

- Чернов Ю. И. Понятие «животное население» и принципы геоэкологических исследований. — Журнал общ. биол. 1971, 32, № 4, с. 425—438.
- Шульц Г. Э. Общая фенология. Л.: Наука, 1981, 188 с.
- Clements F., Schelford E. Bio-Ecology. N. Y. — L., 1939, 425 p.

УДК 599.323.4 + 599.32

## ДИНАМИКА ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ И ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ ЛЕСНЫХ МЫШЕЙ (*APODEMUS SYLVATICUS* L.) НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

Н. Е. Колчева

В течение семи лет изучали основные экологические особенности популяции лесных мышей: динамику численности, лабильность возрастной структуры, происхождение, продолжительность жизни и участие в размножении отдельных когорт. Применяли метод мечення с повторными отловами и морфофизиологическую обработку забитых животных. Отмечена низкая репродуктивная активность сеголеток и их ранняя «консервация». Показано, что популяционная динамика определяется численностью и демографической структурой группировки перезимовавших, а также сроками созревания и участием в размножении молодняка.

Изучение колебаний численности и изменений структуры в популяциях различных видов грызунов, несмотря на большое количество накопленных данных, представляет до сих пор большой интерес, так как грызуны являются важным компонентом в биоценозах и обладают сложной экологической структурой. Интерес этот обусловлен и хозяйственной значимостью многих представителей отряда.

В настоящей работе приводятся результаты изучения возрастной структуры и ее роли в динамике численности популяции лесных мышей в течение ряда лет (1979—1985 гг.) на Южном Урале в Ильменском заповеднике имени В. И. Ленина<sup>1</sup>.

В районе исследований встречаются 12 видов грызунов. Выбранные стационарные площадки являются типичными местами обитания рыжих полевков и лесных мышей. Рыжая полевка доминирует в отловах, составляя в разные годы 25—90% выборок. Экологические особенности этого вида в данном районе (в первую очередь возрастная структура) обстоятельно изучены (Оленев, 1984). Численность лесной мыши очень вариабельна по годам: в 1975—1978 гг. она была чрезвычайно низкой<sup>2</sup>, в 1979—1980 гг. достигла высокого уровня, при котором вид стал иметь существенное значение в сообществе, выступая в качестве содоминанта рыжей полевки, а в некоторых биотопах даже превышая ее по численности. В последующие годы произошел спад численности, а в 1985 г. намечилось ее восстановление (Колчева, Оленев, 1985).

Исследования проводили на стационарном участке — полуострове лесного озера (смешанный сосново-березовый лес с островками мертвопокровного липняка) площадью 1,5 га. В 1984—1985 гг. вследствие низкого уровня численности животных такая же работа выполнена еще на одном участке, сходном в биотопическом отношении с первым (часть острова площадью 0,7 га). Применяли метод индивидуального мечення путем ампутации дистальных фаланг пальцев (Наумов, 1951; Кучерук, 1952). В последующем регулярно отлавливали животных с апреля по сентябрь—октябрь и в некоторые годы в декабре. При поимке у каждого зверька регистрировали метку, пол, вес тела, состояние генеративной системы по внешним признакам (у самок — величину семенников и развитость придатков, у самок — наличие беременности, подсосных

<sup>1</sup> Автор выражает признательность Г. В. Оленеву за организацию и помощь при сборе полевого материала, а также рекомендации по анализу полученных данных.

<sup>2</sup> Эти сведения, а также полевые сборы за 1979 г. были любезно предоставлены Г. В. Оленевым.

пятен и вагинальные характеристики). За период с 1979 по 1985 гг. на участках мечения отработано 14 900 живоловко-суток и помечено 259 лесных мышей.

Параллельно в сходных с участком мечения («сухих»), а также во «влажных» биотопах (ольхово-черемуховые заросли по берегам небольших лесных речек) в это время проводился отлов мышей давилками. У пойманных животных регистрировали вес тела, вес тимуса, степень стертости бугорков жевательной поверхности коренных зубов, характеристику генеративной системы. Всего отработано 11 944 давилко-суток и отловлено 629 животных.

Материалы мечения позволяют датировать возраст, рассчитывать продолжительность жизни отдельных зверьков и выделять когорты (элементарные возрастные единицы популяции, представляющие собой группы очередных пометов, характеризующиеся календарной одновозрастностью и одновременностью появления). Используя комплекс показателей, полученных на забитых животных, и сопоставляя их с данными мечения, мы получили конкретные данные о происхождении определенных когорт, особенностях динамики размножения, структуры и численности в популяции лесных мышей.

Период исследований охватывает различные фазы популяционного цикла: 1979 г. — нарастание численности, 1980 г. — пик численности, 1981—1982 гг. — некоторое ее снижение, 1983—1984 гг. — депрессия и 1985 г. — начало восстановления численности (см. рис. 1). Плотность населения (по данным абсолютных учетов) колеблется от 6,4 до 21,4 особей/га (по максимумам численности в разные годы), т. е. примерно в 3 раза. Общий размах данных по абсолютной численности на участке мечения — от 2,1 особей/га в начале сезона размножения 1984 г. до 21,4 особей/га (июньский максимум в 1980 г.).

Для каждого года сочетание абиотических факторов различно, но за рассматриваемый период действие ни одного из них не носило экстремального характера. В целом по погодным условиям все годы близки к норме, однако возрастная структура и численность были различны.

Рассмотрим динамику возрастного состава изучаемой популяции на разных фазах динамики численности, опираясь в основном на материалы мечения (рис. 1).

Обычно размножение у лесных мышей начинается в апреле, и в мае появляются первые сеголетки. Исключение составляет 1985 г., характеризующийся ранним началом сезона размножения (конец марта — начало апреля), вследствие чего и периоды появления очередных когорт сдвинуты на более ранние сроки (см. рис. 1). Вступление в размножение зимовавших во «влажных» биотопах происходит в некоторые годы (1981—1982 гг.) с запаздыванием на одну-две недели в связи с различными сроками схода снежного покрова в разных биотопах.

Имеющиеся материалы позволяют судить о чрезвычайно низкой численности и нежизнеспособности зверьков первой когорты, независимо от сроков начала размножения. Лишь в 1980 г., когда отмечался пик численности, довольно высокая плотность перезимовавших мышей обеспечила выход большого количества первых сеголеток. Некоторые из них пережили осенне-зимне-весенний период и начали размножаться лишь весной 1981 г., прожив, таким образом, более 15 месяцев. Мы сочли возможным выделить животных первых пометов в самостоятельную когорту, поскольку в иные годы, они могут сыграть важную роль в наращивании численности популяции.

Вторая когорта появляется, как правило, в июне. Лишь в 1984 г. они не присутствовали в отловах во второй половине лета (на фоне общей депрессии численности). Вероятно, какая-то их часть также может переживать зиму.

Появление третьей когорты происходит во второй половине июня — первой половине июля в зависимости от сроков начала размножения. В разные годы доля этих зверьков в популяции неодинакова. При низ-

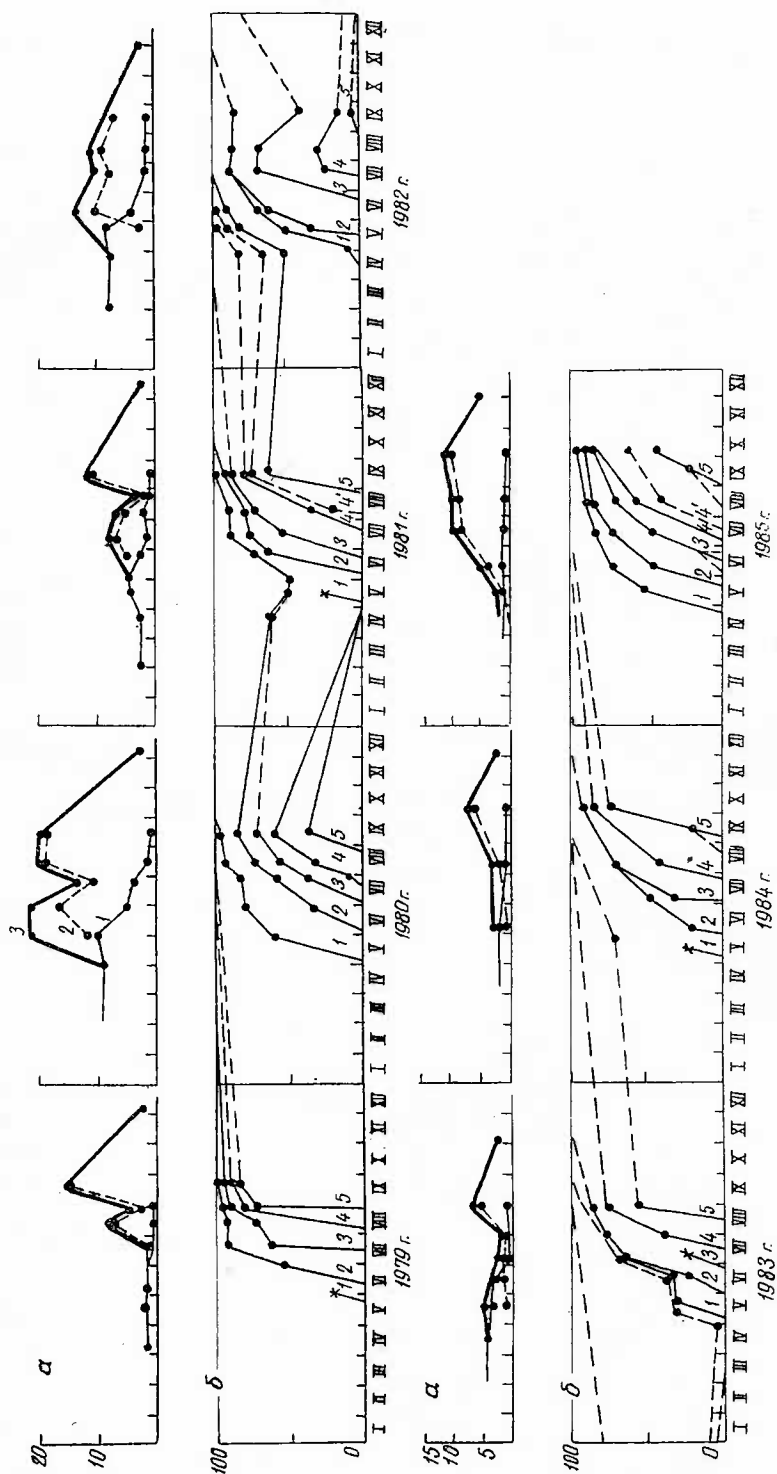


Рис. 1. Динамика численности и возрастной структуры популяции лесной мыши (меченые животные).  
 а — численность, особей/га; 1 — перезимовавшие зверьки, 2 — сеголетки, 3 — общая численность зимовавших и сеголеток; б — Доля (%) 1—5-й когорты в общей численности популяции, принятой за 100%.

кой численности в 1983 г. они вообще не обнаружены. Самая большая продолжительность жизни установлена для сеголеток этой когорты 1980 г. рождения (они прожили 13,5 месяца, а возможно, что и больше). У сеголеток 1981 и 1982 гг. рождения этот срок не менее 11 месяцев.

Четвертая когорта, появляющаяся у лесных мышей во второй половине июля—начале августа, как правило, немногочисленна, иногда ее выход растягивается, происходит двухступенчато (1981 и 1985 гг.). Наибольшая продолжительность жизни зверьков из этой когорты—10,5 месяца или дольше.

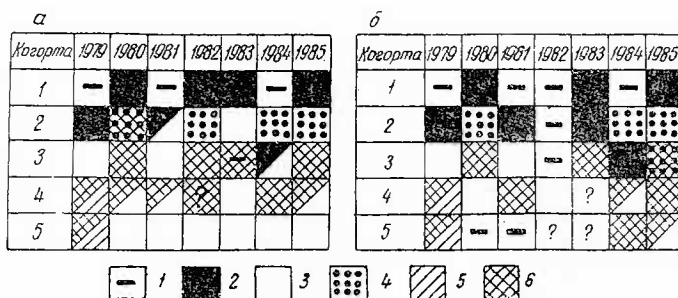


Рис. 2. Участие сеголеток в размножении и разнородность отдельных когорт по происхождению в разные годы в «сухих» (а) и «влажных» (б) биотопах:

1—3 — первое поколение: 1 — отсутствие (гибель) животных, 2 — размножаются, 3 — не размножаются; 4 — возможное участие в размножении; 5 — второе поколение; 6 — первое и второе поколения.

Очень важную роль в популяции лесных мышей играет пятая когорта — последние в текущем году сеголетки, рождающиеся во второй половине августа — начале сентября. Флуктуации численности прибылых этой когорты и ее удельного веса в выборках по годам значительны, причем отмечается чередование высокой и низкой численности в течение нескольких лет. Перезимовавшие животные последних осенних пометов прожили более 13 месяцев в 1981—1982 гг., 1983—1984 гг. и в 1984—1985 гг. В годы сравнительно высокой общей численности (1980 и 1982 гг.) продолжительность жизни мышей пятой когорты была меньше, число их также было невелико, весной 1981 и 1983 гг. представители этой возрастной группы не присутствовали в отловах.

Неодинаковая продолжительность жизни первых и последних когорт в разные годы при различных уровнях численности определяется сложными механизмами демографических перестроек популяционной структуры.

Глубже проникнуть в процессы динамики возрастной структуры позволяют материалы отловов давилками. Полученные показатели дают возможность судить о возрасте и физиологическом статусе каждого зверька. Отметим, что уровень и общий ход динамики численности совпадают на участке мечения и на площадках, где проводились отловы давилками.

Рассмотрим различия в ходе размножения в «сухих» биотопах в разные годы (рис. 1, 2а). В начале июня 1979 г. отмечена высокая генеративная активность перезимовавших животных, прибылые начали размножаться в июле, четвертая и, вероятно, пятая когорты содержат особей не только первого («дети» перезимовавших), но и в основном второго поколения («дети» сеголеток второй когорты — «внуки» перезимовавших). Зимовавшие встречаются до конца сентября, составляя 6% в отловах. В конце августа — начале сентября 40% самок-сеголеток — со следами размножения.

Год пика численности (1980 г.) характеризуется ранним началом размножения. Первая когорта появляется в начале мая, а в конце мая встречаются созревшие (при среднем весе 13,0 г) и беременные самки-сеголетки, составляющие 75% в выборках. В этот же период 60% прибылых самцов также созревают и вступают в размножение. Таким образом, уже вторая когорта содержит зверьков второго поколения (в другие годы на фазах более низкой численности этого не наблюдалось). Третья когорта также «смешанного» происхождения (у зимовавших самок в начале июля в матке обнаруживали до трех групп пятен, у 15,8% самок-сеголеток — две группы родовых пятен).

К концу июня — началу июля 57,9% прибылых самок готовы к размножению или уже размножаются (в основном это, вероятно, первая когорта); у 83,3% самцов-сеголеток вес семенника от 10 до 60 мг (мазки из эпидидимиса показывают отсутствие сперматозоидов) и лишь 16,7% самцов со средним весом семенника 213,5 мг. Итак, в конце июля репродуктивные возможности перезимовавших еще не исчерпаны (20% самок — в состоянии беременности), а из самок-сеголеток ни одна не размножается (лишь у двух — увеличенная матка); у прибылых самцов вес семенника не превышает 33 мг, а средний вес тела равен 13,0 г. В августе — сентябре процесс «консервации» сеголеток выражен еще значительно. Численность зимовавших в этот период низка, но в августе встречаются беременные самки. Таким образом, вторая, третья и, вероятно, часть четвертой когорты представлены первым и вторым поколениями, пятая когорта, скорее всего, обязана своим происхождением только зимовавшим.

В 1981 г. (спад численности) вторая, третья и погибающая первая когорты — «дети» перезимовавших. В июле незначительная часть второй когорты вступает в размножение, появляется четвертая когорта с примесью второго поколения. В начале августа размножение у сеголеток практически прекращается. Зимовавшие встречаются до середины сентября (последние беременные самки отлавливались в августе). Можно считать, что и в этом году численность пятой когорты определялась зимовавшими.

Нарастание численности в 1982 г. было обеспечено вторыми пометами зимовавших самок. В начале июня небольшая часть (14,3%) самок-сеголеток (очевидно, это первая когорта) приступают к размножению, прибылые самцы к этому не готовы (вес семенника в среднем 70,7 мг, придатки очень малы, сперматозоиды не обнаружены). Поэтому третья когорта появляется от зимовавших и прибылых самок и зимовавших самцов. Очевидно, это проявление так называемого возрастного кросса, приводящего к увеличению генетической разнородности популяций (Чельцов-Бебутов, 1965; Шварц, 1980). В середине июля появляется четвертая когорта. Происхождение ее неясно из-за недостатка материала. Поскольку численность перезимовавших животных в середине сентября была в два раза выше обычной, остается предположить, что вновь последние когорты в основном представлены первым поколением. В последующие годы депрессии численности подобный анализ еще более затрудняется. Однако выявленные популяционные особенности подтверждаются и на этом небольшом материале.

В 1985 г. зимовавшие грызуны чрезвычайно рано вступили в размножение, и первые сеголетки начали появляться уже в конце апреля. Последних было, вероятно, мало, поэтому их вклад в наращивание численности незначителен (удельный вес третьей когорты, имеющей смешанное происхождение, невысок). Вторые (майские) пометы зимовавших самок, видимо, также принимают участие в размножении (по крайней мере, самцы), что позволяет судить о степени генетической разнородности четвертой когорты. Во второй половине июля основная масса

сеголеток прекращает размножение: 18,2% самок — со следами беременности (у некоторых из них, вероятно, первой когорты, до двух групп плацентарных пятен в матке), остальные самки и большая часть самцов — в состоянии «консервации». Зимовавшие животные — в состоянии репродуктивной активности (33% самок беременны, остальные — со следами размножения). В середине августа среди прибылых зверьков не обнаружено размножающихся (сеголетки первых пометов — с признаками былой генеративной активности). Зимовавшие отлавливаются еще в начале октября. Таким образом, пятая когорта, как и в предыдущие годы, полностью представлена первым поколением.

Сравнительный анализ материалов показывает отличия в структуре и численности разных биотопических группировок лесных мышей (см. рис. 2). Эти отличия связаны с тем, что период репродуктивной активности сеголеток во «влажных» биотопах в целом длительнее (примерно на одну-две недели), хотя иногда их размножение начинается позднее, чем в «сухих». Поэтому во «влажных» биотопах пятая когорта может происходить как от зимовавших, так и от сеголеток, в то время как в «сухих» — в основном первое поколение. Необычен 1982 г., характеризующийся повышенной численностью в «сухих» и чрезвычайно низкой во «влажных» биотопах; в последних размножение сеголеток вообще не установлено (прибылые были пойманы лишь в августе без следов размножения).

В силу указанных выше особенностей изучаемой популяции лесной мыши большое значение в наращивании численности, особенно в «сухих» биотопах, приобретает группировка зимовавших. Неслучайно на участке мечения многолетняя динамика исходного количества перезимовавших животных в начале генеративного периода совпадает с динамикой годовых максимумов численности (см. рис. 1).

В целом ход многолетней динамики численности выявляет некоторые общие черты, характеризующие группировку зимовавших. Эти животные активно участвуют в размножении и являются «родителями» всех когорт, причем в «сухих» биотопах осенние когорты, вследствие низкой репродуктивной активности молодняка и ранней его «консервации», как правило, представлены первым поколением. Отход зимовавших в течение сезона размножения происходит резко в годы высокой и повышенной численности, к концу лета их доля в популяции низка, чем обусловлена и невысокая численность сеголеток последних когорт. Наоборот, в годы низкой численности отход зимовавших идет постепенно, и еще в августе они составляют примерно пятую часть популяционного населения, обеспечивая относительно высокую численность последних когорт.

В 1979 г. наблюдались некоторые отличия: в связи с низкой весенней численностью зимовавших и отсутствием первой когорты в природе численности основную роль играла вторая когорта, которая участвовала в размножении до конца лета. Несмотря на то, что зимовавшие встречались до конца сентября, основная часть четвертой и, вероятно, пятой когорт представлена вторым поколением (см. рис. 2). Напомним, что 1979 г. являлся переломным в жизни изучаемой популяции лесной мыши и характеризовался, по нашим наблюдениям, выходом популяции на более высокий ценотический уровень.

Закономерное чередование высокой и низкой весенней численности перезимовавших мышей и соответственно весенних и осенних пиков, а также высокой и низкой численности по годам, прослеживаемое в 1979—1982 гг., нарушается в период депрессии численности (см. рис. 1).

Большое значение для формирования динамики численности популяции лесной мыши имеет демографическая структура зимующей груп-

пировки. Так, соотношение когорт осенью (в конце периода размножения) и весной следующего года редко остается незначительно измененным (см. таблицу). Преимущество при переходе «через зиму» имеют то представители первых, то — последних когорт, даже если осенью соотношение когорт было иным (т. е. имеет место избирательная элиминация), но обычно численное превосходство отдельных когорт сохраняется от осени к весне. Поэтому группировка перезимовавших в разные годы характеризуется преобладанием в ней либо более взрослых, либо более молодых возрастных групп, следовательно, средний возраст перезимовавших в начале генеративного периода в популяции неодинаков: годы с низкой численностью характеризуются общим «постарением» населения, а в годы повышения численности происходит его «омоложение» за счет возрастного состава перезимовавших и увеличения количества прибылых, родившихся и выживших в начале лета.

Изменение возрастного состава в популяции лесной мыши от осени к весне (%)

| Возрастная группа | 1979 г., сентябрь | 1980 г., апрель | 1980 г., сентябрь | 1981 г., апрель | 1981 г., сентябрь | 1982 г., апрель | 1982 г., сентябрь | 1983 г., май | 1983 г., август | 1984 г., июнь | 1984 г., сентябрь | 1985 г., май |
|-------------------|-------------------|-----------------|-------------------|-----------------|-------------------|-----------------|-------------------|--------------|-----------------|---------------|-------------------|--------------|
| Зимовавшие        | —                 | —               | 3,1               | —               | 5                 | —               | 15,4              | —            | 11,1            | —             | 6,7               | —            |
| 1-я когорта       | —                 | —               | 12,5              | 40              | —                 | —               | —                 | —            | —               | —             | —                 | —            |
| 2-я когорта       | 4,5               | —               | 12,5              | —               | 5                 | —               | 23,1              | —            | 11,1            | ?             | —                 | —            |
| 3-я когорта       | 4,55              | —               | 12,5              | 60              | 10                | 16,7            | 46,1              | 100          | —               | —             | 6,7               | —            |
| 4-я когорта       | 4,55              | —               | 21,9              | —               | 15                | 33,3            | 7,7               | —            | 22,2            | ?             | 13,3              | ?            |
| 5-я когорта       | 86,4              | 100             | 37,5              | —               | 65                | 50              | 7,7               | —            | 55,6            | ?             | 73,3              | 100          |

Сходные явления были описаны ранее для рыжих полевок умеренного пояса (Оленев, 1979; Zejda, 1967; Hansson, 1969; Gliwicz, 1975) и субарктических полевок-экономок (Кряжимский, 1982).

В изучаемой нами популяции лесной мыши картина несколько иная и обусловлена она довольно низкой репродуктивной активностью сеголеток, особенно в «сухих» биотопах. Обычно в размножении участвует одна первая когорта: при отсутствии или низкой численности первой когорты эта функция переходит ко второй когорте. Лишь в 1984 г. в размножении участвовала третья когорта (когда первая отсутствовала, а малочисленная вторая недолго просуществовала). Первую когорту можно рассматривать как своеобразный резерв популяции, который реализуется лишь в некоторые годы (например, 1980 г.), но при этом может приводить к значительным изменениям в структуре и численности популяции.

В течение всего репродуктивного периода популяция лесных мышей представлена только первым и вторым поколениями. Нами отмечены снижение численности и выживаемости последних когорт в год пика численности и небольшого ее повышения в «сухих» биотопах в 1982 г., а также более раннее прекращение размножения молодняка первых когорт («консервация») в эти годы. В 1979, 1981 и 1985 гг. наблюдались обратные процессы. В годы депрессии численности указанные закономерности не выявляются из-за «выпадения» отдельных когорт.

Таким образом, можно заключить, что прирост численности в популяции лесных мышей и ее многолетняя динамика в основном определяются исходной численностью и возрастным составом перезимовавших, а также варьирующими сроками созревания зимовавших и сеголеток и активностью участия в размножении молодняка. Своеобразие и специфическая роль отдельных когорт в жизнедеятельности популя-

ции в различных биотопах на разных фазах динамики численности отражают широкую лабильность возрастной структуры, обеспечивающую целостность и стабильность популяции в постоянно меняющихся условиях среды обитания.

Институт экологии растений и животных  
УНЦ АН СССР

Поступила в редакцию  
22 апреля 1986 г.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Колчева Н. Е., Оленев Г. В. Особенности многолетней динамики численности мышевидных грызунов Ильменского заповедника. — В кн.: Проблемы экологического мониторинга и научные основы охраны природы на Урале. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985, с. 28—29.
- Кряжжмский Ф. В. Возрастная структура популяции полевков-экономок на разных фазах динамики их численности. — В кн.: Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982, с. 3—8.
- Кучерук В. В. Количественный учет важнейших видов грызунов и землероек. — В кн.: Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: Изд-во АН СССР, 1952, с. 9—46.
- Наумов Н. П. Новый метод изучения экологии мелких лесных грызунов. — В кн.: Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1951, вып. 4, с. 3—21.
- Оленев Г. В. Динамика генерационной структуры популяции рыжей полевки в период спада и восстановления численности. — В кн.: Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979, с. 23—32.
- Оленев Г. В. Изменчивость возрастной структуры популяции рыжей полевки (методы исследования, анализ): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984, 25 с.
- Чельцов-Бебутов А. М. Биологическое значение тетеревиных токов в свете теории полового отбора. — Орнитология, 1965, вып. 7, 515 с.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980, 277 с.
- Gliwicz J. Age structure and dynamics of number in an island population of bank voles. — Acta theriol., 1975, 20, № 4, p. 57—69.
- Hansson L. Spring populations of small mammals in central Swedish Lapland in 1964—1968. — Oikos, 1969, 20, p. 431—450.
- Zejda J. Mortality of a population of *Clethrionomys glareolus* Schreb. in a bottomland forest in 1964. — Zool. Lysty, 1967, 16, p. 221—238.