

**Расселение малой лесной мыши  
(*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811) и рыжей полевки  
(*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780)  
в условиях фрагментированного ландшафта**

О. В. ТОЛКАЧЕВ

Институт экологии растений и животных УрО РАН  
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202  
E-mail: olt@mail.ru

Статья поступила 24.03.2015

Принята к печати 30.03.2015

**АННОТАЦИЯ**

Миграционные процессы вместе с рождаемостью и смертностью определяют популяционную динамику. Основным типом передвижений мышевидных грызунов, происходящих за пределами индивидуальных участков, является дисперсия, которая до сих пор изучена недостаточно – неизвестны типичные и максимальные расстояния, на которые расселяются животные разных видов, и степень проницаемости некоторых элементов ландшафта.

Обнаружено, что дистанция расселения (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811) больше, чем у (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780). Установленная дальность дисперсии рыжей полевки (до 2 км) является наибольшей из известных для этого вида. Свойства территории оказывают значительное воздействие на ход расселения и пространственную структуру популяций. Барьерные элементы ландшафта, препятствуя дисперсии, могут вызывать повышение локальной плотности животных. Впервые описан эффект “ловушки для мигрантов”.

**Ключевые слова:** грызуны, расселение, дисперсия.

Процесс расселения животных считается основным способом взаимодействия их агломераций на сильно фрагментированных территориях и является предметом изучения для той части ландшафтной экологии, которая тесно связана с понятием метапопуляции, определяя наряду с рождаемостью и смертностью динамику локальных популяций [Mergiam et al., 1989]. Эта концепция разработана и хорошо применима в сфере паразитологии и борьбы с вредителями, где одна особь хозяина или четко ограниченный сельско-

хозяйственный участок является единичным местообитанием [Levins, 1969]. Будучи распространённой на все виды животных вообще [Hanski, Gilpin, 1991], теория столкнулась с проблемой практического выделения локальных популяций мелких млекопитающих в эмпирических исследованиях.

В современном виде это понятие определяется как “набор особей, взаимодействующих друг с другом с высокой вероятностью”, тогда как метапопуляция – “набор локальных популяций, которые взаимодействуют

посредством особей, двигающихся между локальными популяциями” [Hanski, Gilpin, 1991]. Таким образом, передвижения животных являются центральным элементом всей концепции, а конкретно дисперсия (расселение) должна обеспечивать функциональное единство метапопуляции. Интенсивность передвижений внутри локальных популяций должна быть выше, чем между ними, что подразумевает наличие какой-то степени изоляции. Ее выраженность обуславливается, с одной стороны, протяженностью и свойствами территории между группами особей, а с другой, дальностью дисперсии и способностью конкретного вида к преодолению тех или иных барьеров. Изучив передвижения между группировками животных, приуроченными к различным местообитаниям или их частям, можно получить основания для выделения локальных популяций.

Мелкие млекопитающие, в особенности мышевидные грызуны, являются традиционным объектом экологических исследований. Тем не менее процесс расселения у этой группы изучен недостаточно. До сих пор не известны ни типичные, ни максимальные дистанции дисперсии для каждого из видов. Кроме того, существуют только весьма смутные представления о способностях мышевидных грызунов к преодолению различных ландшафтных препятствий. Заметные усилия предпринимаются только в изучении барьерной функции дорог в рамках научно-практического направления “road ecology” [Forman, 1998; Coffin, 2007], но даже на этом направлении до полной ясности еще далеко. В частности, существуют диаметрально противоположные оценки барьерного эффекта автомобильных дорог для мелких млекопитающих. В одних случаях удается показать, что даже грунтовые дороги могут служить препятствием для зверьков [Bakowski, Kozakiewicz, 1988; Merriam et al., 1989], а в других (иногда в рамках одного и того же исследования), напротив, что пересечение дорог может не вызывать у мелких млекопитающих каких-либо заметных затруднений [Wilkins, 1982; Bakowski, Kozakiewicz, 1988; Merriam et al., 1989; Григоркина, Оленев, 2013].

В связи с указанными проблемами локальная популяция у мелких млекопитающих на

практике обычно отождествляется с населением относительно обособленного местообитания без непосредственной оценки степени изоляции, только на основе опыта и интуиции исследователя [Apeldoorn et al., 1992].

Очевидно, что для обоснованного практического выделения локальных популяций и более полного понимания процессов, определяющих динамику численности, необходимы детальные знания о миграционной активности каждого из видов мелких млекопитающих с учетом свойств конкретных ландшафтов.

Цель данной работы – изучение дисперсии наиболее массовых на исследуемой территории видов грызунов, обитающих в условиях фрагментированной среды. Для этого планировалось, прежде всего, определить дистанции расселения зверьков и оценить их способности к преодолению некоторых типов ландшафтных препятствий.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в июне–июле 2014 г. в Юго-Западном лесопарке г. Екатеринбурга, Россия. Для получения данных о передвижениях грызунов использовали методику массового мечения тетрациклином [Crier, 1970] в варианте, предложенном Г. А. Клевезаль и М. В. Миной [1980], с некоторыми изменениями. На опытной площадке размером 120 × 120 м, расположенной в массиве смешанного леса с преобладанием сосны (координаты площадки: 56°47,720' с. ш., 60°33,013' в. д.), раскладывали приманку с гидрохлоридом тетрациклина. Для приготовления приманки использовали ржаной хлеб, порезанный кубиками со стороной ~1 см, который смешивали с нерафинированным подсолнечным маслом и порошком гидрохлорида тетрациклина. Концентрация антибиотика в приманке составляла 833 мг/кг. Поэтому для достижения LD<sub>50</sub> (от 2130 мг/кг [English et al., 1954] до >3000 мг/кг массы тела [Cunningham et al., 1954]) особи обычного в данном местообитании вида – малой лесной мыши (*S. uralensis* Pallas, 1811) – при собственном весе 20 г пришлось бы съесть 51,1 г приманки, т. е. в 2,5 раза больше массы собственного тела.

По сравнению с оригинальной методикой [Клевезаль, Мина, 1980] внесено важное из-



Рис. 1. Схема экспериментальной площадки.

I – асфальтированные дороги; II – грунтовые дороги; III – учетные линии (в скобках – дистанция до площадки мечения); IV – площадка мечения; V – городская застройка высокой плотности; VI – городская застройка низкой плотности; VII – лес; VIII – ландшафтный коридор

менение – с целью повышения полноты мечения раскладку приманки повторяли каждые трое суток в течение трех недель (всего 7 туров), избегая по возможности дождливой погоды. В каждом туре использовали по 6 кг приманки, стараясь распределять ее равномерно по всей площади участка в виде сети с пятиметровыми ячейками. Регулярное повторение мечения должно способствовать более полному учету мигрантов всех типов, в особенности животных-транзиентов.

Отлов грызунов начали 7 июля, через 21 день с первого тура мечения и через двое суток на третьи после седьмого тура. Животных отлавливали с помощью давилок, выставляемых в линии по 25 шт. в каждой с пятиметровыми интервалами. Изъятие грызунов проводили на 13 участках, удаленных на разное расстояние в разных направлениях от площадки мечения, а также на самой площадке (рис. 1). Расположение учетных

линий на местности определяли с помощью систем позиционирования GPS/ГЛОНАСС с погрешностью  $\pm 20$  м. Дистанция между границами площадки мечения и ловушко-линиями варьировала от 150 до 3000 м по прямой (см. линии 6 и 13 соответственно на рис. 1). Орудия лова экспонировали в течение пяти суток с ежедневной проверкой и сменой приманки, которую готовили так же, как и для мечения, но без тетрациклина. Общий объем промыслового усилия составил 1750 ловушко-суток. Площадь, охваченная исследованием – 5 км<sup>2</sup>.

В ходе камеральной обработки краниального материала у каждой особи извлекали верхний резец для получения его аншлифа с помощью точильного камня. Образцы просматривали в ультрафиолетовом свете при помощи осветителя ОЛД-41 и бинокля МБС-1.

Статистическую обработку проводили в программном пакете STATISTICA 8.0 (©StatSoft

Inc.). Для сравнения предварительно рассчитанных теоретических и эмпирических частот поимок меченых особей на различных дистанциях от опытной площадки использовали коэффициент корреляции  $r$  (STATISTICA, модуль “Multiple Regression”). Значимость совместного воздействия дистанции и пространственных ограничений на распределение зверьков с меткой по учетным линиям проверяли с помощью логит-регрессионного анализа (STATISTICA, модуль “Nonlinear Estimation”). Относительный вклад этих факторов оценивали, используя информационный критерий Акаике (STATISTICA, модуль “Generalized Linear/Nonlinear models”).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе исследования отловлено 394 грызуна пяти видов: малая лесная мышь (*Sylvae-mus uralensis* Pallas, 1811), рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780), полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771), обыкновенная полевка (*Microtus arvalis* Pallas, 1778) и полевка-экономка (*Microtus oeconomus* Pallas, 1776). Из них 84 особи (21 %) оказались помеченными (табл. 1). Все зверьки, отловленные на опытной площадке, где мы раскладывали приманку (см. линия 4 на рис. 1),

имели тетрациклиновую метку. Высокую полноту мечения при использовании тетрациклина отмечали и другие исследователи [Клевезаль, Мина, 1980; Григоркина, Оленев, 2013]. Поэтому у нас нет никаких оснований предполагать наличие какой-либо избирательности при мечении животных, по крайней мере, для двух встречающихся на площадке видов грызунов – малой лесной мыши и рыжей полевки.

Поскольку и при мечении, и в отлове использовался один и тот же тип приманки, мы видим сходное соотношение видов в общей массе отловленных грызунов и в группе помеченных – рыжая полевка преобладает над малой лесной мышью и по общей численности, и по количеству помеченных зверьков (см. табл. 1). Таким образом, используемый нами вариант массового мечения является не избирательным по отношению к примененному стандартному зоологическому методу отлова ловушко-линиями.

За пределами площадки мечения, помимо двух вышеупомянутых видов, в отловах также представлены полевые мыши, обыкновенные полевки и полевки-экономки, среди которых помеченных не оказалось (см. табл. 1).

В местообитании, где проводилось исследование, и серые полевки, и полевые мыши

Т а б л и ц а 1

Число грызунов разных видов, отловленных на различных дистанциях от площадки мечения

Номер линии	Дистанция, м	<i>S. uralensis</i>	<i>C. glareolus</i>	<i>A. agrarius</i>	<i>M. arvalis</i>	<i>M. oeconomus</i>	Всего грызунов на линии
4	0	13 (13)*	22 (22)	0	0	0	35 (35)
6	150	0	18 (6)	0	1	0	19 (6)
5	430	3	17 (3)	0	0	0	20 (3)
12	430	4	21	0	0	0	25
1	1100	16 (4)	18 (6)	0	1	2	37 (10)
3	1100	26	8 (3)	0	0	0	34 (3)
2	1200	13	10 (2)	1	1	0	25 (2)
7	1200	9	17 (2)	0	0	0	26 (2)
10	1400	2	24 (2)	7	4	0	37 (2)
8	1440	19 (4)	8 (1)	0	0	0	27 (5)
9	1620	12	16 (1)	2	0	0	30 (1)
11	2030	13 (4)	15 (3)	0	1	2	31 (7)
14	2500	12 (3)	6	0	0	0	18 (3)
13	3000	17 (5)	4	9	0	0	30 (5)
Всего		159 (33)	204 (51)	19	8	4	394 (84)

\* В скобках – количество животных с меткой.

малочисленны (3 и 4,8 % в сообществе грызунов в год исследования соответственно). На площадке мечения (линия 4) за четыре года работы (включая два из них, когда тетрациклин еще не использовался) не отловлено ни одного зверька этих видов. Поэтому отсутствие животных с меткой среди серых полевок и полевых мышей, вероятно, связано исключительно с тем, что их изначально не оказалось на площадке мечения или их численность была крайне мала. В связи с этим дальнейший анализ проводился на примере только двух видов – *S. uralensis* и *C. glareolus*.

За пределами опытной площадки помеченные грызуны отловлены на всех дистанциях и во всех точках, за исключением ловушко-линии 12 (см. табл. 1, рис. 1). Наибольший процент меченных (32 %) обнаружен в ближайшей к месту мечения точке (см. линия 6 на рис. 1). Все помеченные зверьки, отловленные на этой линии, принадлежали виду *C. glareolus*. Небольшая дистанция (150 м) позволяет предположить, что животные с тетрациклиновой меткой могли оказаться здесь как в результате процесса расселения, так и в связи с квази-дисперсией [Animal dispersal..., 1992]. Типичная площадь индивидуального участка рыжей полевки обычно составляет около половины гектара (примерно  $70,5 \times 70,5$  м) [Никитина, 1980]. Не исключено, что рыжие полевки, чьи участки лежали между площадкой мечения и линией 6 и имели вытянутую в соответствующем направлении форму, могли побывать в обеих точках, не выходя за пределы индивидуальной территории. Примеры таких лентовидных участков известны [Жарулин и др., 1976; Krohne, Hoch, 1999]. Кроме того, относительно высокая доля меченых грызунов на дистанции 150 м может быть связана с периодическими выходами животных за пределы зоны ежедневной активности с последующим возвратом – так называемые “экскурсии”, “странствия”, “дальние рекогносцировки”, “рекогносцировочные перемещения” или “рекогносцировочные экскурсии” [Burt, 1943; Madison, 1985; Большаков, Баженов, 1988; Щипанов, Купцов, 2004]. По данным радиотрекинга, расстояние, типичное для таких передвижений, сопоставимо с линейным размером индивидуального участка [Madison, 1985].

Минимальная доля зверьков с меткой в тех случаях, когда помеченные животные отловлены, зафиксирована на линии 9 (3 %, см. рис. 1, табл. 1). При этом данная точка не являлась наиболее удаленной от опытной площадки (1620 м). В выборках с самых больших дистанций (линии 14 и 13; 2,5 и 3 км соответственно) процент меченых грызунов оказался одинаковым – 17 %.

В целом среди зверьков, отловленных вне площадки, 14 % *S. uralensis* и 16 % *C. glareolus* имели тетрациклиновую метку. Иначе говоря, через участок площадью  $0,014 \text{ км}^2$  примерно за месяц так или иначе проходят 14–16 % грызунов (включая как родившихся здесь животных, так и транзитных), обитающих на площади около  $5 \text{ км}^2$ . Сходные результаты, указывающие на высокую подвижность населения мелких млекопитающих, получены и другими исследователями [Большаков, Баженов, 1988; Григоркина, Оленев, 2013].

Принято считать, что расселение мышевидных грызунов продолжается до нахождения зверьком первого свободного участка в пригодном для жизни месте [Anderson, 1989]. Поэтому в однородном местообитании должна наблюдаться диффузная картина расселения, и в случае применения любой методики мечения вероятность обнаружения зверьков с меткой будет уменьшаться по мере удаления от места мечения, на что неоднократно указывали исследователи [Никитина, 1980; Григоркина, Оленев, 2013].

Для формального представления зависимости между шансом поймать меченного зверька и расстоянием от опытной площадки мы построили вероятностную кривую, в основе которой лежит предположение о случайном распределении расселяющихся особей по территории, охваченной исследованием.

Зону действия ловушко-линии можно условно представить в виде окружности с диаметром, равным длине линии (окружность 1 на рис. 2). Данная окружность вписана в другую, большего диаметра с центром на площадке мечения (см. окружность 2 на рис. 2). Большая окружность очерчивает условную границу территории, где могут находиться зверьки при том или ином расстоянии между площадкой мечения и учетной линией. Доля малого круга, имеющего неизменный радиус ( $r = \text{const}$ ), в площади большого (с

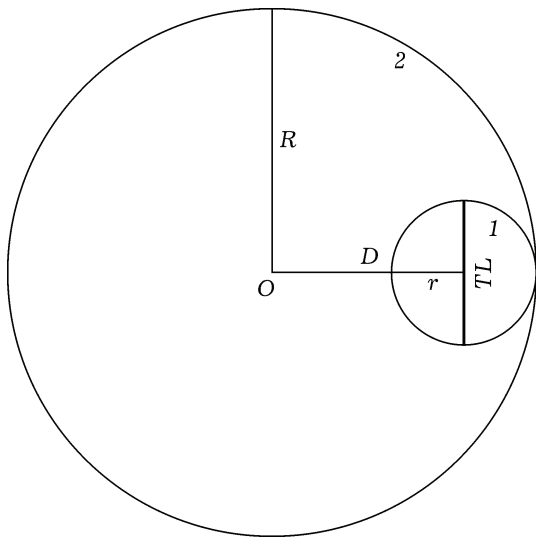


Рис. 2. Принципиальная схема для вычисления теоретической вероятности обнаружения меченых зверьков на определенном расстоянии от опытной площадки.

$O$  – точка на границе опытной площадки;  $1$  – окружность радиусом  $r$ , очерчивающая “область действия” ловушко-линии  $TL$ ;  $2$  – окружность радиусом  $R$ , показывающая пределы охватываемой исследованием территории при расстоянии между точками мечения и отлова, равном  $D$

переменным радиусом  $R$ ) отражает вероятность того, что грызун окажется в зоне действия ловушко-линии определенной длины ( $TL$ ) на данном расстоянии ( $D$ ) от площадки мечения при условии, что направление расселения случайно, а дистанция не превышает  $R$ . Итоговая формула выглядит следующим образом:

$$P = (\pi(TL/2)^2)/\pi(D + TL/2)^2,$$

где  $P$  – вероятность обнаружения меченого зверька на расстоянии  $D$  от площадки мечения;  $\pi$  – число пи.

Таким способом рассчитаны вероятности для дистанций от 150 до 3000 м с шагом 10 при длине ловушко-линии 120 м. Полученная вероятностная кривая служила для обоих рассматриваемых видов нулевой гипотезой, в соответствии с которой вероятность обнаружения меченых грызунов должна быстро падать по мере увеличения расстояния от опытной площадки (рис. 3). Какой бы ни оказалась точная форма рассматриваемой зависимости, ясно, что шансы обнаружения меченых зверьков на больших расстояниях от места мечения крайне малы. Нам тем не ме-

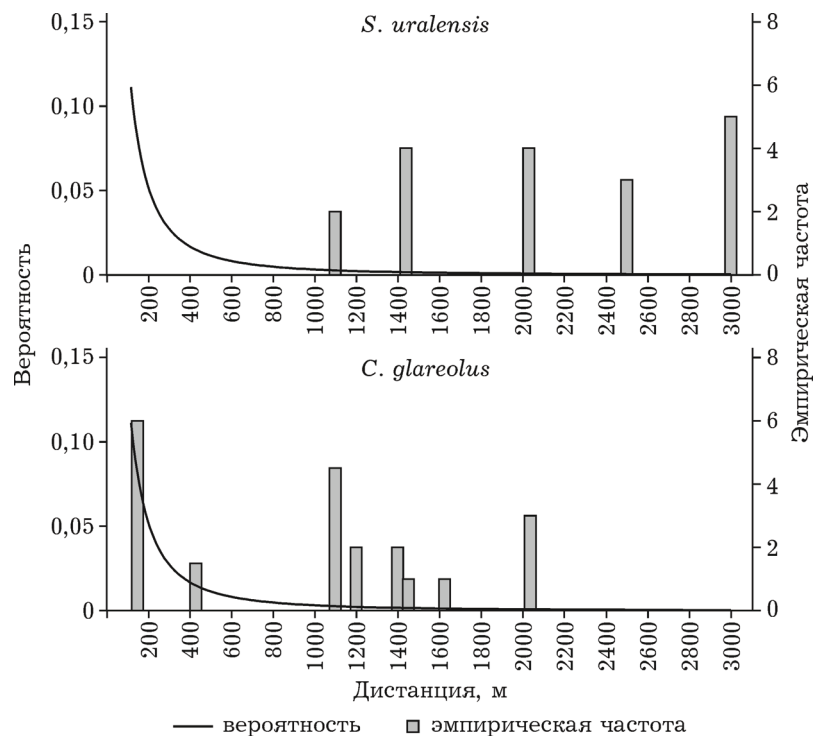


Рис. 3. Теоретическая вероятность и эмпирические частоты обнаружения меченых зверьков двух видов на различных дистанциях от площадки мечения. Данные по частотам на учетных линиях, располагавшихся на одинаковом расстоянии от площадки, усреднены

Ожидаемые и наблюдаемые частоты поимок меченых животных на различных учетных линиях

Номер линии	Дистанция, м	<i>S. uralensis</i>		<i>C. glareolus</i>	
		$n_{\text{теор}}$	$n_{\text{эмп}}$	$n_{\text{теор}}$	$n_{\text{эмп}}$
6	150	12,77	0	18,52	6
5	430	2,35	0	3,40	3
12	430	2,35	0	3,40	0
1	1100	0,42	4	0,61	6
3	1100	0,42	0	0,61	3
2	1200	0,35	0	0,51	2
7	1200	0,35	0	0,51	2
10	1400	0,26	0	0,38	2
8	1440	0,25	4	0,36	1
9	1620	0,20	0	0,29	1
11	2030	0,13	4	0,19	3
14	2500	0,09	3	0,12	0
13	3000	0,06	5	0,09	0
Всего		20	20	29	29

П р и м е ч а н и е.  $n_{\text{теор}}$ ,  $n_{\text{эмп}}$  – теоретическая и эмпирическая частоты соответственно.

нее удалось отловить животных с меткой в значительном количестве далеко за пределами опытной площадки. Поэтому реальное число грызунов, расселявшихся с площадки или прошедших через нее, по-видимому, многократно превышает фактически обнаруженное нами.

Аппроксимация зоны действия ловушко-линии окружностью (см. окружность 1 на рис. 2), конечно, является только условностью. Реальные форма и размер облавливаемой ловушко-линией территории могут значительно отличаться от предложенных здесь [Andrzejewski, Vabiska-Werka, 1986]. Тем не менее общая закономерность, выражающаяся в быстром снижении вероятности отлова меченых зверьков по мере увеличения дистанции, должна сохраняться.

Сравнив расчетную кривую с распределением эмпирических частот по дистанциям, не трудно заметить, что в распределении зверьков с меткой по ловушко-линиям отсутствует сколько-нибудь заметная связь с дистанцией и вероятностной кривой. Для статистического сравнения ожидаемого и реального распределения поимок меченых зверьков по расстоянию от площадки мечения использовали регрессионный анализ. Для этого на основании вероятностей, рассчитанных по формуле, приведенной выше, вычисле-

ны ожидаемые частоты поимок меченых *S. uralensis* и *C. glareolus* на разных учетных линиях в зависимости от дистанции до площадки мечения (табл. 2).

Коэффициент корреляции теоретических и эмпирических частот оказался незначительным по величине и незначимым для каждого из двух видов грызунов (*S. uralensis*:  $r = -0,31$  при  $P = 0,295$ ; *C. glareolus*:  $r = 0,55$  при  $P = 0,053$ ).

Отсутствие корреляции между теоретически ожидаемым и реальным распределением меченых грызунов по охваченной исследованием территории свидетельствует о том, что оно практически не зависит от дистанции до площадки мечения. Таким образом, нулевая гипотеза, предполагавшая случайное распределение расселяющихся животных по площади, отвергнута. По-видимому, в нашем исследовании на результат дисперсии действовали иные факторы, помимо расстояния, влияние которого на вероятность поимки меченых животных все же невозможно отрицать по соображениям элементарной логики.

Причиной полученного результата может быть неоднородность рассматриваемой территории, которая выражается, с одной стороны, в различиях микроместообитаний по “качеству”, а с другой, в наличии ландшафтных элементов, которые могут влиять на передви-

жения мелких млекопитающих в процессе дисперсии. В соответствии с целью данного исследования, нас, прежде всего, интересует последний из указанных компонентов неоднородности, результаты воздействия которого мы попытаемся продемонстрировать ниже.

Лесной массив, где проводилось исследование, расположен в городской черте, поэтому он рассечен несколькими автомобильными дорогами, а большая часть его периметра контактирует с застройкой (см. рис. 1). Эти компоненты ландшафта должны оказывать какое-то влияние на миграционные процессы в населении мелких млекопитающих. Чтобы проверить это предположение, мы применили метод логистической регрессии. Каждая ловушко-линия представлялась в виде 125 бинарных переменных (в соответствии с числом отработанных ловушко-суток) с двумя значениями: меченый зверек отловлен / не отловлен. В качестве регрессоров в модель включили дистанцию и наличие или отсутствие пространственного ограничения. Линию относили к категории ограниченных, если по крайней мере с двух сторон в непосредственной близости от нее находилась асфальтированная дорога или плотная городская застройка, расположенные таким образом, чтобы создавать препятствие для зверьков, движущихся от площадки мечения (своеобразный угол, тупик). Всего в данную категорию определили четыре линии: 1, 13, 14 и 11. Последняя попала в эту группу, так как находится на выходе из узкого коридора, представляющего собой пустырь с остатками соснового леса, ограниченный по бокам городской застройкой (см. рис. 1). Этот коридор связывает участок леса, где расположена линия 11, с основным массивом леса и является наиболее вероятным путем для движения расселяющихся животных. Выражение “пространственное ограничение”, возможно, не вполне подходит для данного случая, однако специфические свойства окружающего ландшафта, несомненно, должны оказать значительное влияние на передвижения мелких млекопитающих в процессе дисперсии, что доказывается сравнительно большим количеством меченых животных на линии 11 (см. табл. 1).

В результате проведения логит-регрессионного анализа выяснили, что модель, включающая дистанцию и пространственное огра-

ничение, значима для обоих видов (*S. uralensis*:  $\chi^2 = 22,5$ ;  $df = 2$ ;  $p < 0,001$ ; *C. glareolus*:  $\chi^2 = 7,9$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0,02$ ). Таким образом, выявленное распределение меченых особей каждого из видов по учетным линиям может быть удовлетворительно объяснено совместным действием двух переменных – расстоянием от опытной площадки и наличием или отсутствием пространственных ограничений.

Для сравнения относительного вклада этих факторов использовали информационный критерий Акаике [Akaike, 1974]. Результаты представлены в табл. 3. В распределении меченых малых лесных мышей по линиям наиболее важным оказалось наличие или отсутствие пространственного ограничения, тогда как влияние одной только дистанции является наименьшим. Для рыжих полевок наиболее весомая модель включает оба предиктора, а вероятность объяснения с использованием только фактора пространственного ограничения минимальна.

Обнаруженные различия между видами по относительному вкладу дистанции и барьерных элементов ландшафта могут отражать свойственные им особенности процесса расселения. Поскольку на максимальных расстояниях от опытной площадки (2,5 и 3 км) среди меченых зверьков обнаружены только *S. uralensis*, можно предположить, что характерная дистанция дисперсии у малых лесных мышей больше, чем у рыжих полевок. Существующее представление о большей подвижности мышей по сравнению с полевыми связывают с их разной пищевой специализацией и доступностью предпочитаемых кормов [Никитина и др., 1977]. Это общепринятое мнение основано на исследованиях передвижений грызунов в масштабе индивидуальных участков и не должно автоматически распространяться на дисперсию, которая представляет собой совершенно другой тип территориальной активности. Однако полученные нами результаты дают основание для такой экстраполяции.

Вероятно, что типичная для *S. uralensis* дистанция дисперсии превышает максимально возможную по плану нашего эксперимента (3 км), поэтому мы не видим уменьшения количества меченых зверьков этого вида с расстоянием, но обнаруживаем их скопления перед значительными ландшафтными препят-



Результаты сравнения моделей с помощью информационного критерия Акаике

	К	AIC	$p$	$\Delta$ AIC	$w_i(\text{AIC})$
<i>S. uralensis</i>					
Пространственное ограничение	2	198,7268	<0,001		0,522744
Дистанция + пространственное ограничение	3	199,144	<0,001	0,417238	0,424314
Дистанция	2	203,3066	<0,001	4,579804	0,052942
<i>C. glareolus</i>					
Дистанция + пространственное ограничение	3	289,1207	0,020		0,518836
Дистанция	2	289,3899	0,018	0,269136	0,453511
Пространственное ограничение	2	294,9845	0,975	5,863762	0,027652

П р и м е ч а н и е.  $\Delta$  AIC – величина отличия данной модели от лучшей;  $w_i(\text{AIC})$  – относительный вес модели.

ствиями, даже на большом удалении от площадки. Это предположение имеет независимые подтверждения. А именно, максимальная известная дистанция передвижения малой лесной мыши достигает 9,3 км [Оленев, Григоркина, 2013], а рекорд для всей группы мышевидных грызунов – 14,7 км [Maier, 2002].

Наибольшая выявленная дистанция расселения рыжих полевок в нашем исследовании достигла 2 км, что вдвое превышает известное ранее значение [Большаков, Баженов, 1988]. На этом расстоянии отловлено сразу три меченых зверька данного вида (см. табл. 1), а значит достижение расселяющимися особями *C. glareolus* двухкилометровой отметки не является редким или исключительным случаем, и установлено достаточно надежно.

Отдельно следует остановиться на обнаруженных эффектах, связанных со спецификой конкретной территории. Поскольку исследование проводилось в городской черте, в пределах охваченной территории оказались несколько дорог. По нашим результатам, ни одна из них не является абсолютным препятствием для грызунов, но пересекают лесные виды открытое пространство неохотно, что и приводит к показанному выше эффекту скопления мигрирующих животных перед ландшафтными препятствиями.

Крайнее выражение это явление получило на учетной линии 1, которая расположена внутри дорожного кольца на участке леса площадью менее 0,05 км<sup>2</sup>, расчистенного просекой с тротуаром (ширина расчистенного пространства 30 м). Интенсивность автомобильного движения по кольцу составляет

около 4000 ам./ч в дневное время в будни. Кроме того, данный лесной участок посещается людьми настолько часто, что это сильно осложняет нашу работу. Тем не менее именно здесь мы зафиксировали наибольшую общую численность лесных, несинантропных мелких млекопитающих (41,6 на 100 л/с с учетом не рассматриваемых в данной работе землероек) и одно из наиболее высоких значений обилия грызунов (см. табл. 1). Объяснение такого сочетания фактов, на наш взгляд, связано с дисперсией, так как на линии 1 мы обнаружили больше всего меченых зверьков за пределами опытной площадки (см. табл. 1).

Известно, что дальность зрения мелких млекопитающих не превышает 20–30 м, но даже на этом расстоянии они способны различать только свет и тень и, оказываясь на открытой местности, чаще всего двигаются в направлении более темных объектов [Сергеев, 1973; Zollner, Lima, 1997]. Ширина расчищенного пространства дороги, проходящей между линиями 2 и 3, достигает 80 м и превышает дальность зрения мышевидных грызунов. В районе дорожного кольца и учетной линии 1 данный показатель снижается до 20 м. Вероятно, именно этот участок чаще всего выбирают мелкие млекопитающие для пересечения дороги. Попадая внутрь ограниченной территории, зверьки задерживаются там на некоторое время в поисках возможности для продолжения пути, не связанной с пересечением дороги. Тем временем другие мигранты продолжают прибывать. Вероятно, именно так объясняется высокая общая численность и большое количество меченых

зверьков на этом участке. Примеры более высокого обилия мелких млекопитающих в изолированных местообитаниях известны и обычно связываются с ограничением эмиграции животных, родившихся на этом же участке [Krohne, Hoch, 1999]. В нашем случае речь идет скорее о “ловушке для мигрантов”, так как более высокая численность мелких млекопитающих в рассматриваемом островном местообитании, по-видимому, связана с агрегацией транзитивов, родившихся в других местах. Вероятно, значительная часть животных, попавших внутрь дорожного кольца, все же покидает его, что частично доказывается наличием меченых грызунов на линиях 2 и 14, наиболее вероятный маршрут к которым проходит через линию 1.

Еще одним специфическим эффектом территории, где проводилось исследование, является выявленный “коридор” между линиями 10 и 11 (см. рис. 1), представляющий собой яркий пример ландшафтного кондуита [Corridor ecology..., 2006] и имеющий непосредственное отношение к широко обсуждаемой проблеме соотношения функциональной связности группировок животных и ландшафтной связанности (connectivity vs. connectedness [Goodwin, 2003]). В нашем случае значительная часть коридора представлена биотопом, отличным от основного (пустырь вместо леса), и кроме того, он пересекается двумя дорогами – грунтовой и асфальтированной. Тем не менее помеченные зверьки попадают с его помощью в район линии 11, поэтому мы можем констатировать значительный уровень функциональной связности при низком уровне ландшафтной связанности.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе исследования обнаружены различия по паттернам расселения между рыжей полевкой и малой лесной мышью. Типичная дистанция дисперсии *C. glareolus* лежит в пределах 3000 м, тогда как у *S. uralensis* этот показатель выше. Установленная дальность расселения рыжей полевки (2 км) стала наибольшей из известных для данного вида.

Показано, что автомобильные дороги могут затруднять передвижения грызунов, но ни в одном из рассмотренных случаев, они не

являлись непреодолимой преградой. Большое количество расселяющихся зверьков в сочетании с их способностями к пересечению ландшафтных барьеров, имеющихся на рассматриваемой территории, препятствует формированию демографически отдельных группировок особей. Поэтому, несмотря на видимую раздробленность ландшафта, население каждого из видов *C. glareolus* и *S. uralensis*, по-видимому, представлено единой популяцией на всей площади, достигающей 5 км<sup>2</sup>.

Наличие барьерных элементов ландшафта, даже частично препятствующих перемещениям грызунов, может вызывать повышение локальной плотности их населения за счет скапливания мигрантов перед препятствиями или в ландшафтных кондуитах. Выводы о свойствах участка местообитания, сделанные на основе оценок локального обилия грызунов без учета их миграционной активности, могут быть ошибочными.

Таким образом, особенности территории, несомненно, оказывают значительное влияние на ход дисперсии грызунов, которая имеет и видоспецифичные особенности. Полученные результаты могут содействовать выработке практических подходов к выделению локальных популяций мелких млекопитающих.

### ЛИТЕРАТУРА

- Большаков В. Н., Баженов А. В. Радионуклидные методы мечения в популяционной экологии млекопитающих. М.: Наука, 1988. 158 с.
- Григоркина Е. Б., Оленев Г. В. Миграции грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа (радиобиологический аспект) // Радиационная биология. Радиэкология. 2013. Т. 53, № 1. С. 76–83.
- Карулин Б. Е., Никитина Н. А., Хляп Л. А., Литвин В. Ю., Охотский Ю. В., Альбов С. А., Сушкин Н. Д., Павловский Ю. С. Суточная активность и использование территории лесной мышью (*Apodemus sylvaticus*) по наблюдениям за зверьками, мечеными <sup>60</sup>Со // Зоол. журн. 1976. Т. 55, № 1. С. 112–120.
- Клевезаль Г. А., Мина М. В. Методика группового мечения грызунов с помощью тетрациклина и возможности ее использования в экологических исследованиях // Там же. 1980. Т. 59, № 6. С. 936–941.
- Никитина Н. А. Рыжие полевки // Итоги мечения млекопитающих. М.: Наука, 1980. С. 189–219.
- Никитина Н. А., Карулин Б. Е., Литвин В. Ю., Хляп Л. А., Альбов С. А., Сушкин Н. Д., Охотский Ю. В. О размерах суточной территории и вероятном характере строения индивидуальных участков у некоторых видов грызунов // Зоол. журн. 1977. Т. 56, № 12. С. 1860–1869.

- Сергеев В. Е. Особенности ориентации землероек на воде // Экология. 1973. № 6. С. 87–90.
- Щипанов Н. А., Купцов А. В. Нерезидентность у мелких млекопитающих и ее роль в функционировании популяции // Успехи совр. биологии. 2004. Т. 124, № 1. С. 28–43.
- Akaike H. A new look at the statistical model identification // IEEE Transactions on Automatic Control. 1974. Vol. 19, N 6. P. 716–723.
- Anderson P. K. Dispersal in rodents: a resident fitness hypothesis // Special publication N 9. The American society of mammalogists. 1989. 141 p.
- Andrzejewski R., Babinska-Werka J. Bank Vole Populations: Are their Densities Really High and Individual Home Range Small? // Acta theriologica. 1986. Vol. 31, N 30. P. 409–422.
- Animal dispersal: small mammals as a model / Eds. N. Chr. Stenseth, W. Z. Lidicker, Jr. Springer Science+Business Media Dordrecht, 1992. 365 p.
- Apeldoorn R. C., Oostenbrink W. T., Winden A., Zee F. F. Effects of habitat fragmentation on the bank vole, *Clethrionomys glareolus*, in an agricultural landscape // Oikos. 1992. Vol. 65, N 2. P. 265–274.
- Bakowski C., Kozakiewicz M. The effect of forest road on bank vole and yellow-necked mouse populations // Acta theriologica. 1988. Vol. 33, N 25. P. 345–353.
- Burt W. H. Territoriality and home range concepts as applied to mammals // J. Mammalogy. 1943. Vol. 24, N 3. P. 346–352.
- Coffin A. W. From roadkill to road ecology: A review of the ecological effects of roads // J. Transport Geography. 2007. Vol. 15. P. 396–406.
- Corridor ecology. The science and practice of linking landscapes for biodiversity conservation / eds. J. A. Hilty, W. Z. Lidicker Jr., M. Adina Merenlender. Washington; Covelo: London: Island press, 2006. 324 p.
- Crier J. K. Tetracyclines as a fluorescent marker in bones and teeth of rodents // The Journ. of Wildlife Management. 1970. Vol. 34, N 4. P. 829–834.
- Cunningham R. W., Hines L. R., Stokey E. H., Vessey R. E., Yuda N. N. Pharmacology of Tetracycline // Antibiotics annual 1953–1954. 1954. P. 63–69.
- English A. R., P'an S. Y., McBride T. J., Gardocki J. F., Halsema G. V., Wright W. A. Tetracycline – Microbiologic, Pharmacologic, and Clinical Evaluation // Ibid. 1954. P. 70–80.
- Forman R. T. Road ecology: A solution for the giant embracing us // Landscape Ecology. 1998. Vol. 13, N 4. P. iii–v.
- Goodwin B. J. Is landscape connectivity a dependent or independent variable? // Ibid. 2003. Vol. 18, N 7. P. 687–699.
- Hanski I., Gilpin M. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain // Biol. Journ. Linnean Soc. 1991. Vol. 42. P. 3–16.
- Krohne D. T., Hoch G. A. Demography of *Peromyscus leucopus* populations on habitat patches: the role of dispersal // Can. Journ. Zool. 1999. Vol. 77. P. 1247–1253.
- Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control // Bull. Entomol. Soc. Am. 1969. Vol. 15. P. 237–240.
- Madison D. M. Activity rhythms and spacing // Biology of New World *Microtus*. Special publication. N 8: The American society of mammalogists. 1985. P. 373–419.
- Maier T. J. Long-distance movements by female White-footed Mice, *Peromyscus leucopus*, in extensive mixed-wood forest // Canadian Field-Naturalist. 2002. Vol. 116, N 1. P. 108–111.
- Merriam G., Kozakiewicz M., Tsuchiya E., Hawley K. Barriers as boundaries for metapopulations and demes of *Peromyscus leucopus* in farm landscapes // Landscape Ecology. 1989. Vol. 2, N 4. P. 227–235.
- Wilkins K. T. Highways as barriers to rodent dispersal // The Southwestern Naturalist. 1982. Vol. 27, N 4. P. 459–460.
- Zollner P. A., Lima S. L. Landscape-level perceptual abilities in white-footed mice: perceptual range and the detection of forested habitat // Oikos. 1997. Vol. 80. P. 51–60.

## **Dispersal of Pygmy Wood Mouse (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811) and Bank Vole (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) in a Fragmented Landscape**

O. V. TOLKACHEV

*Institute of Plant and Animal Ecology, UB RAS  
620144, Yekaterinburg, 8 Marta str., 202  
E-mail: olt@mail.ru*

Migration processes, as well as birth and death rate determine the population dynamics. The main type of migration for rodents is dispersal which has not been studied thoroughly. The typical and maximum distances of species dispersal and permeability of some landscape elements are yet to be found out. The aim of this study was to investigate the dispersal of two most abundant rodent species using a specifically modified method of non-selective marking.

It was found out that dispersal distance of a pygmy wood mouse (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811) is larger than that of a bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780). The determined dispersal distance of the bank vole (up to 2 km) proved the longest for this species. Dispersal process and spatial structure of rodent populations were greatly affected by the territory characteristics. Barrier landscape elements that impede the dispersal, can increase the animals' local density. The "migrant trap" effect was described for the first time.

**Key words:** rodents, dispersal, long-distance migration.