

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИНАМИКА МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ВЫСОТНОМ ГРАДИЕНТЕ ЗАПАДНОГО САЯНА

© 2012 О.А. Жигальский¹, Е.Я. Фрисман²

¹Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН

²Института комплексного анализа региональных проблем Дальневосточного отделения РАН

Поступила 15.05.2012

Анализ динамики популяции и распределение красно-серой полевки сделан на основе наблюдений в горах Западного Саяна. Вся территория, населенная красно-серой полевкой, функционально разделена на два пояса согласно совокупности характеристик популяции: пояс оптимальных условий для поселения, и пояс пессимальных условий. Динамика населения в обоих высотных поясах хребта синхронна. На этом основании можно полагать, что всю исследованную территорию заселяет единая популяция красно-серой полевки.

Ключевые слова: популяция, численность, плотность, динамика, структура, экология, полевка, демография, Западный Саян, высотное распределение, грызуны.

Одна из важнейших проблем популяционной экологии – динамика млекопитающих. Изучение механизмов взаимодействия животных со средой обитания, роли миграционных процессов и пространственного распределения по территории в формировании структуры популяций млекопитающих, актуально как для решения практических задач сельского хозяйства, эпидемиологии, лесного хозяйства, экологии, рационального природопользования, так и для развития теоретических положений биоценологии и теории эволюции [1-7]. Пространственной структуре принадлежит особая роль в популяционной динамике. Территориальное распределение животных особенно в гетерогенной среде может стать начальным этапом микроэволюции и способно повлечь за собой дифференциацию пространственных группировок по биологическим свойствам (морфологическим, этологическим, физиологическим, генетическим и др.). Среди множества внешних факторов, определяющих структуру и динамику горных экосистем, особое значение имеет климат. Тепло- и влагообеспеченность определяет дифференциацию почвенно-растительного покрова горных территорий на высотные пояса и типы растительных сообществ и оказывает большое влияние на распределение и характеристики популяций мелких млекопитающих в горах. Изучению этого вопроса посвящено значительное число работ [1-3, 8-12].

Различные элементы пространственной мозаики отличаются плотностью популяции, интенсивностью размножения и гибели животных, что приводит к различной сезонной динамике и половозрастной структуре населения.

Цель исследования: изучение сезонных изменений демографической структуры и пространственного распределения красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus*, Sundevall, 1846) в гетеро-

генных различающихся биотопах высотных поясов гор Западного Саяна.

Материал и методы. Красно-серая полевка заселяет все лесные биотопы, субальпийские редколесья, высокогорные тундры, каменистые россыпи и лесостепные участки в пределах Западного Саяна [8, 11]. Изучение распределения красно-серой полевки по территории проведено на основе материалов полевых исследований Саянской экспедиции Института медицинской паразитологии и тропической медицины за период с 1965 по 1983 г. на площади около 25 км² с перепадом высот от 600 до 1400 м над ур. моря.

Для оценки состояния популяций красно-серой полевки применяли метод относительных учетов мышевидных грызунов на стандартных ловушкочертах [13]. Зверьков отлавливали давилками, которые выставляли ежедекадно с мая по август на одну ночь с расстоянием между ними 5 м и интервалом между чертами по высоте 50 м. Морфологический анализ добытых зверьков проводили по общепринятой схеме [13]. Всего отработано 90 тысяч ловушко-ночей и отловлено около 3,8 тыс. красно-серых полевок.

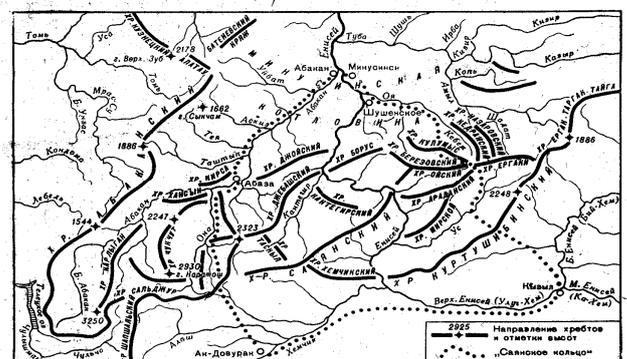


Рис. Схема расположения хребтов Западного Саяна

Исследования проводились на северном склоне Джойского хребта Западного Саяна в 40 км на восток от г. Абаза (рис.). 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 пихто-

Жигальский Олег Антонович, докт. биол. наук, проф., zig@ipae.uran.ru; Фрисман Ефим Яковлевич, докт. биол. наук, проф., frisman@mail.ru

выми с участием кедр, 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 временным водотокам.

Оценка статистической значимости различий в средних значениях демографических показателей проведена с помощью однофакторного дисперсионного анализа, с последующим использованием метода множественных сравнений Шеффе. Уровень статистической значимости принят равным 0,05.

Среднеголетняя численность красно-серой полевки в горах Западного Саяна (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.

За период с июня по август общая численность возрастает (в среднем за все годы) в 1,8 раза и складывается из изменений численности прибылых и перезимовавших. Численность прибылых зверьков в течение репродуктивного сезона увеличивается в 3,7 раза, а перезимовавших уменьшается в 1,4 раза.

Помимо изменений демографической структуры населения красно-серой полевки в течение сезона размножения обнаружены ее колебания по высотам (табл. 1). В мае и в августе за все годы наблюдений статистически достоверных различий в численности зверьков не обнаружено, а в июне и июле они различаются. В результате статистического анализа показано, что в пределах каждого высотного диапазона 600-1000 м и 1000-1400 м численности красно-серой полевки не различаются, тогда, как между двумя этими диапазонами численности различаются.

Таблица 1. Распределение красно-серой полевки в высотном градиенте (особей/100 ловушко-суток)

Высота над ур. моря, м	Численность, особей/100 ловушко-суток			
	май	июнь	июль	август
600	3,4	5,73	6,82	7,25
800	2,7	5,01	6,72	6,81
1000	1,78	2,93	4,47	6,14
1200 и более	1,31	2,38	3,15	5,25

Прибылые зверьки в популяции появляются на всех высотах только в июне. Их численность максимальна на высотах 600-800 м и постепенно уменьшается по мере увеличения высоты, достигая

минимальных значений в зеленомошных кедровниках (на высотах более 1200 м). Однако в июне и августе эти различия становятся статистически недостоверными, и лишь в июле на высотах до 1000 м численность полевки была достоверно в 2,1 раза выше, чем на высотах более 1000 м.

Репродуктивный сезон красно-серой полевки в горах Западного Саяна 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. Многолетняя средняя численность участвующих в размножении перезимовавших самцов и самок наиболее высока весной и уменьшается к осени. Она максимальна на высотах 600-1000 м и намного ниже на высотах более 1000 м, но в августе эта разница нивелируется. Изменения численности участвующих в размножении перезимовавших полевки, как в течение лета, так и по градиенту высот синхронны изменениям общей численности. Однако использование относительных показателей интенсивности размножения (доля участвующих в размножении самцов или самок) показало, что степень их участия в размножении остается 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 остается до конца сезона размножения. Доля не участвующих в размножении самцов выше, чем самок (14%), и практически постоянна на протяжении всего сезона размножения. Вариабельность доли участвующих в размножении перезимовавших самцов и самок наиболее высока в мае и июне и обусловлена тем, что сроки начала размножения и его интенсивность в разные годы значительно изменяются.

Численность прибылых полевки, принимающих участие в размножении, изменяется синхронно с изменениями общей численности. Наименьшая доля молодых самок участвующих в размножении в июне (57%), в июле она достигает максимального значения (67%) и вновь уменьшается до 62% в августе. Анализ размножения молодых самок на разных высотах позволил выделить два пояса, внутри каждого из которых доли размножающихся самок близки, это высотные диапазоны 600-1000 и более 1000 м. Различия в интенсивности размножения молодых самцов, обитающих на разных высотах, не обнаружены. Следует отметить, что среди прибылых доля участвующих в размножении самок всегда выше, чем самцов; вероятно, это результат разной скорости их полового созревания.

Средняя величина выводка у молодых и взрослых полевки 5-6 детенышей не зависит от месяца и высоты мест обитания.

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 ранговой корреляции Спирмена, корреляционное отношение, показатель криволинейности и достоверности рассчитанных коэффициентов. Использование нескольких показателей корреляции продиктовано необходимостью выбора наиболее адекватного показателя синхронности изменения демографических показателей [13]. В тексте и таблице приведены только статистически значимые коэффициенты корреляции. Коэффициенты корреляции в данном случае оценивают степень синхронности изменений общей численности в течение сезона размножения и в высотном градиенте.

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. 2). Параллельность изменения численности по высотам в июне, возможно, связана с единым фактором, запускающим новый цикл размножения. В дальнейшем смертность и распределение взрослых полевок по терри-

тории происходят независимо друг от друга и определяются, вероятно, 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 прибылых 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 отрезка (до 800 м и более 800 м), изменения численности в каждом из которых синхронны.

Как и следовало ожидать из анализа многолетней динамики прибылых и перезимовавших полевок, их общая численность в поясе горной тайги также изменяется синхронно по всем высотам (табл. 2). 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.

Таблица 2. Анализ синхронности изменения численности красно-серой полевки по высотам

Высота над уровнем моря, м	Коэффициенты корреляции Спирмена								
	июнь			июль			август		
	800-1000	1000-1200	1200-1400	800-1000	1000-1200	1200-1400	800-1000	1000-1200	1200-1400
Численность перезимовавших									
600-800	0,46	0,53	0,64	–	–	–	–	–	–
800-1000		0,81	0,67		0,99	0,76		0,48	0,50
1000-1200			0,76			0,76			–
Численность прибылых									
600-800	0,87	0,78	0,50	0,64	0,64	0,67	0,69	0,64	0,79
800-1000		0,98	0,70		0,68	0,62		0,72	0,54
1000-1200			0,76			0,76			0,74
Общая численность									
600-800	0,78	0,58	0,59	0,62	0,74	0,64	0,78	0,59	0,58
800-1000		0,68	0,54		0,68	0,63		0,68	0,54
1000-1200			–			0,83			–

Таким образом, по общей численности, численности половых и возрастных классов, а также по величине их изменчивости вся заселенная красно-серой полевкой территория разделяется на два высотных диапазона: оптимальных (600-800 м над ур. моря) и пессимальных (свыше 1000 м над ур. моря) условий обитания. Но так как изменения численно-

сти в этих поясах синхронны, есть все основания считать, что на всей обследованной территории (около 25 км²) обитает единая популяция красно-серой полевки [10, 14].

Можно полагать, что в пределах высотного диапазона 600-1000 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.

Автор выражает искреннюю признательность научному руководителю Саянской экспедиции ИМПИТМ Наумову Р. Л. за переданные материалы и Трушину С. П. за помощь в подготовке статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы научных исследований УрО РАН (№12-С-4-1012).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Большаков В.Н.* Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972. 200 с.
2. *Жигальский О.А., Наумов Р.Л., Жарикова Е.Н.* Высотное распределение и динамика демографических показателей красно-серой полевки в Западном Саяне // Бюл. МОИП. Сер. Биол. 1987. Т.92, вып.4. С. 3-11.
3. *Жигальский О.А., Наумов Р.Л., Жарикова Е.Н.* Взаимоотношения двух видов лесных полевок Западного Саяна // Экология. 1987. № 3. С. 47-52.
4. *Жигальский О.А., Жокушева З.Г.* Продуктивность мелких млекопитающих и их связь с растительным покровом / О.А. Жигальский, З.Г. Жокушева. // Аграрный вестник Урала.-2009.-№ 11(65). - С. 95-97.
5. *Бочарников М.В.* Ботаническое разнообразие высотного поясного спектра северного макросклона Западного Саяна // Известия Самар. НЦ РАН. 2011. Т. 13. № 1-4. С. 974-977.
6. *Жданова О.Л., Фрисман Е.Я.* Нелинейная динамика численности популяции: влияние усложнения возрастной структуры на сценарии перехода к хаосу // Журнал общей биологии. 2011. Т. 72. № 3. С. 214-229.
7. *Жигальский О.А.* Динамика численности и структуры населения рыжей полевки (*Myodes (Clethrionomys) glareolus*) при зимнем и весеннем начале размножения. Зоол. журн. 2012. том 91. № 5. с. 619-628.
8. *Зимина Р.П.* Закономерности вертикального распространения млекопитающих (на примере Северного Тянь-Шаня). М., Наука, 1964, 147 с.
9. *Штильмарк Ф.Р.* Основные черты экологии мышевидных грызунов в кедровых лесах Западного Саяна // Фауна кедровых лесов Сибири и ее использование. М. Наука. 1965. С. 5-54.
10. *Жигальский О.А., Белан О.Р.* Пространственно – временная динамика полевок в гетерогенных местообитаниях Ирмельского горного массива // Зоол. журн. 2004. № 2. С. 1-8.
11. *Виноградов В.В.* Состав и структура населения мышевидных грызунов лесного пояса Саян и Кузнецкого Алатау // Зоол. журн. 2011. Т. 90. № 3. С. 351-359.
12. *Фролов А.А., Черкашин А.К.* Высотный градиент как комплексный фактор формирования микроразнообразия ландшафтов и серийности геосистем // География и природные ресурсы. 2012. № 1. С. 14-24.
13. *Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Жигальский О.А.* Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: ЛКИ. 2008. 416 с.
14. *Жигальский О.А., Белан О.Р.* Сопряженный анализ пространственной и демографической структуры населения красно-серой полевки в гетерогенных местообитаниях // Зоол. журн. 2006. том 85. № 11. С. 1370-1381.

POPULATION DYNAMICS OF SMALL MAMMALS IN THE HIGH-RISE GRADIENT OF THE WESTERN SAYAN MOUNTAINS

© 2012 O.A. Zhigalski¹, E.Y. Frisman²

¹ Institute of Plants and Animals Ecology, Ural Branch the Russian Academy of Sciences

² Institute of the Complex Analysis of Regional Problems, Far Eastern Branch the Russian Academy of Sciences

Analysis of the red-backed vole population dynamics and distribution has been made on the basis of observations in the Western Sayan. 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 and the belt of pessimal conditions. 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.

Key words: population, number, density, dynamics, structure, ecology, vole, demography, Western Sayan mountains, high-rise distribution, rodent.