иремель от 0,1 до 7% поимок, причем численность полевок в резервациях всегда многократно превышала средний для массива уровень и варьировала в течение летнего периода в пределах 30—60%. Высокий уровень численности сохранялся в резервациях и в осенне-зимний период, когда на большей части территории горных склонов лесные полевки практически отсутствовали. Круглогодичная изолированность зон высокой плотности населения лесных полевок в неблагоприятные годы и неизменность их пространственной локализации позволили нам (Садыков, 1980) прийти к выводу о возможности сохранения в популяциях красной, красно-серой и рыжей полевок мозаичного типа пространственной структуры.

Продолжительные наблюдения подтвердили, что резервации образуют сеть постоянных опорных пунктов горных популяций лесных полевок. Регулярная повторяемость катастрофических для мелких млекопитающих погодных явлений препятствует образованию устойчивых поселений за пределами каменистых россыпей. Местоположение населенных полевками россыпей и строение их глубинных слоев исключают возможность затопления талыми или ливневыми водами, на их поверхности не могут образоваться сплошные наледи. Многочисленные пустоты между камнями, поверхностный слой лишайников, мхов, куртин дерновинно-злаковой, кустарниковой, древесной растительности, высокая стабильность температуры и влажности в глубинных слоях россыпей, где амплитуда колебаний этих важнейших абиотических параметров среды в два и более раз меньше, чем на поверхности (Бердюгин, 1979), делают россыпи удобными местообитанием для многих видов мелких млекопитающих.

Большинство из изученных нами резерваций совместно используется тремя видами лесных полевок. В 1979 г. мы проанализировали случаи последовательных отловов полевок в одну и ту же ловушку в местах резервации трех видов. Зафиксировано 378 случаев последовательного попадания полевок, в том числе в 100 случаях вслед за красной полевкой была вновь отловлена красная, в 81 случае — за красно-серой вновь красно-серая и в 89 случаях — за рыжей рыжая. Красная и красно-серая полевки одновременно пойманы 57 раз, красная и рыжая — 39, красно-серая и рыжая — 12 раз. Случаев совместных отловов перезимовавших самок не было, что свидетельствует об их территориальности. В целом можно говорить о видовой специфичности большей части путей перемещений полевок в пределах совместно используемых резерваций.

Мечение красителями (Бердюгин, Садыков, 1981) обитателей резерваций в критические периоды показало, что зимой полевки не удаляются от россыпей далее 100 м и чаще всего довольствуются выходами для кормежки на ближайшую периферию. При этом они пользуются общими подснежными тоннелями (Садыков, 1978). С появлением первых прота-

лин полевки начинают удаляться от россыпей на 200—300 м, а после схода снега — на 500—600 м.

После появления первой генерации, в зависимости от погодных условий года, наблюдается расселение половозрелых сеголетков в пределы зон регулярных кормовых выходов обитателей резерваций, размножение продолжается как в резервациях, так и во временных поселениях. Если же погодные условия неблагоприятны, то прибылые зверьки продолжают жить в резервациях, а размножение останавливается. В летнее время, независимо от погодных условий, обитатели резерваций широко используют кормовые ресурсы некаменистых стадий. С помощью метода радиоактивного мечения установлено, что перешедшие к самостоятельному образу жизни полевки выходят на кормежку далеко за пределы россыпей (до 1500 м и чаще на 500—800 м). Комбинированное использование трех разных радионуклидов (^{89}Sr , ^{45}Ca , ^{65}Zn) и отлов 248 животных для сравнительного изучения использования кормовых ресурсов россыпей, вырубок и горной тайги лесными полевыми показало, что красные и красно-серые полевики кормятся в основном в таежных стадиях и явно избегают вырубок. Рыжие полевики, наоборот, кормятся в основном на вырубках. Значение россыпей для их обитателей в летнее время незначительно: на одного кормящегося в россыпях зверька приходится тридцать кормящихся на удалении не менее 400 м от них.

Размещение радиоактивной приманки в различных типах стадий показало, что перемещение лесных полевок происходит в основном вдоль различных экотонов и по поймам горных ручьев. Такой способ размещения приманки позволяет пометить животных, обитающих на многократно большей площади. Например, приманка, разложенная на 1 га в пойме, в течение последующих трех суток обнаружена у 50% полевок из 165 отловленных на 200 га.

Особенно интенсивно перемещаются полевики и другие мелкие млекопитающие вдоль пойм наиболее крупных горных рек. Экспериментально показано, что в течение суток радиоактивная метка из поймы обнаруживается у 90% мелких млекопитающих, отлавливаемых в пределах той же поймы на удалении 1 км вверх и вниз по течению. Наибольшая скорость переноса метки по прямой лесными полевыми — 1500 м в сутки — установлена в местах с развитой сетью ручьевых пойм.

Полевики, которые по данным отловов в живоловки ведут оседлый образ жизни, хорошо ориентируются на местности, удаленной от участка регулярных поимок на сотни метров. Об этом свидетельствуют и результаты опытов по «хomingу». Красные полевики весом 10—12 г, унесенные от гнезда на 300 м, возвращаются в него в течение одной ночи, а взрослым зверькам достаточно суток, чтобы преодолеть расстояние 1500 м. Поэтому неудивительно, что практически все обитающие в россыпях полевики не только регулярно выходят за их пределы, но и совершают длительные переходы. Важно отметить, что оценки суточной подвижности лесных полевок, полученные на тех же участках склонов с использованием метода повторных поимок в живоловки, оказываются качественно иными, поскольку, судя по отловам в живоловки, лесные полевики перемещаются в сутки всего лишь на 5—15 м (Бердюгин, 1980), т. е. фактическая подвижность животных занижается приблизительно на два порядка.

В течение трех лет проводилось мечение лесных полевок в пределах одной и той же резервации площадью 2 га. В конце сезона размножения с началом первых снегопадов проводили отловы во временных поселениях, удаленных на 1 км вверх и вниз по склону. Указанная резервация находилась в подгольцовом поясе, а временные поселения — в горно-тундровом (верхнее) и в горно-лесном (нижнее). Отлов более 300 животных показал, что в обоих временных поселениях все взрослые полевики имели метки из резервации. Из года в год расселение полевок про-

исходило вдоль определенных каналов и носило организованный характер.

Проведенные учеты показали, что большую часть года пространственная структура населения лесных полевков в горах Южного Урала соответствует мозаичному типу со стабильной из года в год локализацией как постоянных, так и временных поселений. Только в благоприятные годы в конце лета наблюдаются краткосрочные трансформации пространственной структуры из мозаичной в диффузную (Флинт, 1977) у красной полевки в подгольцовом и горно-лесном поясах, у рыжей — только на вырубках и во вторичных лесах горно-лесного пояса. У красно-серой полевки пространственная структура круглогодично соответствует мозаичному типу в силу приуроченности этого вида на Урале к каменистым местообитаниям (Большаков, 1972). В горно-тундровом поясе у всех видов лесных полевков круглогодично сохраняется мозаичный тип пространственной структуры.

Такой характер использования пространства эвритопными видами отражает важную сторону адаптивной стратегии неспециализированных видов в условиях нестабильной среды экологической периферии ареала, каковой без сомнения является область верхних высотных поясов. Установленная строгая пространственная локализация стабильных элементарных поселений и их приуроченность к однотипным элементам экологической мозаики свидетельствует о росте тенденций к стенотопности в горах на высоте от 900 м и выше.

Исключительна роль каменистых россыпей в жизни фоновых видов млекопитающих Уральских гор. Но не следует думать, что все россыпи одинаково пригодны для образования стабильных поселений. Те из них, которые расположены в межгорных котловинах и на пологих участках склонов, часто совершенно непригодны для заселения в силу регулярного затопления. Практически не заселены и россыпи, занимающие центральные части обширных «каменных морей». Лесные полевки осваивают в основном периферию больших по площади курумников, а их резервации формируются, как правило, вблизи от высокопродуктивных некаменистых стадий. Сравнительно малая первичная продуктивность россыпей является дополнительной предпосылкой для стабилизации плотности полевков по сравнению с высокопродуктивными стадиями. Если в стадиях с богатой первичной продукцией рост плотности консументов не лимитируется пищевыми ресурсами вплоть до момента достижения «пика» численности и связанного с ним прямого подрыва ресурса доступных кормов, то мелкомасштабные мозаичные малопродуктивные растительные ассоциации россыпей способны эффективно и постоянно ограничивать рост численности полевков в периоды, когда они лишены иных источников корма. Это наблюдается при неблагоприятной погоде и в межсезонье, когда полевки почти не выходят за пределы россыпей.

Вокруг резерваций — узловых элементов пространственной структуры популяций, формируется зона, куда обитатели резерваций регулярно выходят на кормежку летом и где возникают временные поселения размножающихся прибылых полевков. Этот второй элемент пространственной структуры назван нами зоной сезонного группового режима использования. Кроме того, значительные площади во всех поясах приходятся на такие стадии, где полевки появляются лишь в отдельные периоды и при этом не образуют поселений, включающих половозрелых и размножающихся особей. Этот третий элемент назван нами резервной зоной, поскольку нельзя исключить, что в особо благоприятные годы и здесь будет происходить размножение лесных полевков.

Сложное сочетание на том или ином конкретном участке трех выделенных зон и будет определять уровень численности и другие популяционные параметры. В каждой из выделенных зон наблюдается свой соб-

ственный ход динамики численности и структуры населения, что определяется разным соотношением действия в них эндогенных и экзогенных механизмов популяционной регуляции. Если за пределами резерваций ведущую роль играют экзогенные факторы, то внутри них ограничение численности связано с действием эндогенных факторов. Но поскольку скученность полевок в резервациях чаще всего связана с неблагоприятными погодными условиями, то действующие в резервациях эндогенные механизмы регуляции лишь опосредуют влияние на популяцию экзогенных факторов, которые таким образом преобразуют пространственную структуру популяции, что реализация эндогенных механизмов регуляции оказывается в принципе возможной. Важно подчеркнуть, что всем изменениям численности популяций в горах всегда предшествуют изменения их пространственной структуры, в чем и проявляется ведущая роль конкретной экологической мозаики в формировании той или иной экологической структуры популяции.

Сказанное выше позволяет выделить в пространстве минимальную по размерам группировку, динамика которой в целом отражает ход основных популяционных процессов. Таковой, по нашему мнению, является пространственная группировка, включающая население отдельной резервации и производные от нее поселения в зонах сезонного группового использования и в резервных зонах. Судя по отловам меченых в резервациях полевок, общая площадь, занятая такой группировкой, соответствующей по своей структуре популяционному уровню организации, составляет у разных видов лесных полевок от 4 до 16 км².

Подобный подход к выделению в естественных условиях минимальных пространственных группировок того или иного вида животных, соответствующих популяционному уровню, находится в полном соответствии с упомянутым выше положением С. С. Шварца (1969). Можно предположить, что собственно популяцией у лесных полевок будет как минимум та пространственная группировка, которая населяет соседние резервации и их периферию на совокупной площади с радиусом, равным максимальному расселению выходцев из этих резерваций за весь цикл популяционной численности, т. е. за два — четыре года, что в настоящее время можно установить экспериментально. В целях объективной оценки основных популяционных параметров достаточно контролировать территорию, включающую как минимум одну резервацию и все станции в радиусе максимального ежегодного расселения молодняка, появляющегося в данной резервации. Такую группировку можно назвать микропопуляцией или субпопуляцией, поскольку ее структура в основном соответствует популяционной, хотя занимаемая ею территория составляет приблизительно 2,5—5,0% от площади популяции. Рекомендательный нами подход к изучению популяционных закономерностей у лесных полевок и других близких к ним по биологии родов мелких млекопитающих, таким образом, предполагает необходимость исследовать население территорий от нескольких сотен до нескольких тысяч гектаров.

Институт экологии растений и животных
УНЦ АН СССР

Поступила в редакцию
5 декабря 1983 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Баженов А. В., Большаков В. Н., Садыков О. Ф. и др. Способ мечення мелких млекопитающих. Авт. свид. № 1015301. Булл. открытий и изобретений, 1983, № 16, с. 159.
- Бердюгин К. И. Материалы по фауне грызунов каменистых россыпей Урала. — В кн.: Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 64—76.
- Бердюгин К. И. Территориальные взаимоотношения грызунов — обитателей каменистых россыпей Урала. — В кн.: Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980, с. 37—53.
- Бердюгин К. И., Садыков О. Ф. Опыт использования прижизненных красителей для мечення грызунов. — Экология, 1981, № 5, с. 63—66.

- Большаков В. Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972, 200 с.
- Садыков О. Ф. О зимних стадиях переживания мышевидных грызунов в горах Южного Урала. — В кн.: Фауна, экология и изменчивость животных. Информац. материалы Зоол. музея. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978, с. 8—9.
- Садыков О. Ф. Экологические особенности полевок рода *Clethrionomys* Ирмельского горного массива. — В кн.: Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980, с. 65—81.
- Флинт В. Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука, 1977, 181 с.
- Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1969, 198 с.
- Wiens J. A. Population responses to patchy environments. — Ann. Rev. Ecol. Syst., 1976, № 7, p. 81—120.
-