

## Грызуны пойменных сообществ в динамике биоразнообразия интразональных ландшафтов

Н. Е. КОЛЧЕВА

*Институт экологии растений и животных УрО РАН  
620144 Екатеринбург, ул. 8-го Марта, 202*

### АННОТАЦИЯ

Проведен многолетний экологический мониторинг популяций мелких грызунов интразональных (пойменных) биоценозов, имеющих существенное значение для поддержания биоразнообразия фоновых степных ландшафтов. В течение семи лет изучали влияние режима погоды и характера весеннего половодья реки с незарегулированным стоком на жизнедеятельность пойменных обитателей – мышей и полевков. Наблюдали сезонно-циклическую динамику в распределении мышевидных грызунов: регулярные сезонные перемещения из пойменной уремы в пограничные биотопы (с формированием мозаичной пространственной структуры) и обратно (с восстановлением диффузной структуры).

Прослежена тенденция к обратной зависимости итоговой осенней численности грызунов от высоты и характера весеннего разлива реки. Показана межгодовая изменчивость видовой структуры грызунов пойменных сообществ и связь сезонной смены доминирующих видов с характером половодий. Действие авторегуляторных популяционных механизмов нивелировалось половодьем, вследствие чего незавершенность полных циклов динамики численности была обычным явлением. В маловодные годы ослабление влияния этого фактора приводило к определенной автономности популяционной динамики и проявлению межвидовых отношений в населении мышеобразных.

Показано, что половодье (и сопутствующие ему природные явления) – важный экологический фактор, определяющий разнообразие, численность и распределение грызунов в зоне временного затопления, а также в непосредственной близости от нее и потому создающий основу для повышения фаунистического разнообразия окружающих ландшафтов.

### ВВЕДЕНИЕ

Среди многочисленных аспектов изучения природы речных долин специальный интерес представляет экологический анализ пойменных биоценозов. Своеобразие этого типа интразональных ландшафтов определяется в значительной мере влиянием гидрологического фактора, трансформирующего в пойме зональные особенности, а также выраженной сезонной и разногодичной динамикой сообществ в соответствии с колебаниями природного фона.

При всем многообразии большая часть рек на территории России характеризуется существенной неравномерностью стока с четко выраженной весенним половодьем. Для крупных речных систем характерна зарегулированность

стока. Причем многие уральские и сибирские реки имеют частично регулируемый режим естественного стока [2], поэтому амплитуда колебаний уровня весеннего половодья на больших и малых реках значительно различается по годам и регионам.

Процессы динамики численности и структуры биоты в соответствии с ритмами природной среды по-разному раскрывают специфику конкретных пойменных биотопов. Разнообразие растительного и животного мира на Урале в значительной мере обусловлено мозаичностью природных условий, предопределенной многообразием сочетаний фоновых ландшафтов с лито- и гидрогенными. – В частности, для южно-уральских степей характерно широкое развитие сети интразональных пойменных ландшафтов. Так,

при низкой лесистости территории пойменные леса степного Приуралья занимают большую часть (около 85%) лесопокрываемой площади [11]. Здесь, благодаря сохранению в значительной степени естественного водного режима р. Урал и его притоков, существуют уникальные речные экологические комплексы.

Поймы как убежища и резерваты флоры и фауны, экологические коридоры для проникновения целого ряда видов в нехарактерные для них географические зоны играют значительную роль в сохранении и повышении биоразнообразия фоновых ландшафтов. Половодье является важным фактором, определяющим жизнь природных сообществ. Поскольку пойменные биоценозы отличаются выраженной пространственно-временной динамикой, наибольший эффект дают мониторинговые исследования, позволяющие проследить динамику биологического разнообразия этих и сопредельных природных комплексов. Кроме того, изучение пойменных популяций мелких млекопитающих, в частности грызунов, являющихся важным звеном в биологическом круговороте, обуславливает более полное понимание механизмов функционирования таких экосистем.

Выбранные модельные виды – рыжая лесная полевка (*Clethrionomys glareolus*) и малая лесная мышь (*Apodemus (Sylvaemus) uralensis*) – являются широкоареальными и в ряде регионов общими для всех типов пойм. Это позволяет изучать различные аспекты организации их популяций в разных местообитаниях и оценивать многолетнюю и сезонную динамику популяционных параметров с учетом экологически неравноценных условий существования.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу работы положены результаты многолетних полевых стационарных исследований, проводившихся в пойме р. Большой Ик (приток второго порядка р. Урал). Низовья этой реки – интереснейший природный феномен, являющийся ландшафтным перекрестком Предуралья. Здесь проходит природный рубеж между Русской равниной и Уральской горной страной, а также находится северный предел степной зоны, где степные ландшафты постепенно сменяются лесостепными [12]. Интразональные биотопы поймы реки выделяются на фоне

зонального холмисто-грядового типа местности лепточными лесами, пестрыми по составу образующих их древесных пород с сильно развитым подлеском и довольно разнообразным по видовому составу травянистым покровом.

Учетные площадки заложены в пойменных биотопах водно-берегового комплекса растительности реки, где участки леса (ивняки, осокоревые и ветлово-осокоревые леса) изредка перемежаются разнотравно-злаковыми полянами, и по краю поймы, включая понижения рельефа, заросшие степным кустарником.

Особенностью данной работы является многолетний мониторинг динамики видового состава мышеобразных грызунов (включая сезонные изменения), численности и популяционной структуры фоновых видов в условиях пойменного типа местности с учетом гидрологического режима реки.

Грызунов отлавливали давилками на стандартную приманку с подсолнечным маслом. Всего отработано 9 099 ловушко-суток и отловлено 1 869 мышеобразных грызунов. У каждого зверька определяли возраст и оценивали физиологическое состояние по комплексу признаков [5, 6]. Величину помета определяли косвенно по числу эмбрионов и плацентарных пятен. Вклад различных возрастных групп в наращивание численности популяции оценивали по максимальному числу зафиксированных следов размножения у зимовавших самок и сеголеток.

Фаунистический спектр мышеобразных представлен восемью видами; доминировали рыжая полевка и малая лесная мышь. Основное внимание при анализе материалов, касающихся популяционной структуры, уделялось малой лесной мыши как облигатному пойменнику с особым миграционным режимом.

Природная особенность поймы р. Большой Ик – незарегулируемость речного стока и вследствие этого ежегодные высокие и длительные подъемы воды в период весеннего половодья, продолжающиеся более месяца. Вода разливалась на несколько километров вокруг. Максимальная высота ее подъема за семилетний период наших наблюдений достигала 770 см. Уровень воды в межень (по данным расположенного здесь гидропоста) был в среднем 202 см. Высокая вода стояла обычно около трех (от одной до пяти) недель. Наши наблю-

дения проводились ежегодно после спада воды до осени и непосредственно во время наиболее интенсивного за период исследований половодья (когда картина его влияния должна была быть наиболее контрастной).

Естественно, что в условиях пойменного типа местности проявляется суммарный эффект действия метеорологических факторов и определяемого ими характера половодья с большим удельным весом последнего, поэтому мы специально учитывали температурный фон и сопутствующие ему явления (характер осадков, гололедные образования и т. п.), используя данные Оренбургской гидрометеообсерватории. Материалы по динамике уровня воды р. Большой Ик и метеоданные по району исследований представлены директором Оренбургской гидрометеообсерватории А. И. Ефимовым, за что автор выражает ему и сотрудникам этого учреждения искреннюю признательность.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

За период исследований общий фон метеорологических условий не имел резких отклонений от средноклиматической нормы. Сочетание метеоэлементов, определяющих условия существования грызунов в осенний и зимний периоды, были в целом благоприятными, за исключением осенне-зимнего периода 1987/1988 гг., характе-

ризовавшегося пониженным температурным режимом (до  $-41^{\circ}\text{C}$ ), дефицитом осадков с резкими перепадами температуры (до  $21^{\circ}\text{C}$ ), гололедными явлениями и сильным промерзанием почвы (до 98–150 см). Известно, что в жизнедеятельности грызунов и в определении уровня их численности большое значение имеет весенне-летний период. В поймах с выраженными паводками это становится еще более очевидным.

Половодья и паводки оказывают существенное влияние практически на все виды пойменных обитателей и на все стороны биоценологических связей. Степень благоприятности условий обитания определяется характером поемности, меняющимся по годам. В поймах под влиянием разливов постоянно идет сложная перестройка биоценозов. Видовая структура населения несходна по годам; различны в разные годы и сезонные аспекты ценозов [8], что неминуемо отражается на структуре фауны прилегающих территорий.

Анализ видового состава мышеобразных грызунов в наших сборах показал преобладание малых лесных мышей и рыжих полевок (рис. 1). Процент серых полевок рода *Microtus* был незначителен, а после интенсивного половодья в 1990 г. они не встречались в отловах на протяжении нескольких лет. Существенный подъем численности обыкновенной полевки

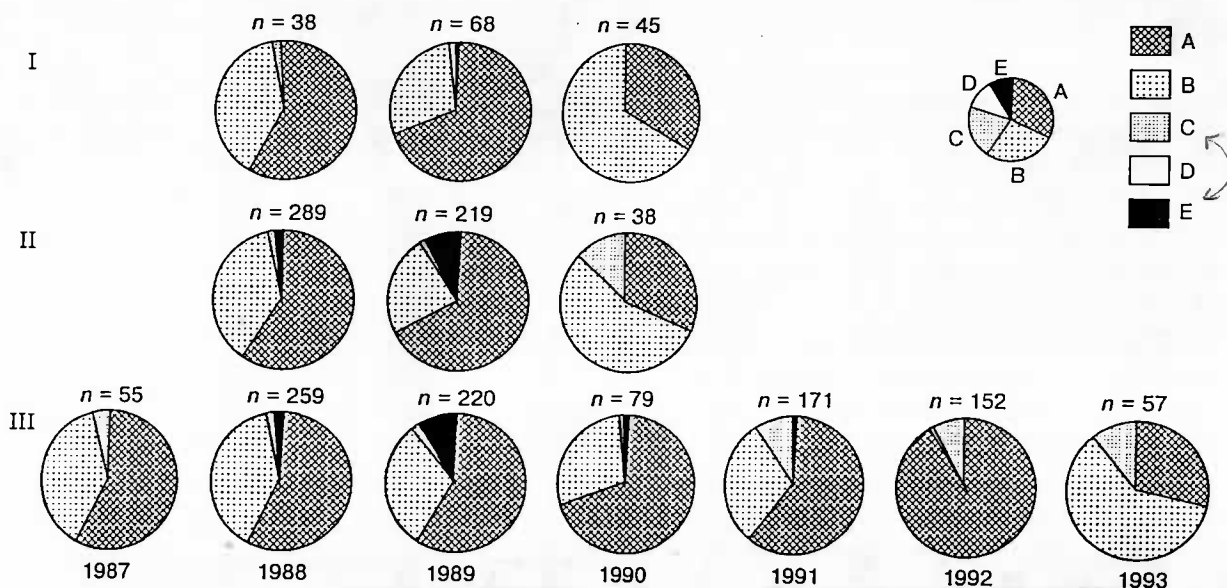


Рис. 1. Соотношение (%) видов мышеобразных грызунов в пойме р. Большой Ик по сезонам. I – весна, II – лето, III – осень; А – рыжая полевка, В – малая лесная мышь, С – серые полёвки, Д – красная полевка, Е – желтогорлая мышь.

(*Microtus arvalis*) отмечен нами лишь в 1997 г. на р. Сакмаре близ устья р. Большой Ик после двух лет подряд с невысоким уровнем половодья. Губительность паводков для серых полевков в поймах отмечали также Н. П. Наумов [9], Т. А. Адольф [1], М. Л. Калецкая [4]. Удельный вес в выборках желтогорлой мыши (*Ardemus (Sylvaeus) flavicollis*) в целом значителен, хотя здесь находится эколого-географический предел ее распространения. Высокая активность и миграционные способности мышей ставят их в более выгодное положение по сравнению с полевками, особенно при резком подъеме воды. Во всяком случае, на островках в период половодья мы встречали только полевков, мыши сосредоточивались у береговой кромки воды и в лощинах. Меньшая губительность затопления для лесных и домовых мышей регистрировалась и ранее [10, 13].

В начале весны распределение грызунов в пойме имело диффузный характер, с началом поступления талых вод они перемещались на возвышенные места, постоянно меняя свои убежища, отступая под натиском воды. Так, сезонные миграции обитателей поймы в период разлива реки повышали биоразнообразие фоновых зональных биотопов. Эти явления наиболее ярко проявлялись в поймах рек Урала и Сакмары. В конкретном районе исследований

почти не развита балочная сеть и отсутствуют островные участки лесной растительности на террасах, пригодных в качестве временных местообитаний, поэтому значительная часть грызунов погибала (рис. 2). В пик половодья они сосредоточивались вдоль береговой линии и в массе становились жертвами млекопитающих и пернатых хищников (миофаги почти полностью уничтожали даже давилочный материал). Хотя и в этой ситуации в немногочисленных лощинах и ложбинах, на гривах, заросших кустарниковой растительностью, обилие грызунов и их проникновение в остепненные участки речной долины существенно повышалось. Здесь же концентрировались и хищники.

В результате образования мозаичной структуры с высокой плотностью населения, неполноценности и недостаточности кормов (о чем свидетельствуют анализы желудков у отловленных грызунов: 85 % их практически пусты), использования случайных и ненадежных убежищ, усиления пресса хищников на период половодья для грызунов временно создавались весьма неблагоприятные условия существования. Так, нами зарегистрированы множественные случаи резорбции эмбрионов у беременных самок разных видов, не отмечавшиеся в другие сезоны. При такой высокой весенней элиминации в популяциях мышевидных грызу-

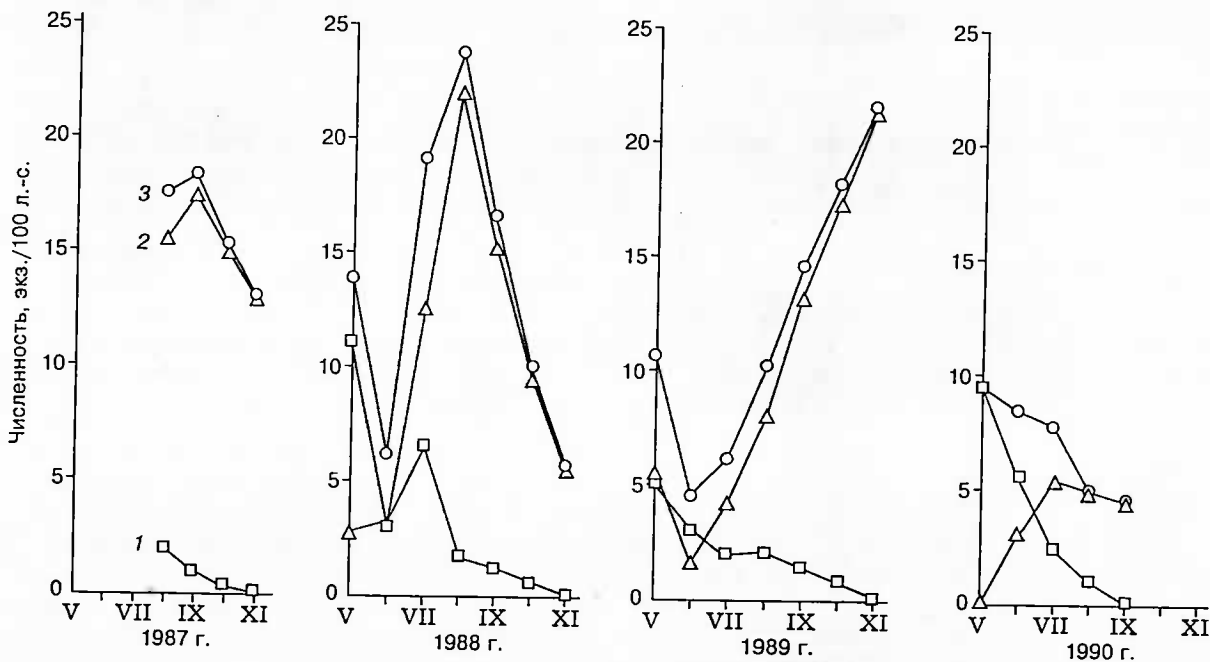


Рис. 2. Динамика структуры и численности популяции малой лесной мыши. V-XI - месяцы; 1 - зимовавшие, 2 - сеголетки, 3 - общая численность зимовавших и сеголеток.

нов важное значение имели численность зимовавших зверьков до наступления полых вод и успешность переживания ими половодья, т. е. исходное количество производителей в начале нового цикла размножения (рис. 3).

После спада воды начинался обратный процесс заселения поймы с восстановлением диффузной пространственной структуры, причем у мышей, как более вагильных видов, он происходил быстрее. В годы после высокого и длительного половодья (1990, 1993) нами отмечено изменение обычного соотношения видов при доминировании малой лесной мыши, восстановившееся к концу лета характерным для данного зооценоза преобладанием рыжей полевки. Подобное явление демонстрируют данные Н. Г. Евдокимова [3] о миграциях грызунов в пойме р. Сакмары. Таким образом, роль фоновых видов в пойменных сообществах постоянно меняется, поскольку трансформируется и вся экосистема.

На незавершенность полных циклов динамики численности животных в пойменных ценозах указывал А. А. Максимов [8], так как, несмотря на высокие темпы нарастания численности, продолжительный и высокий разлив может срезать волну подъема численности грызунов, которая в этом случае не завершается пиком. Наши данные позволяют проследить четкую тенденцию к обратной зависимости итоговой осенней численности грызунов от высоты и продолжительности весеннего паводка на р. Большой Ик. При этом для оценки характера половодья мы применили оригинальный

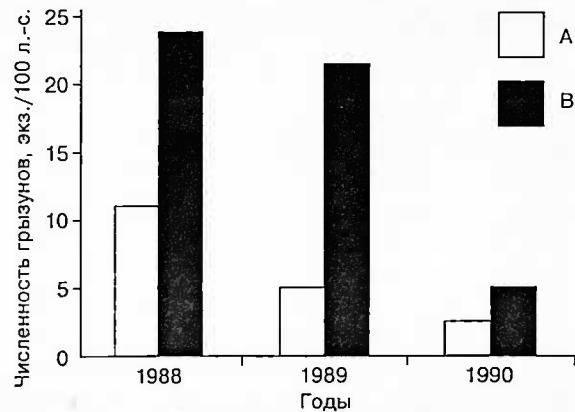


Рис. 3. Зависимость итогового уровня численности популяции от числа зимовавших в начале сезона размножения (на примере малой лесной мыши).

А – численность зимовавших, В – общая численность популяции.

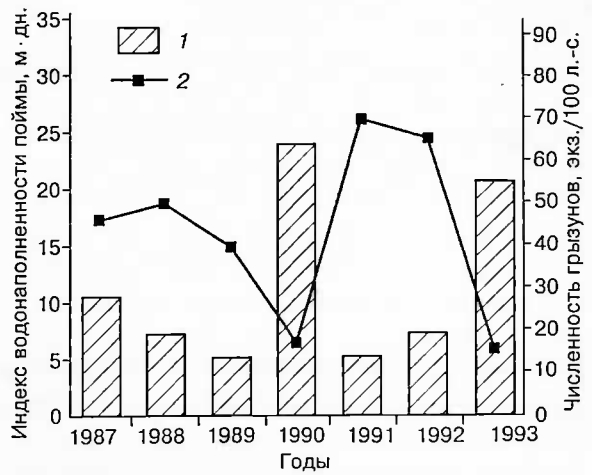


Рис. 4. Сопряженность динамики численности мышеобразных грызунов с характером половодья на Большом Ике.

1 – параметры половодья, 2 – численность грызунов.

“индекс водонаполненности” поймы, который интегрирует показатели максимального уровня воды и продолжительности половодья. Степень сопряженности между параметрами половодья и общей численностью грызунов достаточно высокая и достоверная ( $r = -0,87$  при  $p = 0,01$ ) (рис. 4). В годы невысоких весенних половодий с постепенным прибыванием воды и коротким периодом высоких отметок ее уровня данные наших учетов численности грызунов выше, чем при резком и высоком подъеме воды, а также при продолжительном периоде затопления большей части поймы и неблагоприятном сочетании метеозлементов в весенне-летний период. Так, жаркая и сухая погода всего лета 1988 г. способствовала быстрому просыханию и прогреванию почвы, раннему развитию растительности, формирующей кормовую базу грызунов, а в 1989 и 1990 гг. лето было дождливым и прохладным. 1990 г. характеризовался неблагоприятным сочетанием многих параметров: ранний и стремительный разлив; высокие отметки уровня воды держались около пяти недель; количество осадков в этот период превысило среднееголетнюю норму; летняя температура, напротив, была низкой (в среднем  $+19^{\circ}\text{C}$ ) – все это в значительной мере и обусловило существенный спад численности популяций.

Если рассматривать влияние половодья на популяционную динамику дифференцированно, по видам, то для малой лесной мыши указанная закономерность выполнялась не совсем четко, хотя коэффициент корреляции с уров-

Уровень численности	Высокий (1988 г.)		Средний (1989 г.)		Низкий (1990 г.)	
	Зимовавшие	Сеголетки	Зимовавшие	Сеголетки	Зимовавшие	Сеголетки
<i>n</i>	62	35	25	16	12	26
<i>X</i>	6,4	6,7	7,1	7,1	5,9	7,0
<i>Sx</i>	0,19	0,25	0,38	0,30	0,26	0,24
<i>lim</i>	4-9	3-10	4-12	5-10	4-7	5-10

нем половодья достаточно высок ( $r = -0,72$  при  $p = 0,01$ ). Экологическая специфика и, в особенности, активный миграционный режим этого вида, видимо, позволяли частично снимать лимитирующее действие данного фактора.

С ослаблением влияния половодья проявление некоторых популяционных механизмов, характерных биологических и экологических особенностей грызунов придавало определенную автономность популяционной динамике. Отношение к среде так или иначе преломлялось через функцию воспроизводства населения, регулируемую динамикой популяционной структуры и определяющую разный уровень численности популяции.

Многолетний мониторинг показал, что пойменная популяция малой лесной мыши в периоды отсутствия высоких и длительных затоплений могла достигать значительной численности благодаря большому репродуктивному потенциалу разных поколений и возрастных групп грызунов: как зимовавших, так и сеголеток. В размножении участвовали все без исключения самки-сеголетки первого поколения. Их плодовитость составляла в разные годы от 6,7 до 7,1 детенышей в помете (см. таблицу). Зимовавшие, не страдающие от половодья в годы низких разливов, при высоком уровне их численности могли вносить до 63,1 % вклада в прирост популяции, а в депрессию после высокого и затянувшегося половодья — лишь 28,2 % (судя по числу детенышей, рождавшихся от них в течение всего генеративного периода). Губительные весенние паводки (в сочетании с неблагоприятными метеорологическими и кормовыми условиями в послепаводковый период) лимитировали численность, нарушая возрастную структуру и репродуктивные процессы в популяции, что выражалось в ранней гибели зимовавших самок и, тем самым, в уменьшении числа производителей. В итоге весенняя экстр-

ремизация факторов среды снижала степень участия в наращивании численности старших возрастных групп (зимовавших). Основная роль в сохранении популяции в этом случае отводилась сеголеткам. Их вклад в прирост популяции достигал 71,8 %. Весеннее половодье, снижая численность, нарушало закономерные демографические перестройки в популяции, а длительный и высокий паводок мог препятствовать дальнейшему развитию не только автодинамических процессов, формирующих популяционный цикл, но и вообще нарушать воспроизводство населения (как в 1990 г.). Однако низкий уровень воды и скоротечный период половодья при прочих благоприятных условиях (температурный режим, влажность, корма и пр.) позволили популяции в 1991 г. сразу выйти из депрессии на пик численности (рис. 5), что говорит о значительных репарационных способностях пойменной популяции малой лесной мыши, обусловленных ее высоким репродуктивным потенциалом и возможностями его реализации. Перечисленные экологические особенности этого вида в период роста численности приводили к более широкому его расселению. При этом ограничением размножения сеголеток

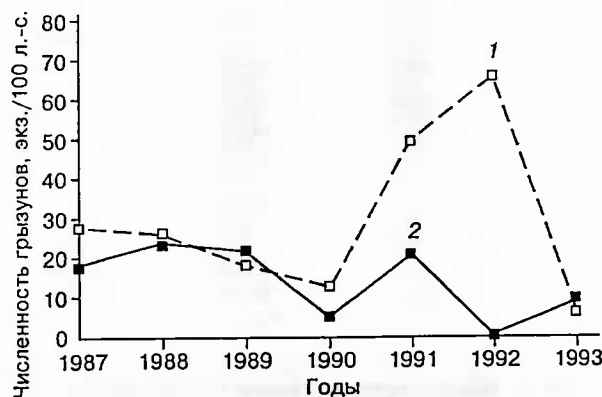


Рис. 5. Многолетняя динамика численности популяций доминирующих видов грызунов. 1 — рыжая полевка, 2 — малая лесная мышь.

более позднего рождения создавался резерв для нового цикла размножения популяции.

Многолетняя динамика численности малой лесной мыши и рыжей полевки в общем синхронна. Исключение составил лишь 1992 г., когда общее снижение численности мыши после пика усугубилось обострением межвидовых отношений с рыжей полевкой. Аналогичные взаимоотношения между этими видами отмечены ранее при изучении динамики их популяций в сосново-березовых лесах предлесостепной зоны Южного Урала [7]. Очевидно, такой характер межвидовых отношений стал возможным при отсутствии лимитирующего воздействия половодья. В следующем году влияние половодья вновь усилилось и не позволило популяциям обоих видов выйти на высокий уровень численности.

Анализ наблюдаемых экологических изменений в пойме демонстрирует влияние такого мощного фактора, как половодье, формирующего пространственно-демографическую структуру пойменных популяций мелких млекопитающих и лимитирующего уровень и динамику их численности, что, в конечном счете, определяет степень биологического разнообразия не только в интразональных сообществах поймы, но и в пограничных степных ландшафтах.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Параллельные наблюдения за режимом погоды, особенностями половодья и жизнедеятельностью мелких грызунов в пойме р. Большой Ик позволяют судить о том, что распределение, уровень и многолетняя динамика численности пойменных популяций грызунов существенно зависят от изменений гидрологического режима рек (особенно имеющих незарегулированный или частично зарегулированный сток). Показано, что эта зависимость носит обратно пропорциональный характер. Пойменный фактор становится определяющим в жизнедеятельности обитающих здесь грызунов. Так, проявление многолетних циклических колебаний их численности нарушается (сбивается, маскируется) лимитирующим воздействием интенсивных весенних половодий. При этом существенное значение имеют численность зверьков весной до половодья, успешное переживание периода затопления поймы зимовавшими и вы-

живаемость сеголеток (особенно первых пометов, размножающихся в год рождения) как основы для наращивания численности популяции.

Специфику пойменных биоценозов в рассматриваемом аспекте отражают большой динамизм, постоянные структурные трансформации (в частности, внутривидовые и биоценологические) и, соответственно, высокая устойчивость населения грызунов в целом к экстремальному действию половодья. В то же время распределение и численность мышей и полевок, определяющиеся комплексом факторов, сопровождающих половодье, служат повышению фаунистического разнообразия сопредельных ландшафтов.

Хотя высокая смертность мелких грызунов и является существенным атрибутом ежегодных половодий на реке с незарегулированным стоком (действующих угнетающе на растительный и животный мир лишь в периоды длительных и высоких разливов), речная пойма — исключительно благоприятная арена для их жизни. Кроме того, в период половодья, когда доступ человека в пойму минимален, там создаются временные резерваты для воспроизводства и сохранения естественного разнообразия флоры и фауны, и этот режим естественной охраны биоразнообразия распространяется и на приграничные территории, в том числе и не только во время разливов, вследствие ограниченного ведения здесь хозяйственной деятельности.

Таким образом, несмотря на то, что доля таких интразональных ландшафтов среди общих зональных невелика (около 3 % земной поверхности, по А. А. Максиму [8]), они характерны для разных природных зон и регионов. Их роль в поддержании и повышении биологического разнообразия (в разных его аспектах) весьма существенна и вследствие прогрессирующего экономического освоения территорий будет только возрастать.

### ЛИТЕРАТУРА

1. Т. А. Адольф, *Уч. зап. МГПИ*, 1951, 18: 1, 69–74.
2. С. Л. Вендров, К. Н. Дьяконов, *Водохранилища и окружающая природная среда*, М., Наука, 1976.
3. Н. Г. Евдокимов, *Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала*, Свердловск, УНЦ АН СССР, 1980, 89–100.
4. М. Л. Калецкая, *Тр. Дарвин. гос. заповедника*, 1957, 4, 7–78.



5. Н. Е. Колчева, *Экология*, 1986, 6, 51–58.
6. Н. Е. Колчева, Динамика экологической структуры популяции лесной мыши на Южном Урале: Дис. ... канд. биол. наук, Свердловск, 1992.
7. Н. Е. Колчева, Г. В. Оленев, *Экология*, 1991, 1, 43–52.
8. А. А. Максимов, Структура и динамика биоценозов речных долин, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1974.
9. Н. П. Наумов, Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов, М.: Л., Изд-во АН СССР, 1948.
10. Н. А. Никитина, П. А. Каргушин, Вопросы эпидемиологии и профилактики туляремии, М., 1958, 48–63.
11. Р. П. Савоськина, Флора и растительность долины реки Урал и прилегающих водоразделов в пределах Оренбургской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Днепропетровск, 1968.
12. А. А. Чибилев, Зеленая книга степного края, Челябинск, Юж.-Урал. кн. изд-во, 1987.
13. J. R. Flowerdev, S. J. G. Hall, J. C. Brown, *J. Zool.*, 1977, 182: 3, 323–342.

## Rodents of Flood-Plain Communities in the Time Course of Biodiversity in Intrazonal Landscapes

N. E. KOLCHEVA

A long-term monitoring of small rodents was carried out in intrazonal (flood-plain) biocenoses that have a considerable importance for the maintenance of biological diversity of background steppe landscapes. During 7 years, the influence of weather regimes and of the spring flood character of a river with a non-regulated runoff on the life activity of floodplain inhabitants – mice and voles – was studied. The seasonal cyclic time course of distribution of Muridae – regular seasonal migrations from the floodplain deciduous forest to borderline biotopes (with formation of a mosaic spatial structure) and back (with restoration of diffuse structure) – was observed.

A tendency to inverse dependence of the final autumn numbers of rodents on the height and character of the spring flood of the river has been found. Annual variation of the species structure of rodents of floodplain communities and relation of the seasonal change of dominant species with the character of floods has been demonstrated. The effect of autoregulatory population mechanisms was levelled out by the flood, due to which incompleteness of time cycles of the numbers was a usual phenomenon. In water deficient years, weakening of the influence of this factor resulted in a certain autonomy of the population dynamics and in manifestation of interspecific relationships in the Muridae populations.

It has been demonstrated that floods (and concomitant natural phenomena) are an important ecological factor which determines the diversity, numbers and distribution of rodents in the zone of flood and in immediate neighborhood and therefore creates the basis for increasing the faunistic diversity of surrounding landscapes.