

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК В ПРЕДГОРНЫХ ЕЛЬНИКАХ СЕВЕРНОГО УРАЛА

Л.Е. Лукьянова¹, А.В. Бобрецов²¹ Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, e-mail: lukyanova@ipae.uran.ru² Печоро-Илычский государственный природный заповедник, Якша, e-mail: pechorazap@komifree.ru

Пространственная структура, являясь важной стороной биологии популяций животных, определяется особенностями местности (пространства) и биологией конкретного вида (Шилов, 1997). Характеристика пространственного распределения наземных позвоночных обычно включает два компонента: распространение видов по местообитаниям и описание распределения их внутри каждого местообитания (Шенброт, 1986). В последнем случае анализируется связь вида со структурными элементами среды (Буяльская и др., 1995). Такой подход позволяет полнее охарактеризовать пространственные ниши животных.

Экологически близкие виды грызунов зачастую расходятся по разным биотопам или, по крайней мере, занимают различные участки одного и того же местообитания. Изменение их численности может быть асинхронным. По мнению исследователей (Формозов, 1948; Кошкина, 1971; Ивантер, 1975; Tast, 1968 и др.), это является свидетельством конкурентных отношений между видами, однако данные наблюдения можно интерпретировать не как межвидовую конкуренцию, а как следствие различий в выборе микроместообитаний и экологических потребностей видов (Надеев, Ермаков, 1980; Садыков, Бененсон, 1992; Henttonen et al., 1977; Myllymaki, 1977; Dueser, Porter, 1986). Основная цель настоящей работы – изучение особенностей пространственного распределения симпатрических видов лесных полевок в различных типах местообитаний предгорий Северного Урала.

Материал и методы исследований

Исследования проводились в предгорной тайге на территории Печоро-Илычского заповедника с 1984 по 2004 г. Мелких млекопитающих учитывали методом ловушко-линий. Давилки Геро в количестве 100 штук расставляли через 5 м друг от друга на пять-десять суток. Учетами были охвачены три наиболее распространенных биотопа – ельник зеленомошный, ельник папоротниково-зеленомошный и ельник травянистый, относящиеся к разным структурным элементам предгорного ландшафта заповедника. Первый из них расположен на плакоре межгрядового понижения, второй – на склоне грядовой возвышенности, а третий – в пойме р. Печора. В ельнике папоротниково-зеленомошном отловы мелких млекопитающих начали проводить только с 2000 г.

Проверку ловушек осуществляли ежедневно в утренние часы. Относительное обилие зверьков оценивали по числу попаданий на 100 ловушко-суток за первые пять суток отловов. Каждая ловушка имела порядковый номер, что позволяло регистрировать и картировать места поимок животных и служило основой для количественного описания микросреды обитания мелких млекопитающих.

Количественное описание микроместообитаний животных проводили в каждом исследуемом биотопе с 2000 г. на участках площадью 10 кв. м вокруг каждой ловушки по десяти основным параметрам, оценивающим основные кормовые и защитные микросредовые условия обитания животных (Буяльская и др., 1995). Статистическая обработка собранного материала проведена с использованием линейного множественного регрессионного и факторного анализов (Sokal, Rohlf, 1981).

Биотопическое распределение лесных полевок

Известно, что среди рассматриваемых в работе симпатрических видов лесных полевок красная полевка (*Clethrionomys rutilus*) является типично таежным видом (Соколов, 1979; Ревин, 1989), а рыжая (*Clethrionomys glareolus*) предпочитает неморальные сообщества (Европейская рыжая полевка ..., 1981; Шварц, 1980). Красная полевка относится к фауне «красной полевки и лося» (Матюшкин, 1972) или к восточносибирскому фауно-генетическому комплексу (Шварц, 1989). Ее развитие как вида происходило в условиях ангарской темнохвойной тайги. Связь данного вида с лесными сообществами таежного типа прослеживается на всем огромном ареале (Громов, Ермаева, 1995). На Северном Урале и в Предуралье красная полевка населяет самые разнообразные местообитания. Тем не менее оптимум видового ценотического ареала вида находится в ельниках зеленомошных. Рыжая полевка принадлежит к фоновым видам лесов умеренного климата и всюду предпочитает освещенные участки леса, поляны, опушки, вырубки с обильным подлеском, хорошим травостоем из лесного разнотравья (Европейская рыжая полевка, 1981). В таежной зоне она многочисленна в пойменных лесах и на зарастающих вырубках (Громов, Ермаева, 1995).

В предгорном районе Печоро-Илычского заповедника наиболее высокая численность красной полевки отмечена в ельнике зеленомошном плакорном (рис. 1А). В данном биотопе в течение всего периода наблюдения показатели обилия вида были значительно выше по сравнению с ельником травянистым пойменным. В ельнике папоротниково-зеленомошном значения показателя обилия красной полевки были близки к значениям аналогичного показателя в ельнике зеленомошном.

Анализ данных о численности рыжей полевки в различных типах ельников предгорной тайги (рис. 1Б) показывает, что в течение всего периода наблюдений она наиболее многочисленна в ельнике травянистом пойменном. Ранговый коэффициент корреляции Спирмена, по которому можно судить о сопряженности динамики численности как между видами в одном типе местообитаний, так и для одного вида в различных типах биотопов, выявил следующее. Изменение численности красной полевки в двух типах ельников протекает синхронно ($R = 0.73$; $p \leq 0.001$). Аналогичный характер динамики численности выявлен и для рыжей полевки ($R = 0.70$; $p \leq 0.001$) в сравниваемых ельниках.

Высокие значения коэффициентов корреляции позволяют сделать вывод о четкой синхронизации фаз динамики численности исследуемых видов мелких млекопитающих в ельниках зеленомошном и травянистом при разных уровнях их популяционной численности. Межвидовое сравнение популяционной динамики лесных полевков в двух биотопах также выявило синхронизацию в изменении численности видов. Лишь в 1985 г. в ельнике зеленомошном пик численности рыжей полевки совпал со спадом обилия красной полевки. Данный факт может свидетельствовать о существовании собственно межвидовой конкуренции, которая наблюдается в Печоро-Илычском заповеднике только в отдельные годы при определенной экологической ситуации и высоком уровне численности (Млекопитающие ..., 2004). В целом, наряду с биотопическими различиями численного распределения видов, можно утверждать об отсутствии острой конкуренции между симпатрическими видами лесных полевков в ельниках предгорной тайги заповедника.

Исследования численного размещения мелких млекопитающих в ельнике папоротниково-зеленомошном проводились с 2000 г. Выяснено, что наиболее четко пространственно распределены полевки двух видов в ельнике зеленомошном плакорном (табл. 1). Значения показателей обилия доминирующего вида (красной полевки) и вида-содоминанта (рыжей полевки) резко отличаются и не перекрываются. В ельнике травянистом пойменном показатели обилия двух видов лесных полевков (доминант – рыжая, содоминант – красная полевка) имели близкие значения на фазе средней численности видов (2003 г.). В ельнике папоротниково-зеленомошном пространственное распределение исследуемых видов полевков имело несколько иной характер. В основном, в данном биотопе доминирует по численности красная полевка. За период наблюдений (2000-2004 гг.) отмечены близкие значения показателя обилия двух видов на фазе низкой численности (2000 г.) и перераспределение в доминировании симпатрических видов на фазе высокой численности рыжей и средней численности красной полевков (2001 г.).

Таким образом, в ельнике папоротниково-зеленомошном в отличие от двух других типов наблюдается более равномерное распределение лесных полевков по численности, что может косвенно свиде-

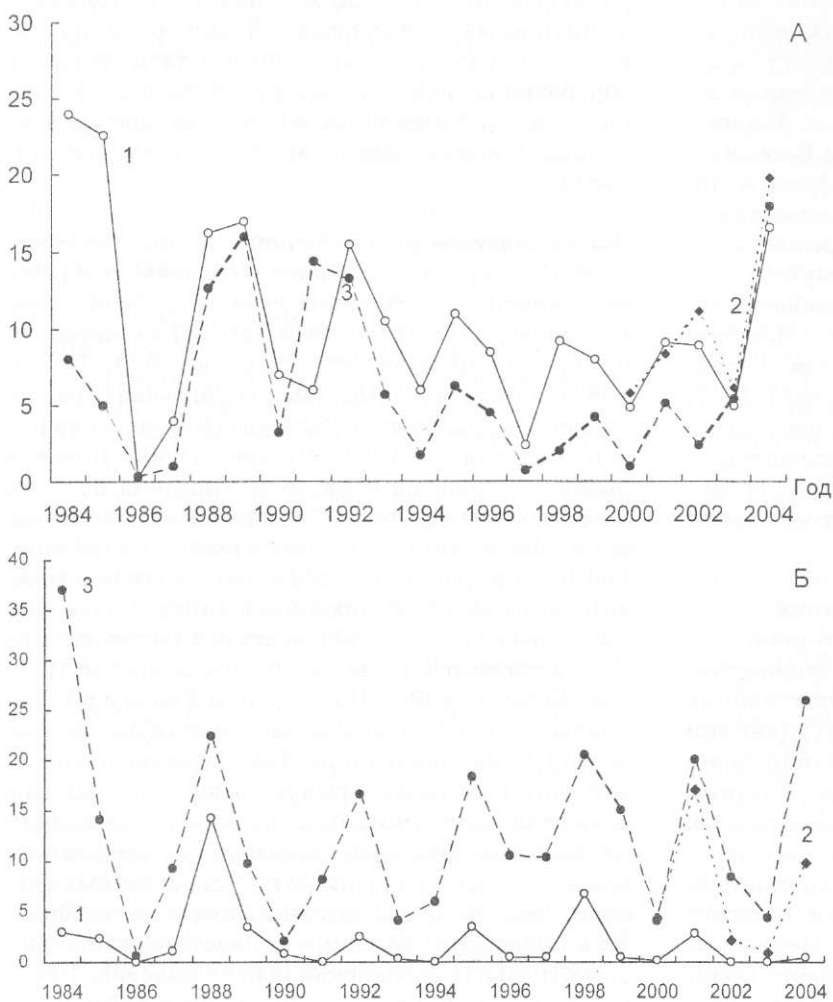


Рис. 1. Динамика численности (экз./100 ловушко-суток) красной полевки (А) и рыжей полевки (Б) в предгорном районе заповедника: ельник зеленомошный плакорный (1); ельник папоротниково-зеленомошный (2); ельник травянистый пойменный (3).

Относительное обилие (экз./100 ловушко-суток) красной полевки (верхняя строка) и рыжей полевки (нижняя строка) в разных типах ельников в предгорной тайге

Биотоп	Год				
	2000	2001	2002	2003	2004
Ельник					
зеленомошный плакорный	7.6 (38) 0.4 (2)	7.8 (39) 1.6 (8)	9.0 (45) 0 (0)	5.0 (25) 0 (0)	17.0 (85) 0.4 (2)
папоротниково-зеленомошный	4.2 (21) 3.8 (19)	8.4 (42) 17.0 (85)	11.8 (59) 2.2 (11)	6.2 (31) 1.0 (5)	19.8 (99) 9.8 (49)
травянистый пойменный	1.2 (6) 3.8 (19)	5.2 (26) 20.0 (100)	4.4 (22) 6.4 (32)	5.4 (27) 4.4 (22)	18.0 (90) 26.8 (134)

Примечание. В скобках – число отловленных особей.

тельствовать о равной степени пригодности микросредовых характеристик данного биотопа для обоих видов.

Средние многолетние значения данных о численном соотношении симпатрических видов полевков в различных ельниках наглядно подтверждают вывод о более равномерном распределении особей исследуемых видов в ельнике папоротниково-зеленомошном. Для выявления причин, определяющих биотопические особенности распределения лесных полевков, проведено количественное описание микросреды обитания грызунов в трех типах ельников.

Влияние средовых параметров на численное распределение лесных полевков

В качестве средовых характеристик оценивали параметры, отражающие защитные и кормовые особенности микросреды обитания животных, такие как: площадь покрытия участков мхом (МС), травянистой растительностью (НС), кустарником (СS), деревьями (ТС), подростом древесных пород (АU), основаниями пней (SC) и лежащих на земле сухих стволов (LC), веточным опадом (BC). Учитывали также наличие укрытий на площадке (PS), местоположение ловушки относительно укрытий (DS). Всего было отобрано десять параметров микросреды (табл. 2). По выбранным параметрам провели сравнение свособразия среды в каждом ельнике. Дискриминантный анализ выявил отличительные особенности микроместообитаний животных в исследуемых ельниках (рис. 2).

Определены достоверные различия по первой дискриминантной канонической функции между ельником зеленомошным и ельником травянистым, микросредовые характеристики местообитаний полевков в ельнике папоротниково-зеленомошном ближе к микросредовым параметрам ельника зеленомошного. Чтобы понять, какие средовые факторы опреде-

ляют структуру среды в каждом отдельном биотопе, был проведен факторный анализ исследуемых параметров. В результате установлено, что основной вклад в оцененные параметры среды

Таблица 2
Характеристики, используемые для описания микросреды лесных полевков (в пробных квадратах размером 10 кв.м)

Параметр	Условное обозначение
Площадь участка, покрытая:	
мхом	МС
травой	НС
кустарником	СS
лежащими стволами деревьев	LC
веточным опадом	BC
Общая численность подроста древесных пород на участке, экз.	AU
Площадь поперечного сечения стволов живых деревьев, м ²	TC
Площадь поперечного сечения пней и сухих стволов, м ²	SC
Наличие укрытий на площадке	PS
Расстояние ловушки до укрытия, м	DS

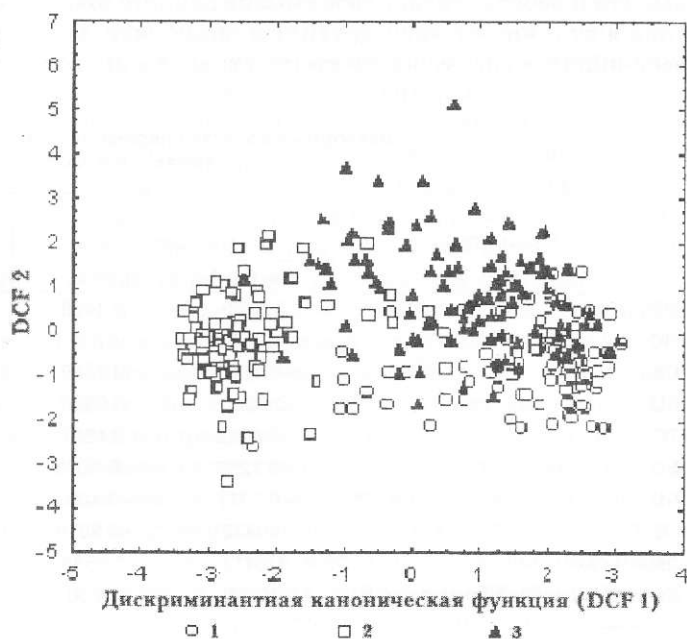


Рис. 2. Дискриминантный анализ микросреды обитания лесных полевков в ельнике зеленомошном (1), е. травянистом (2) и е. папоротниково-зеленомошном (3) в предгорной тайге (по десяти количественным характеристикам).

вносят два интегральных фактора, определяющие кормовые и защитные условия среды. Вклад данных факторов в общую факторную структуру биотопов равен 40-61 %. Основная доля вклада в ельнике зеленомошном лежит на таких показателях среды, как покрытие участков мхом, лежащими стволами деревьев, а также численность подроста. Факторная структура ельника травянистого пойменного отличается от структуры среды в ельнике зеленомошном тем, что основная нагрузка здесь принадлежит такому фактору, как показатель покрытия участков травой. Данная средовая характеристика имела основную факторную нагрузку. Дополнительный, но менее весомый вклад в факторную изменчивость среды травянистого ельника внесли такие параметры, как покрытие участка мхом, кустарником и численность подроста. Несколько иная структура среды выявлена для ельника папоротниково-зеленомошного. Основной вклад в структуру среды имели факторы, также связанные с кормовыми и защитными характеристиками местообитаний животных. Но в отличие от двух предыдущих типов ельников, вклад указанных факторов в общую структуру биотопа был более весомым, он составил 61 %, и основными средовыми параметрами, вносящими значимый вклад в общую факторную изменчивость, имели такие показатели, как покрытие участков кустарником и лежащими стволами. Менее весомый вклад в общую факторную изменчивость биотопа внесли такие параметры, как покрытие участков мхом, травой, сухими деревьями и пнями, численность деревьев и подроста. Таким образом, средовую структуру в ельнике папоротниково-зеленомошном определяет большее число параметров среды, что и обуславливает своеобразие данного биотопа в отличие от двух других, и объясняет, по всей видимости, особенности пространственного

распределения двух видов полевков в указанном типе ельников заповедника.

Известно, что основную роль в пространственном распределении особей многих видов животных играют факторы ближайшего или локального проявлений, поскольку реальная жизнедеятельность большинства видов мелких млекопитающих в конкретные периоды их жизненного цикла протекает на локальных территориях, не сравнимых по размерам с территорией всей популяции (Буяльская и др., 1995).

Для изучения микросредовых параметров, оказывающих влияние на пространственное размещение полевков в различных типах ельников на разных фазах популяционной динамики численности видов, использован множественный регрессионный анализ. В результате проведенного исследования выявлено, что основными средовыми параметрами, детерминирующими численность красной полевки в ельнике зеленомошном, являются покрытие участков мхом, лежащими деревьями и расстоянием от ловушки до укрытия (табл. 3). Связь численного распределения данного вида с исследуемыми параметрами среды проявилась на фазе средней и высокой численности населения в 2001, 2002 и 2004 гг. (табл. 1).

В ельнике травянистом пойменном численность красной полевки имела достоверно значимую связь на тех же фазах популяционного цикла с такими характеристиками, как покрытие участков мхом, с численностью подроста и площадью покрытия участков стволами сухих деревьев. В ельнике папоротниково-зеленомошном связь численного распределения красной полевки с параметрами среды выявлена лишь в период низкой численности (с покрытием участков мхом) и на фазе средней численности (с покрытием мхом, лежащими стволами и расстоянием

Таблица 3

Факторные нагрузки переменных микросреды обитания лесных полевков в разных типах ельников в предгорной тайге заповедника

Параметр	Ельник					
	зеленомошный		травянистый		папоротниковый	
	фактор 1	фактор 2	фактор 1	фактор 2	фактор 1	фактор 2
MC	0.6468	0.1468	0.6808	0.5212	-0.6064	-0.5521
HC	-0.3980	-0.1171	-0.7486	0.3358	-0.3471	0.6884
CS	-0.4885	0.2629	0.1824	-0.6888	0.8379	-0.3027
AU	0.6820	0.0300	0.5858	0.4797	-0.4429	-0.6534
TC	-0.4783	0.4501	0.4389	-0.3322	-0.6765	-0.2468
BC	-0.1257	-0.6699	0.3895	-0.4928	0.5013	-0.5003
SC	-0.3377	-0.4007	0.3754	0.1560	0.6761	0.0812
LC	0.0472	-0.8016	0.4522	0.0450	0.8558	-0.1201
Дисперсия	1.6413	1.5598	2.0900	1.4685	3.2848	1.6295
Доля объясненной дисперсии, %	20.52	19.50	26.13	18.36	41.06	20.37

Примечание. Жирным шрифтом выделены значимые параметры. Факторы 1 и 2 – интегральные факторы, определяющие соответственно кормовые и защитные условия среды. MC – площадь участка, покрытая мхом; HC – травой; CS – кустарником; LC – лежащими стволами деревьев; BC – веточным опадом. AU – общая численность подроста древесных пород на участке, экз.; TC – площадь поперечного сечения стволов живых деревьев, м²; SC – площадь поперечного сечения пней и сухих стволов, м²; PS – наличие укрытий на площадке; DS – расстояние ловушки до укрытия, м.

от ловушки до укрытия). Следует отметить, что для данного вида, предпочитающего участки, покрытые мхом, связь численности с данным параметром была отрицательной. Таким образом, достоверно значимая связь численности красной полевки со средой выявлена во всех типах биотопов на фазе средней численности, при высокой численности не обнаружена связь в ельнике папоротниково-зеленомошном, а при минимальной численности вида найдена связь со средой только в ельнике зеленомошном плакорном.

Анализ связи численного распределения рыжей полевки с микросредовыми параметрами в разных ельниках показал, что пространственное размещение данного вида в отличие от симпатрического – красной полевки, сочетается с гораздо меньшим числом факторов среды и только в двух типах ельников. Найдена достоверно значимая связь численности особей рыжей полевки с покрытием участков мхом (на фазе низкой численности) в ельнике зеленомошном, с численностью подроста (на фазе средней численности животных), с покрытием участков травой и расстоянием от ловушки до укрытия (на фазе высокой численности) в ельнике папоротниково-зеленомошном (табл. 3). В ельнике травянистом пойменном для рыжей полевки, типичного обитателя данного биотопа, связь с параметрами среды не найдена. Низкий вклад средовых параметров в пространственное распределение особей рыжей полевки, возможно, связан с экологической толерантностью вида к среде в определенных типах местообитаний. Вероятно, в оптимальном для вида биотопе, в ельнике травянистом пойменном, численность населения рыжей полевки не лимитирована конкретными параметрами микросреды. Полученные в ходе исследования факты требуют дальнейшего изучения.

Заключение

Проведенный сравнительный анализ численного распределения особей двух симпатрических видов лесных полевок в различных типах ельников предгорной тайги Печоро-Ильчского заповедника показал особенности пространственного размещения животных. Выявленные особенности связаны со структурой среды мелких млекопитающих в каждом исследуемом биотопе. По микросредовым параметрам ельник зеленомошный и ельник травянистый пойменный имеют достоверно значимые различия, промежуточное положение по характеристикам среды, но ближе к ельнику зеленомошному плакорному занимает ельник папоротниково-зеленомошный. Основной вклад в факторную изменчивость среды ельника зеленомошного вносит такой параметр, как наличие мохового покрова и численность подроста. В ельнике травянистом пойменном основную долю вклада в факторную структуру среды вносит показатель покрытия участков травянистой растительностью. В ельнике папоротниковом

факторная структура среды определяется большим числом показателей, вносящим значительный вклад в общую факторную изменчивость биотопа. Основными из них являются такие характеристики микросреды обитания животных, как покрытие участков кустарником, стволами лежащих деревьев, мхом и численностью подроста.

Условия микросреды обитания животных в ельнике зеленомошном отвечают экологическим требованиям красной полевки, где этот вид является доминирующим. В ельнике травянистом пойменном микросредовые биотопические характеристики оптимальны для рыжей полевки, где она постоянно доминирует. Условия среды в ельнике папоротниково-зеленомошном отвечают в определенной мере экологическим требованиям двух видов, поэтому наблюдается более равномерное пространственное распределение особей двух видов, смена доминирования и перекрывание значений показателей обилия на отдельных фазах популяционной динамики численности.

Наряду с особенностями пространственного размещения лесных полевок в различных биотопах предгорной тайги заповедника выявлены видовые различия в выборе микросреды. Численное распределение красной полевки на фазе среднего уровня численности детерминировано тремя факторами среды в ельниках зеленомошном и папоротниковом. В ельнике травянистом пойменном, где данный вид является содоминантом, его численность связана с покрытием микроучастков мхом и численностью подроста. Пространственное распределение рыжей полевки в оптимальном для нее биотопе – ельнике травянистом не лимитировано ни одним средовым фактором. Достоверная связь численности данного вида с одним микросредовым параметром обнаружена лишь в ельнике зеленомошном на стадии низкой численности и в ельнике папоротниково-зеленомошном на среднем уровне численности с одним параметром и при высокой численности с двумя микросредовыми характеристиками.

Таким образом, структура микросреды обитания мелких млекопитающих в различных биотопах определяет особенности пространственного распределения численности симпатрических видов лесных полевок предгорной части Печоро-Ильчского заповедника. Селекция микросреды обитания лесных полевок имеет видовые различия и определяется уровнем численности видов. Однако структура среды обитания мелких млекопитающих не влияет на динамику численности изученных видов лесных полевок. Синхронность изменения численности красной и рыжей полевок в разных типах ельников предгорной тайги свидетельствует об однотипности причин ее определяющих.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 04-04-48352, 04-04-96100р2004 Урал).

ЛИТЕРАТУРА

Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб., 1995. 522 с.

Буяльская Г., Лукьянов О.А., Мешковская Д. Детерминанты локального пространственного распределения численности островной популяции рыжей полевки // Экология, 1995. № 1. С. 35-45.

Ивантер Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.

Европейская рыжая полевка. М., 1981. 352 с.

Кошкина Т.В. Межвидовая конкуренция у грызунов // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1971. Т. 76, вып. 1. С. 50-62.

Матюшкин Е.Н. Смешанность фауны Уссурийского края: ее общие черты, исторические корни и современные проявления в сообществах Среднего Сихотэ-Алиня // Исследования по фауне Советского Союза (млекопитающие). М.: МГУ, 1972. С. 86-144. — (Сборник тр. Зоол. музея МГУ. Вып. 13).

Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар, 2004. 464 с.

Надеев И.В., Ермаков Л.Н. Экологические особенности механизма изоляции популяции лесных полевок // Экология, 1980. № 1. С. 76-82.

Ревин Ю.В. Млекопитающие Южной Якутии. Новосибирск: Наука, 1989. 321 с.

Садьков О.Ф., Бененсон И.Я. Динамика численности мелких млекопитающих: концепции, гипотезы, модели. М.: Наука, 1992. 191 с.

Соколов Г.А. Млекопитающие кедровых лесов Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. 256 с.

Формозов А.Н. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930-1940 гг. // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МОИП, 1948. С. 3-110.

Шварц Е.А. Формирование фауны мелких грызунов и насекомоядных таежной Евразии // Фауна и экология грызунов. М., 1989. Вып. 17. С. 115-143.

Шенброт Г.И. Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных // Экологические, эволюционные и эволюционные аспекты организации многовидовых сообществ позвоночных. М., 1986. С. 5-70. — (Итоги науки и техники. Сер. Зоол. позвоночных; Т. 14).

Шилов И.А. Экология. М.: Высшая школа, 1997. 512 с.

Dueser R.D., Porter J.H. Habitat use by insular small mammals: relative effects of competition and habitat structure // Ecology, 1986. Vol. 67, № 1. P. 195-201.

Henttonen H., Kaikusalo A., Tast J., Vitala J. Interspecific competition between small rodents in subarctic and boreal ecosystems // Ibid, 1977. Vol. 29. P. 581-590.

Myllymaki A. Interactions between the field vole *Microtus agrestis* and its microtine competitors in central Scandinavian populations // Ibid, 1977. Vol. 29. P. 570-580.

Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry. N.-Y., 1981. 859 p.

Tast J. Influence of the root vole, *Microtus oeconomus* (Pallas) upon the habitat selection of the field vole, *Microtus agrestis* (L.) in Northern Finland // Ann. Acad. Sci. Fenn. A IV, 1968. Vol. 136. P. 1-23.