

УДК 591.52

ВЛИЯНИЕ ЛОКАЛЬНОГО ИСТРЕБЛЕНИЯ НА НАСЕЛЕНИЕ И СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦИЙ ГРЫЗУНОВ ЛЕСНЫХ БИОЦЕНОЗОВ

*В. Н. Большаков, В. Н. Бойков, Ф. И. Бойкова, Н. С. Гашев,
Н. Г. Евдокимов, Л. П. Шарова*

Исследования, проведенные на Ямале, в Ильменском заповеднике, Башкирской АССР и в Оренбургской области, свидетельствуют о том, что локальное истребление части популяции мелких грызунов лесных биоценозов не приводит к существенным изменениям в ее структуре. На границах ареала вида неизбирательная элиминация может оказывать на популяцию направленное действие, ведя к определенным изменениям в половой и возрастной структуре.

Изучение изменений структуры популяций животных, происходящих при неизбирательной элиминации, относится к важнейшим вопросам современной популяционной экологии.

Целью настоящей работы было исследование тех возможных изменений в популяциях мелких млекопитающих лесных биоценозов, которые возникают при локальном истреблении части популяции (создание «экологического вакуума»). Наряду с теоретическим, подобные исследования имеют и несомненный практический интерес, так как борьба с грызунами в лесных биоценозах в настоящее время ведется почти исключительно на ограниченных площадях.

Работа проводилась в 1971—1972 гг. в различных районах Урала (низовья р. Оби, Челябинская область, Башкирская АССР, Оренбургская область) по общей схеме. На экспериментальном участке проводили отлов грызунов давилками, близкий к абсолютному, после чего вели наблюдения за его заселением (отлов давилками и живоловками). В те же сроки на контрольных участках, равнозначных экспериментальному, по структуре растительности, рельефу и т. д., брали пробы. Однако в каждом районе, исходя из биологических особенностей обитающих здесь видов грызунов и различий биотопов, методика несколько варьировала.

На Ямале исследования проводились в низовьях р. Полуя (правый приток Оби), в 25 км южнее Полярного круга.

В припойменном и островном лесу было выделено 7 участков, каждый площадью около 1 га. Основной экспериментальный участок, на котором производился отлов грызунов в течение всего лета (с 17 июня по 19 сентября 1972 г.), представлял собой узкую полосу леса (береза, лиственница, ель), протянувшуюся вдоль Б. Гепнюрского сора (левый берег Полуя). Участок с одной стороны вплотную подходит к сору, с другой — отделен от лесных массивов большим участком тундры. Только в одном месте тундру пересекала цепь мелких озер, окаймленных частыми кустами ивы и редкими лиственницами и березами. Вдоль этой полосы и шел основной поток расселяющихся грызунов. Контрольные участки были расположены в основном на противоположной стороне сора, в островных лесах.

Для уничтожения грызунов на экспериментальном участке было выставлено две линии давилок «Геро» (500 шт.); расстояние между давилками 3 м. Давилки стояли на участке в течение всего периода рабо-

ты, их ежедневно проверяли и регулярно меняли приманку. Позднее, с начала расселения молодых в середине июля, было выставлено еще две линии давилок, оконтуривающих этот участок.

Всего за сезон работы добыто 239 красных полевков, 1 полевка-экономка и 4 землеройки.

В горных районах Южного Урала (гора Кукшик, Башкирская АССР) были выбраны участки каменистых россыпей, спускающихся языками по склонам хребтов. Доминантом таких биотопов является красно-серая полевка. Четкая приуроченность этого вида к россыпям и отсутствие его в прилегающих участках леса (Большаков, 1968) определили заселение экспериментального участка полевками только в одном направлении — вдоль по россыпи. На экспериментальном участке площадью 0,5 га в мае, июне и сентябре 1971 г. проведены выловы; одновременно в июне и сентябре животных отлавливали на контрольных участках. Методика расстановки давилок сходна с предыдущей. На экспериментальном участке отловлено 230, на контрольном — 94 особи.

В Ильменском госзаповеднике им. В. И. Ленина основной объем работ выполнен на стационаре площадью 11,83 га с наиболее типичными для заповедника биотопами (80,8% площади покрыто лесом, 19,2% — приходится на луга и кустарники). В качестве контрольного использовался участок площадью 2,15 га. На экспериментальном стационарном участке заложено 10 ловчих линий по 100 давилок и 11 живоловок в каждой. Интервал между давилками 3 м, между линиями — 35 м; 9 линий расположены параллельно, одна — перпендикулярно им (в начале линий). На стационаре в 1971 г. животных отлавливали ежедневно со 2 июня по 22 августа и с 6 по 16 октября; с 8 по 16 октября обловлен контрольный участок. В 1972 г. зверьков отлавливали в течение 3—4 суток в начале каждого месяца с мая по октябрь. Проводился также многократный отлов живоловками; пойманных зверьков метили отрезанием пальцев. Контрольный участок обрабатывался в мае и октябре. Всего отловлено 2347 животных.

В Оренбургской области эксперимент проводился на границе ареала рыжей полевки. Были использованы два изолированных участка, представляющих собой широколиственные колки (дуб, береза, осина, липа, черемуха), отделенные друг от друга остепненным участком шириной 70—80 м. Площадь экспериментального участка 0,5—0,6 га, контрольного — около 2 га.

В июне на экспериментальном участке было поставлено линиями 300 давилок и в течение 2 недель проведен полный отлов (в течение 5 дней после отлова грызуны в давилки не попадались). На контрольном производился частичный отлов и мечение животных, пойманных живоловками. В октябре на экспериментальном участке также был произведен полный вылов, а на контрольном — частичный. За время летнего и осеннего отловов было добыто 374 зверька (на экспериментальном участке 176, на контрольном — 198).

Наши исследования на каменистых россыпях гор Южного Урала показали, что в течение недели происходит вылов грызунов и насекомых, близкий к абсолютному, особенно до начала расселения молодых животных. Польские зоологи (Анджеевски, Вроцлавек, 1962) установили, что при подобной методике вылавливается около 95% особей, оседлых на участке.

В мае основу населения мелких млекопитающих экспериментального участка на горе Кукшик составляли красно-серые полевки (59,6% от общего числа выловленных особей) и землеройки (38,3%); 2,1% приходился на рыжих полевков. Выловы не привели к заметному сдвигу в

видовой структуре населения каменистых россыпей. Так, в июле процентное соотношение видов на экспериментальном участке выглядело следующим образом: красно-серые полевки — 43%, землеройки — 39%, рыжие полевки — 17%, другие виды грызунов — 1%, на контрольном участке соответственно 46, 40, 13, 1%; в сентябре — 49, 21, 11, 19% и 46, 26, 13, 15%. Локальное разреживание популяции не вызвало изменений в возрастной и половой структуре доминирующего вида россыпей — красно-серой полевки. В мае все отловленные особи этого вида представлены перезимовавшими животными. В июле на экспериментальном участке полевки текущего года рождения составляли 92,1%, на контрольном — 92,3% (возрастные группы выделены по степени развития корней зубов). В сентябре на обоих участках все отловленные зверьки являлись молодыми животными весенней и летней генераций. Соотношение полов во всех отловах близко 1:1. Не установлено отличие и в плодовитости самок на обоих участках.

Таким образом, локальное разреживание популяции на небольшом участке не привело к заметным сдвигам в ее структуре на этой территории.

Детально явления, которые происходят при образовании «вакуума», последовательность и сроки его заполнения были прослежены в Ильменском заповеднике. На стационарном участке доминирующими видами являются пашенная (30% от общего числа отловленных зверьков) и рыжая (22%) полевки. Интенсивный отлов давилками не привел к существенному снижению грызунов на участке. Представление о числе пойманных зверьков и видовом их соотношении в отдельные месяцы 1971 г. дает рис. 1. Меньше всего поймано зверьков всех видов в июне. Несмотря на продолжающийся отлов, численность рыжих полевок от июня к октябрю продолжала увеличиваться. После подъема в июле и некоторого спада в августе возросло к осени и число пойманных пашенных полевок. Подток животных на стационар в период работы оказался настолько мощным, что с избытком компенсировал изымаемую часть животных. Кроме расселяющегося молодняка (у пашенной полевки к концу июля он составлял уже 95% пойманных сеголеток), в немалой степени способствовало этому и массовое перемещение взрослых животных, вызванное обилием осадков в июле. Мечение позволило установить, что мигрантов на стационаре во все периоды работы оказывается значительно больше, нежели оседлых зверьков (свыше 74%). Постоянно перемещаясь, они «пронизывают» территорию во всех направлениях. Ю. М. Ралль (1936) называет это нормальной миграцией.

Р. Анджеевски и Х. Вроцлавек (1962) при изучении заселения грызунами обловленного участка отмечали, что процесс заполнения «пустоты» происходит не за счет зверьков, оседлых на периферии участка, а за счет мигрирующих особей. Нами установлено, что пашенные полевки менее подвижны, чем рыжие, «индивидуальные» участки которых обширнее, а преодолеваемые расстояния больше. Выше у них и скорость перемещения. Максимальная скорость удаления пашенной полевки от

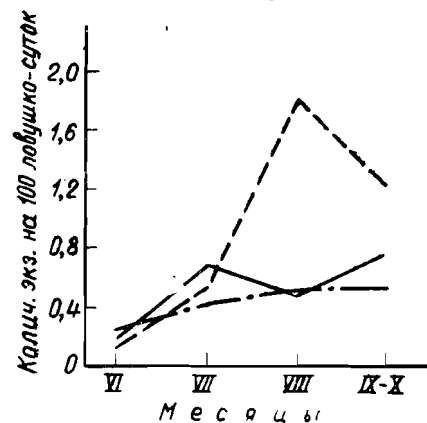


Рис. 1. Изменение численности мелких млекопитающих на отлавливаемом участке:

— пашенная полевка; — — — рыжая полевка; — · — — землеройка.

места первоначальной поимки, отмеченная нами в июне 1972 г., составила 21,5 м в сутки. За 5 суток эта полевка преодолела расстояние по прямой 106 м. Рыжие полевки способны перемещаться со скоростью почти втрое большей. В сентябре этого же года, например, одна из самок, помеченных на стационаре, спустя восемь суток была поймана на контрольном участке, в 500 м от места мечения. Таким образом, среднесуточная скорость перемещения по прямой равнялась 62,5 м. Дополнительным свидетельством большей подвижности рыжих полевок по сравнению с пашенными может служить более высокий индекс сердца (самцы $5,92 \pm 0,11$ и $4,94 \pm 0,11$ ‰, самки $5,90 \pm 0,32$ ‰ и $4,97 \pm 0,32$ ‰).

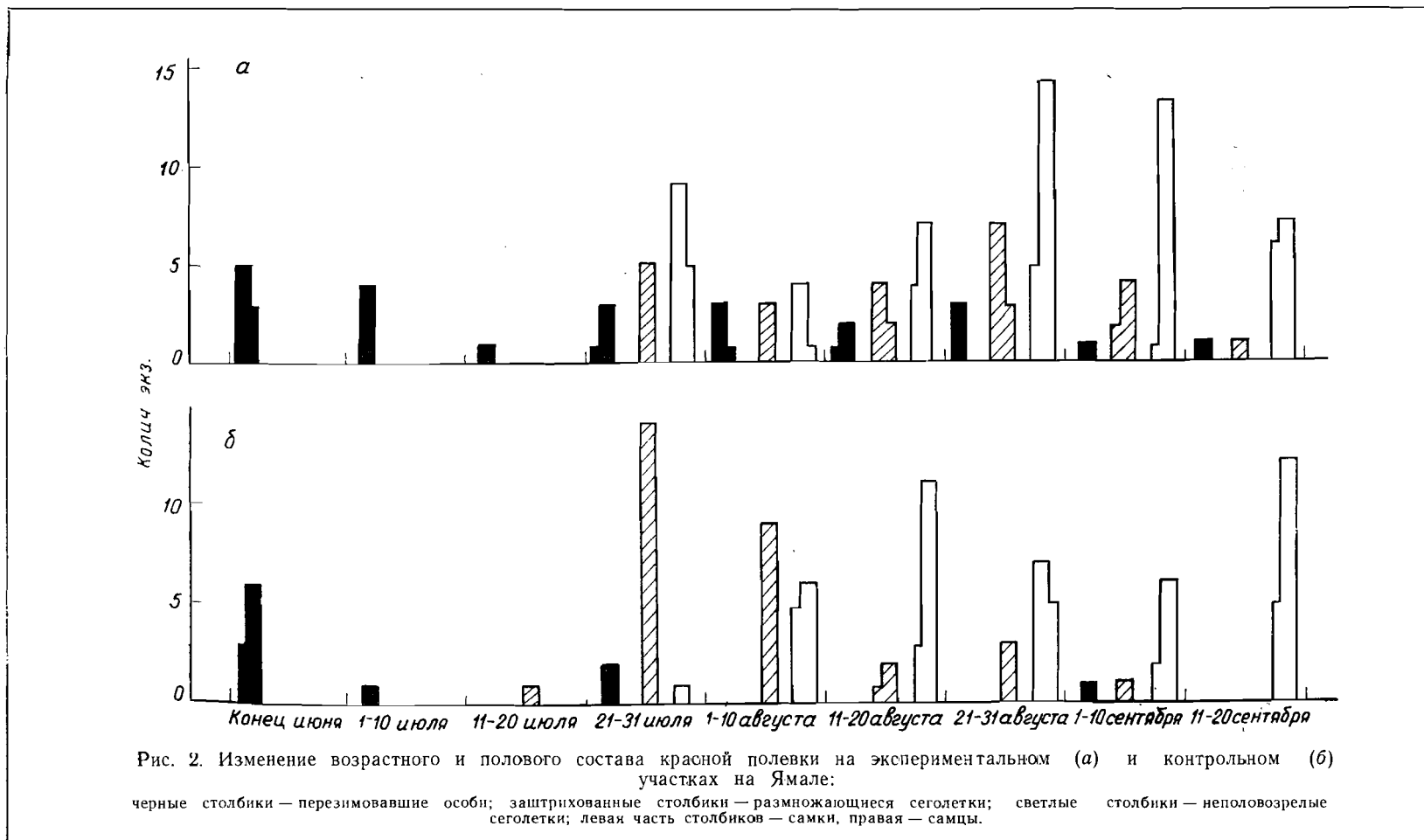
Значительно отличаются по размерам и индивидуальные участки этих полевок. Если у рыжих полевок в Ильменском заповеднике они достигают 1 га, то у пашенных не превышают 0,1 га. Индивидуальные участки зверьков не обособлены и нередко не только налегают один на другой, но и перекрываются как у особей одного, так и разных видов. За два года работы на стационарном участке смены видов-доминантов не произошло. Отсутствие эффекта удаления части популяции на изменение соотношения видов и изменение предпочитаемых местообитаний отмечено и в США, в шт. Нью-Йорк (Romansky, 1970).

Несколько иная картина наблюдается при локальном разреживании населения вида на границе ареала. Покажем это на примере красной (северная граница) и рыжей полевки (южная граница распространения), где эти виды приурочены к поймам рек и лесам островного типа.

На Ямале результаты вылова на экспериментальном и на одном из контрольных участков в течение сезона отражает подекадный график (рис. 2). С 1 по 20 июля на экспериментальном участке отловлены только две красные полевки: перезимовавший и молодой самец. Это свидетельствует о том, что отлов перезимовавших на опытном участке был близким к абсолютному. Не обнаружено различий по сравнению с контрольным участком в численности перезимовавших животных. Сравнение распределения животных по половому и возрастному составу на опытном и контрольном участках показывает довольно существенные различия. На опытном участке после истребления перезимовавшие особи практически не вылавливались в течение лета (поймано лишь 2 экз.), а на контрольном присутствовали в отловах до конца сезона.

С начала расселения молодняка (последняя декада июля) наблюдаются четкие различия по половому и возрастному составу сеголеток между участками. На опытном участке в третьей декаде июля ловились преимущественно половозрелые самцы-сеголетки ($82,2\% \pm 9,26$), на контрольном они составляли $21,7\% \pm 8,6$, а группа неполовозрелых самцов и самок составляла $61\% \pm 10,2$. В следующую декаду, с 1 по 10 августа, на опытном участке доля половозрелых самцов-сеголеток равнялась $45\% \pm 11,1$, а на контрольном — $25\% \pm 12,5$; среди неполовозрелых в основном отлавливались самки.

С 11 по 20 августа появились первые молодые половозрелые самки (первая — 12 августа). На опытном участке их отловлено всего две (одна — в августе и одна — в сентябре), на контрольном они ловились до конца сезона работы. На опытном участке во второй декаде августа количество неполовозрелых сеголеток равно $82,4\% \pm 11,5$ при значительном преобладании самцов ($78,6\% \pm 10,1$, $t=3,67$). На контрольном участке в это время неполовозрелые молодые животные составляли $55\% \pm 11,1$, соотношение полов близко к нормальному (1:1). Процент половозрелых самцов-сеголеток равен 10, самок — 20. В последней декаде августа на опытном участке, как и в предыдущей декаде, неполовозрелые сеголетки составляли $80\% \pm 10,3$, однако соотношение полов вы-



равнивается, и самок становится даже незначительно больше — 58,3%. На контрольном участке неполовозрелые сеголетки составляли $59,4\% \pm 8,7$, но соотношение полов нарушено — самцов $73,6\% \pm 10,1$, $t=3,3$. Половозрелых особей-сеголеток было $31,3\% \pm 8,2$, из них самок $70\% \pm 14,5$, $t=1,95$.

В первой и во второй декадах сентября и на опытном, и на контрольном участках основная масса отловленных животных была представлена неполовозрелыми сеголетками: на опытном — $89,4\% \pm 5,81$, на контроле — $73\% \pm 7,3$. Соотношение полов нарушено: на первом — самцов $72\% \pm 8,97$, $t=3,47$; на втором — $74 \pm 8,45$, $t=4,0$.

Таким образом, в течение сезона мы наблюдали значительные различия по половому и возрастному составу грызунов на опытном и контрольных участках. Однако к концу сезона размножения в том и другом случае основу популяции составили неразмножавшиеся сеголетки, и даже соотношение полов на контрольном и основном участках, несмотря на наше вмешательство, изменилось в одном направлении и в одинаковой степени. Существенных различий между полевыми, отловленными на опытном и контрольном участках по морфофизиологическим показателям в аналогичных группах не обнаружено.

Как показали наши исследования, фоновыми видами юстровных лесов южной оконечности Урала на остепненных участках мелкосопочника являются лесная и желтогорлая мыши и рыжая полевка. Полное истребление населения мелких млекопитающих на экспериментальном участке показало, что при последующем заселении происходит заметное изменение в соотношении фоновых видов (табл. 1).

Таблица 1
Соотношение видов на экспериментальном и контрольном участках

Участок	Сезон	Лесная мышь	Желтогорлая мышь	Рыжая полевка	Прочие	Общее колич., экз.
Экспериментальный	Лето	$\frac{37}{40,6}$	$\frac{14}{15,4}$	$\frac{35}{38,5}$	$\frac{5}{5,5}$	91
		$\frac{58}{48,7}$	$\frac{31}{26,1}$	$\frac{15}{12,6}$	$\frac{15}{12,6}$	
Контрольный	»	$\frac{46}{54,1}$	$\frac{23}{27,1}$	$\frac{5}{5,9}$	$\frac{11}{12,9}$	85
		$\frac{40}{50,6}$	$\frac{21}{26,6}$	$\frac{9}{11,4}$	$\frac{9}{11,4}$	
Экспериментальный	Осень	$\frac{46}{54,1}$	$\frac{23}{27,1}$	$\frac{5}{5,9}$	$\frac{11}{12,9}$	85
		$\frac{40}{50,6}$	$\frac{21}{26,6}$	$\frac{9}{11,4}$	$\frac{9}{11,4}$	
Контрольный	»	$\frac{40}{50,6}$	$\frac{21}{26,6}$	$\frac{9}{11,4}$	$\frac{9}{11,4}$	79
		$\frac{46}{54,1}$	$\frac{23}{27,1}$	$\frac{5}{5,9}$	$\frac{11}{12,9}$	

Примечание. В числителе — количество отловленных особей, экз., в знаменателе — то же, %.

Резко уменьшилась доля рыжей полевки (достоверность различия 5,3), в то время как для обоих видов мышей — увеличилась. Если учесть отсутствие резких отличий в плодовитости рыжей полевки и мышей на экспериментальном участке летом (табл. 2), то можно предположить, что установленные изменения вызваны более интенсивным заселением отловленного участка мышами. На контрольном участке, как видно из табл. 1, соотношение рассмотренных видов не изменилось (различия недостоверны).

Для изучения переселения животных на экспериментальный участок летом на контрольном участке проводилось мечение зверьков (12 лес-

Таблица 2

Половой состав грызунов на экспериментальном и контрольном участках

Характеристика популяции	Лето		Осень	
	Экспериментальный участок	Контрольный участок	Экспериментальный участок	Контрольный участок
Лесная мышь				
Самцы	25 (67,6)	34 (59,7)	23 (50,0)	20 (50,0)
Самки	12 (32,4)	23 (40,3)	23 (50,0)	20 (50,0)
Самки беременные или с пятнами, %	50,0	34,3	13,0	—
Средняя величина помета	7,0	6,1	10,3	—
Желтогорлая мышь				
Самцы	9 (64,5)	22 (71,0)	12 (52,2)	9 (54,3)
Самки	5 (35,7)	9 (29,0)	11 (47,8)	12 (45,7)
Самки беременные или с пятнами, %	40,0	11,1	9,1	16,6
Средняя величина помета (эмбрионы)	6,0	8,0	5,0	7,5
Рыжая полевка				
Самцы	18 (51,4)	13 (86,7)	2 (40,0)	6 (66,6)
Самки	17 (48,6)	2 (13,3)	3 (60,0)	3 (33,4)
Самки беременные или с пятнами, %	47,0	—	33,3	—
Средняя величина помета	7,0	—	5,0	—

Примечание. В скобках—количество особей, %.

ных, 10 желтогорлых мышей и 1 рыжая полевка). На поле между участками ставилась линия давилок, в которую попало 2 лесные мыши, одна из них меченая (перезимовавшая самка весом 22,27 г, длиной 89 мм), что говорит о миграции мышей даже через нехарактерные для них биотопы. Из меченых животных осенью на экспериментальном участке была отловлена 1 лесная мышь (молодой самец весом 17,4 г, длиной 85 мм), что свидетельствует о миграции молодых неполовозрелых лесных мышей в районе работы. Не произошло существенных изменений в соотношении полов (см. табл. 2), по крайней мере, у лесной и желтогорлой мыши.

Интересно отметить, что соотношение лесной и желтогорлой мыши всегда сохраняется постоянным, даже при заселении экспериментального участка (табл. 3). Едва ли в данном случае можно говорить о том, что желтогорлая мышь, как более сильная и агрессивная, вытесняет лесную.

Таблица 3

Соотношение двух видов мышей на исследованных участках, %

Место отлова	Лесная мышь	Желтогорлая мышь
Экспериментальный участок:		
лето	72,5 (37)	27,5 (14)
осень	66,7 (46)	33,3 (23)
Контрольный участок:		
лето	64,8 (57)	35,2 (31)
осень	65,6 (40)	34,4 (21)

Примечание. В скобках—количество отловленных животных, экз.

В отношении рыжей полевки наблюдается иная картина. Летом на экспериментальном участке соотношение самцов и самок было 1:1 (51,4 и 48,6%), в то время как на контрольном преобладали самцы

Экстерьерные и интерьерные показатели грызунов (осень)

Показатели	Лесная мышь				Желтогорлая мышь			Рыжая полевка		
	Экспериментальный участок		Контрольный участок		Экспериментальный участок		Контрольный участок	Экспериментальный участок		Контрольный участок
	Экспериментальный	Контрольный	Экспериментальный	Контрольный	Экспериментальный	Контрольный	Экспериментальный	Контрольный	Экспериментальный	Контрольный
Длина, мм:										
тела	79,9±0,76	80,17±0,54	101,0±4,52	103,5±2,37	90,0±2,77	85,7±2,97				
хвоста	79,8±0,81	74,7±0,90	101,7±5,40	106,8±2,78	43,8±1,39	42,8±2,01				
задней ступни	19,9±0,11	19,9±0,12	25,9±0,49	25,9±0,23	17,4±0,08	17,1±0,08				
Высота уха, мм	14,0±0,14	13,9±0,10	16,6±0,42	17,4±0,22	13,2±0,11	13,1±0,34				
Вес тела, г	16,4±0,37	16,2±0,44	34,1±2,26	37,4±2,72	19,7±1,37	16,8±1,07				
Индекс веса, %:										
сердца	9,07±0,22	9,17±0,23	8,08±0,28	7,67±0,26	7,11±0,48	7,34±0,17				
почки	8,29±0,24	8,34±0,22	6,24±0,29	6,39±0,21	6,93±0,61	6,52±0,19				
печени	53,47±1,05	56,46±1,21	61,92±2,08	59,07±1,49	65,09±3,75	59,06±2,05				
Индекс длины, %:										
слепого отдела кишечника	10,77±0,37	10,37±0,36	9,08±0,31	8,08±0,34	15,22±1,63	17,20±0,84				
кишечника	489,65±8,95	435,16±13,89	544,84±12,81	528,60±9,63	594,68±50,09	529,66±16,37				
Колич. скз.	46	40	23	21	5	7				

(86,7%). Осенью на экспериментальном участке преобладали самки, в то время как на контрольном — самцы.

В то же время существенных изменений в возрастном составе рыжей полевки на экспериментальном и контрольном участках не обнаружено: осенью население обоих участков полностью состояло из сеголетков, хотя исходя из некоторых различий в размерах и весе тела можно предположить, что экспериментальный участок заселили особи более ранних генераций (табл. 4). Разницы в интерьерных признаках у грызунов при сравнении их по видам на разных участках не установлено.

Таким образом, исследования, проведенные нами на мелких млекопитающих лесных биоценозов в различных районах, свидетельствуют о том, что локальное истребление части популяции не приводит к существенным изменениям в ее структуре. Это наглядно иллюстрирует мысль, высказанную С. С. Шварцем (1969) о том, что «популяция обладает способностью поддерживать относительное постоянство своего состава несмотря на очень резкие колебания численности». Можно предполагать, что возникновение локальных вакуумов в природных условиях — широкораспространенное явление (паводки, воздействия человека и т. д.); они быстро заполняются особями сохранившейся части популяции без заметных изменений ее структуры.

Следует, однако, отметить, что в ряде случаев неизбежная элиминация может оказывать на развитие популяции направленное действие, вызывая определенные изменения в половой и возрастной структурах некоторых популяций. На это указывают, в частности, те изменения, которые были отмечены нами при заселении вакуума в островных лесах Полярного и Южного Урала. В большинстве же случаев постоянные неупорядоченные перемещения мелких млекопитающих, усиливающиеся под влиянием абиотических факторов, в период массового размножения и расселения молодых, по существу, исключают возможность создания вакуума внутри популяции путем истребления населения на локальном участке даже при относительно невысокой численности животных. Спустя 3—4 недели после отлова численность популяции на обловленном участке восстанавливается на более или менее постоянном уровне (Анджеевски, Вроцлавек, 1962), а зачастую, как свидетельствуют наши исследования в Ильменском заповеднике, и в более короткий срок. Это, в свою очередь, говорит о полной бесперспективности проведения истребительных мероприятий против мелких млекопитающих в лесных биоценозах на ограниченных участках.

Институт экологии растений и животных
УНЦ АН СССР
Салехардский стационар УНЦ АН СССР
Ильменский госзаповедник им. В. И. Ленина

Поступила в редакцию
28 мая 1973 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Анджеевски Р., Х. Вроцлавек. Попытка анализа процессов, происходящих при заселении мелкими грызунами облавливаемого участка. Вопросы экологии, т. 6, М., изд. «Высшая школа», 1962.
- Большаков В. Н. Количественное соотношение разных видов грызунов и насекомых в высотных поясах гор Южного и Северного Урала. В сб. Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных, Свердловск, УФАИ СССР, 1968.
- Ралль Ю. М. Характер передвижений мышевидных грызунов на небольших площадях. Зоол. журнал, 1936, 15, вып. 3.
- Шварц С. С. Эволюционная экология, Свердловск, УФАИ СССР, 1969.
- Romanský J. W. Jr. Effects of population removal on the habitat of small mammals. N. Y. Zisch and Game J., 1970, 17, № 2.