УДК 574:574.3:599.323.4

О.А. Жигальский

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ В УДМУРТИИ

На основании 28–29-летних комплексных наблюдений за численностью и демографической структурой населения рыжей полевки в оптимуме ее ареала исследованы причины значительных колебаний численности рыжей полевки. Выявлены синхронные изменения численности на разных стационарных участках. Палитра существующих сочетаний сроков начала репродуктивной активности с экзогенными факторами формирует многолетнюю динамику рыжей полевки в оптимуме ареала.

Ключевые слова: популяция, многолетняя динамика, численность, демографическая структура, размножение, рыжая полевка, *Myodes (Clethrionomys) glareolus.*

Для популяций многих видов мелких млекопитающих характерны значительные колебания численности. Некоторые изменения носят кратковременный характер (например, сезонные, протекающие в течение весенне-осеннего периода репродукции), тогда как другие могут продолжаться от 2 до 5 лет [1-8].

Выживание, воспроизводство и миграции – демографические переменные, ответственные за временные и пространственные различия в колебаниях численности популяций мелких млекопитающих [5; 9-14].

Начало популяционного роста может определяться, во-первых, сезонными и погодными явлениями, во-вторых, низкой смертностью зверьков в зимний период, а также высоким уровнем воспроизводства. Спад численности, как правило, связывают с неблагоприятными погодными условиями и с запаздывающим воздействием предшествующих высоких численностей на качество естественной среды и состояние животных [2; 5; 12; 14-19].

Цель исследования – анализ особенностей динамики численности рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Shreber 1780) в оптимуме ее видового ареала. Работа основана на материалах многолетних стационарных наблюдений за состоянием популяции рыжей полевки и комплексом внешних условий.

Материалы и методика исследований

Материал, используемый в данной работе, собран зоологами ЦГСЭН в Удмуртской Республике в зеленой зоне г. Ижевска; отловы проводились на трех стационарных участках с удаленностью друг от друга 5-25 км. Стационары расположены в центре Удмуртии (зеленая зона г. Ижевска). Объем материала, используемого в работе, представлен в табл. 1.

Таблица 1

Объем использованного материала

Стационар, географические координаты	Период исследования / число лет	Число отработанных лов/сут.	Количество отловленных животных
Кенский лес, 56º41'с. ш., 53º19'в. д.	1973-2001/29	41151	10398
Вараксино, 56º52' с. ш., 53º10' в. д.	1974-2001/28	31330	8136
Як-Бодьинский тр-т, 56º54' с. ш., 53º20' в. д.	1974-2001/28	30436	8359
ИТОГО		102917	26893

Стационарные точки учета расположены в зеленой зоне г. Ижевска с удаленностью от центра города 5-20 км. Стационар «Кенский лес» расположен в южной части зеленой зоны г. Ижевска с удаленностью от центра 20 км. Стационар «Вараксино» расположен в северо-западной части зеленой зоны города, на правой стороне Ижевского пруда (р. Иж). Удаленность от центра 5 км. Стационар «Як-Бодьинский тракт» расположен в северной части зеленой зоны г. Ижевска с удаленностью от центра 7 км, расположен на левом берегу пруда. Вокруг лесных массивов расположены садовые уча-

стки, детские оздоровительные учреждения и другие постройки. Лесные массивы постоянно посещаются населением, имеется система троп и дорожек.

В геоботаническом отношении все исследуемые стационары находятся на территории, где происходит контакт южно-таежных и широколиственно-хвойных лесов. В древесном ярусе совместно присутствуют хвойные и широколиственные породы: ель, пихта, липа, клен платановидный, вяз гладкий и шершавый. Липа встречается вместе с елью и пихтой в первом ярусе и является основным компонентом второго яруса. Остальные широколиственные породы образуют второй ярус и подлесок, но, как правило, их обилие невелико. В травянистом ярусе совместно с видами широколиственных лесов произрастают сныть обыкновенная, медуница неясная, щитовник мужской, фиалка удивительная и др. и таежные – кислица, брусника, черника, майник двулистный, плауны, разнообразные виды мхов [20; 21]. Моховой покров представлен слабо – 10%. Лес достаточно сильно захламлен поваленными деревьями, хворостом и т.п.

Материал добывался стандартным методом ловушко-линий [22]. Зверьков отлавливали давилками типа Геро. В качестве приманки использовали кусочки хлеба, смоченные в подсолнечном масле. Учеты мелких млекопитающих проводили на стационарных участках линиями давилок по 50 шт. с расстоянием между ловушками 5 м. На одну точку выставлялось от 2 до 5 линий, с расстоянием друг от друга 50 м. Учетные линии экспонировались одну ночь. Отловы полевок проводили регулярно четыре раза в год (апрель, июнь, август и октябрь). В отловах во все месяцы преобладала рыжая полевка – 70,4%.

Морфологический анализ добытых зверьков проводили по общепринятой схеме [22]. В работе используются три возрастные группы: 7-16, 3-6 и 1-2 месяца. У каждого добытого зверька, помимо возраста, определяли состояние генеративных органов. У самцов измеряли семенники и их придатки. К половозрелым или размножающимся относили самок беременных, родивших и кормящих, или оплодотворенных, а самцов – по степени развития придатков (длина – 8-9 мм) и начавшимся сперматогенезом.

Оценку численности и структуры населения мелких млекопитающих, обитающих на стационарах, проводили по средним многолетним значениям численности видов, их доли и степень изменчивости данных показателей (стандартное отклонение и коэффициент вариации). Для оценки согласованности изменений численности на разных стационарах использовали корреляционный анализ.

Достоверность различий в уровнях средних проверялась при помощи дисперсионного анализа и метода множественных сравнений Шеффе.

Результаты и их обсуждение

Численность населения рыжей полевки на стационарах за годы наблюдений даже весной редко опускалась ниже 2,0%, а в сезонный максимум она достигала в среднем по многолетним учетам до 29,9% – 34,6%, а в отдельные годы до 86,5% (рис.). В последние 17 лет наблюдений рыжие полевки стали особенно многочисленны. Динамика населения рыжей полевки имеет две ярко выраженные составляющие – сезонную и многолетнюю.

Кенская популяция. В начале сезона размножения (апрель) относительная численность рыжей полевки на кенском стационаре (рис.), по среднемноголетним данным, равна 7,7%, а в разные годы изменяется от 0,1% до 23,7%. В течение летнего сезона численность популяции постепенно растет, достигая в июне 15,1% (средняя многолетняя), а в сезонный пик (август) до 30,0% (в разные годы изменяясь от 1,0% до 76,0%). К концу октября поголовье полевок снижается и достигает значений 18,0% (от 0,5% до 54,0%). В сезонной динамике отчетливо прослеживаются два периода – это рост (апрель-июнь-август) и спад (август-октябрь-апрель следующего года).

Вариабельность общей численности рыжей полевки также имеет сезонную динамику. Коэффициент вариации максимален в начале сезона размножения – 94,9%, по-видимому, это связано с межгодовыми различиями в выживаемости рыжей полевки в зимний период и в сроках начала сезонного размножения. К августу значение коэффициента вариации снижается, достигая своего минимума – 67,5% и к октябрю вновь возрастает до 74,4%.

Прирост населения рыжей полевки с апреля по август в разные годы изменяется от 0,7 до 13,0 раза (многолетнее среднее значение 3,9 раза). Наибольшие скорости прироста, как правило, наблюдались в годы с низкой весенней численностью. От сезонного пика до октября численность снижается в среднем в 1,7 раза, а с октября по апрель следующего года – еще в 2,3 раза.

Начало сезона размножения рыжей полевки и его длительность на кенском стационаре в разные годы колеблется в значительных пределах. Первые беременные самки появляются примерно в третьей декаде апреля, причем сроки их появления растянуты на одну – две недели. В некоторые годы при благоприятном сочетании внешних и внутренних факторов на стационаре наблюдается подснежное размножение – позднеосеннее (ноябрь-декабрь), иногда ранневесеннее (февраль – март), а в 1985 и 1999 гг. размножение не прекращалось весь осенне-зимний период [5; 19]. Массовое размножение рыжей полевки обычно прекращается в конце августа – начале сентября, но в отдельные годы (высоких численностей) – в июле, а в некоторые годы (низких численностей) еще в октябре в популяции присутствуют репродуктивно активные самки. В большинстве случаев репродуктивно активные самки встречаются в течение 4-6 месяцев, но при благоприятных условиях репродуктивный сезон может продолжаться без перерыва 15 месяцев.

В начале сезона размножения среди перезимовавших полевок в популяции преобладают самцы, но уже с июня и до октября в популяции преобладают самки. Преобладание самцов в весенней популяции можно объяснить различиями в подвижности самцов и самок, а также преобладанием самцов сеголеток в конце сезона. В течение репродуктивного сезона преобладают самки, и связано это, вероятно, с большей подвижностью и смертностью самцов. В группе животных 3-6-месячного возраста в течение всего сезона преобладают самки, и лишь к октябрю – самцы. В самой молодой группе прибылых полевок (возраста 1-2 месяца) весной количество самок и самцов одинаково, к июню начинают преобладать самки, а далее до конца сезона в популяции преобладают самцы. Подобное соотношение полов удерживается в популяции до весны следующего года.

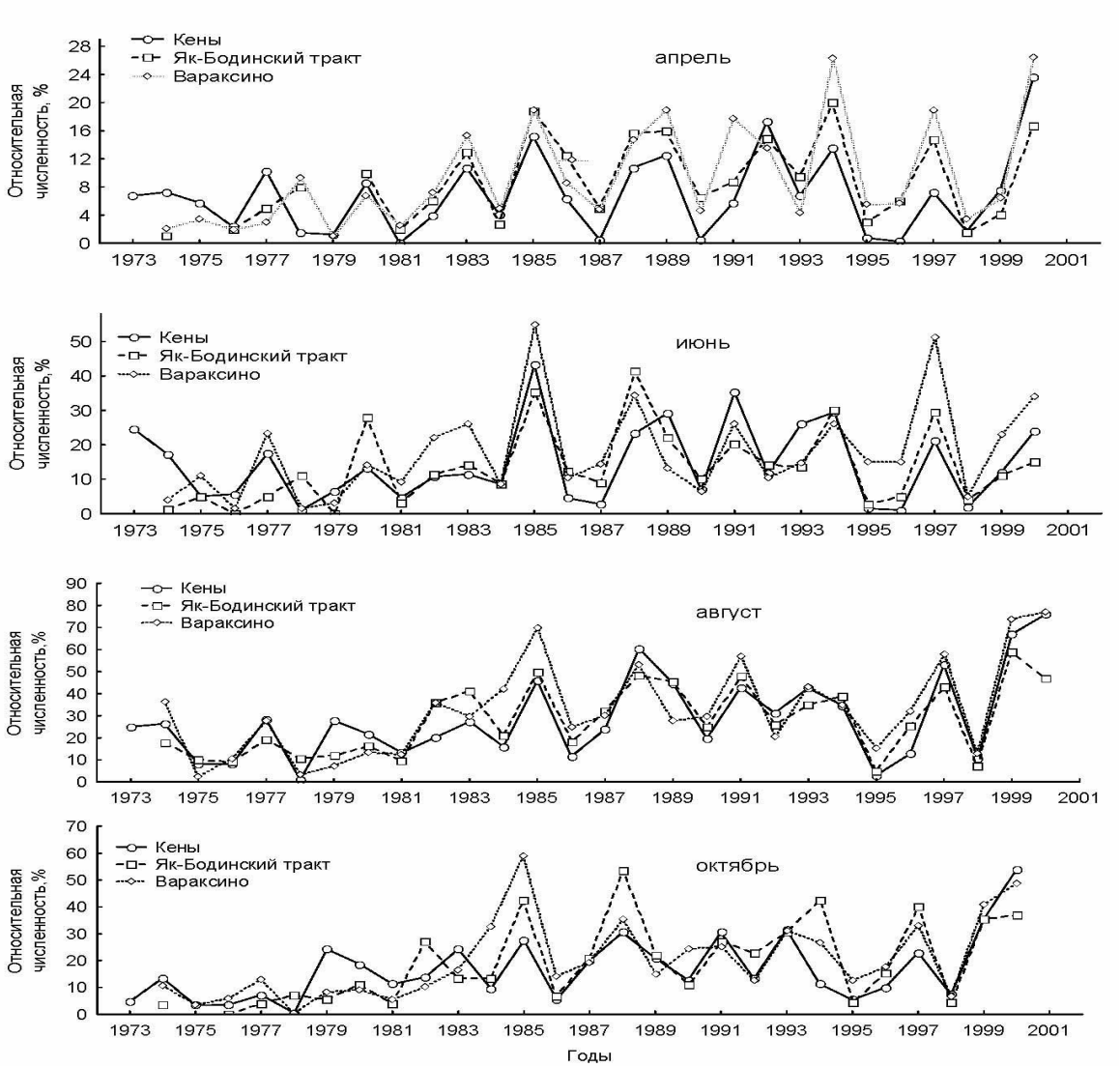

Рис. Многолетняя динамика численности рыжей полевки на трех стационарах в разные месяцы сезона размножения

Вараксинская популяция. Многолетние наблюдения за рыжими полевками на стационаре «Вараксино» показывают, что большинство учетов имеют уровни с высокой численностью, как в начале, так и в конце сезона (рис.). Сезонная динамика имеет вид, характерный для мелких млекопитающих лесов умеренной зоны.

В апреле относительная численность по среднемноголетним наблюдениям на стационаре «Вараксино» равнялась 10,7% и в разные годы изменялась от 1% до 43,5%. В течение летнего сезона численность рыжих полевок растет. В июне она возрастает до 19,0%, а к концу августа достигает своих максимальных значений – 34,6% (изменения численности в разные годы в эти периоды колеблется от 1,5% до 77,0% и от 2,5% до 86,5% соответственно). В октябре численность снижается и в среднем достигает 20,7% (в разные годы от 0,5% до 59,0%) (рис.).

Изменчивость общей численности так же, как и сама численность имеет ярко выраженную сезонную динамику. Наибольшие коэффициенты вариации наблюдаются в начале сезона размножения и максимального роста популяции – 91,3%, что связано с различной выживаемостью, временем начала размножения и с различиями в скорости прироста популяции в разные годы. В августе во время сезонного пика изменчивость численности относительно минимальна (66,7%), так же, как и численность в это время она наиболее стабильна в разные годы. В октябре коэффициент вариации вновь возрастает до 71,7%.

Увеличение численности рыжей полевки на стационаре «Вараксино» с начала сезона размножения до момента достижения сезонного пика в августе в разные годы изменяется от 0,7 до 16,9 раза (в среднем 3,2 раза). Прирост численности с апреля по июнь и с июня по август, одинаков и равен 1,8 раза. В промежуток времени от сезонного пика до октября (конец сезона размножения) численность снижается в 1,7 раза, а с октября по апрель следующего года – в 1,9 раза.

Изучаемая популяция рыжей полевки на стационаре «Вараксино», как и на других стационарах, отличаются значительными годовыми колебаниями в сроках начала размножения, его продолжительностью и возрастным составом в весенний период. Обычно наиболее интенсивно репродуктивный процесс протекает со второй, третей декады апреля до августа, но в некоторые годы размножение начиналось не позднее февраля-марта, а иногда и раньше. Из 28 анализируемых лет зверьки, родившиеся в зимний и ранневесенний период, отмечены в одиннадцати случаях. Конец массового размножения также изменчив по годам: в одни годы он может закончиться в июне, а в другие беременные самки регистрируются и в конце октября.

Соотношение полов среди животных, обитающих на стационаре, как и другие показатели, имеют сезонные и возрастные изменения. В апреле в группе зверьков, достигших возраста 7-16 месяцев, преобладают самцы, к июню соотношение половых групп выравнивается и поддерживается до конца репродуктивного сезона, причем разница между полами с каждым туром увеличивается в пользу самок. Больший процент самцов в весенней популяции можно объяснить их преобладанием и в конце предыдущего сезона размножения и, по-видимому, половыми различиями в подвижности зверьков. В августе и октябре наблюдается резкое преобладание самок в группе прибылых полевок возраста 3-6 месяцев в течение всего сезона, лишь в октябре соотношение полов меняется в пользу самцов. В группе 1-2 месяцев в начале сезона и в июне преобладают самки, в августе преобладают самцы, но к октябрю соотношение полов опять меняется в пользу самок.

Як-Бодьинская популяция. На стационаре «Як-Бодьинский тракт», как и на других стационарах, за исследованный период наблюдались высокие уровни численности рыжей полевки, как в начале, так и в конце сезона размножения (рис.)

В начале сезона размножения относительная численность на стационаре «Як-Бодьинский тракт» составляет 9,0%, а в течение 28 лет исследований изменяясь от 1,0% до 25,5%. К июню численность достигает 14,8%, а к сезонному максимуму (август) 29,8% (минимальное значение – 4,8%, максимальное значение – 80,0%). В середине октября она снижается и достигает 19,6%, в разные годы изменяется от 0,1 до 53,3% (рис.). В сезонной динамике численности отчетливо прослеживаются два периода – это рост и спад.

Показатели изменчивости общей численности, как и на других стационарах, имеют выраженную сезонную динамику. Наибольшие коэффициенты вариации наблюдаются в период максимального роста численности (июнь). В августе во время сезонного пика изменчивость численности минимальна. В октябре она вновь возрастает.

Прирост численности рыжей полевки на стационаре «Як-Бодьинский тракт» с апреля по август в среднем за период исследований увеличивался от 1,3 до 17,7 раза, а в среднем за 28 лет – в 3,3 раза.

С апреля по июнь и с июня по август по средне многолетним данным увеличение численности примерно одинаковое, но чуть больше во второй половине репродуктивного периода (1,6 и 2,0 соответственно). С августа по октябрь численность снижается в 1,5 раза, а с октября по апрель следующего сезона в 2,2 раза.

Как и на других стационарах, рыжая полевка имеет годовые колебания в сроках начала сезонного размножения, поэтому наблюдаются значительные изменения как возрастного состава в весенний период, так и продолжительности репродуктивного периода.

Весной на стационаре в соотношении полов в разных возрастных группах преобладают самцы, а в группе 7-16 месяцев – самки. Сезонная динамика соотношения полов по возрастным группам и их изменчивость у прибылых зверьков, в сравнении с перезимовавшими, имеют иную картину. Изменения доли самцов и самок и их вариабельность в возрастной группе 3-6 месяцев происходит следующим образом. В начале сезона размножения доля самцов в популяции низка. В течение сезона доля самцов растет, достигая своего максимума в октябре. У возрастной группы 1-2 месяцев доля самцов максимальна в августе. В октябре доля самцов и самок возрастной группы 1-2 месяцев падает, а их изменчивость увеличивается, что связано с межгодовыми особенностями окончания размножения.

Выводы

1. В апреле численность рыжих полевок на всех стационарах минимальна, а ее вариабельность высока. Изменчивость общей численности напрямую связана с многолетней динамикой рыжей полевки, временем начала размножения и с выживаемостью полевок в зимний период. Статистический анализ демографических признаков рыжей полевки, отловленных в апреле, показал, что стационары по этому показателю значимо не отличаются друг от друга. Имеющиеся небольшие отличия между выборками можно объяснить особенностями биотопов – их емкостью.

2. В июне, в сезон максимального размножения, происходит рост численности зверьков на всех стационарах, однако изменчивость данного показателя различна. Статистическое сравнение популяционных показателей в июне также не обнаружило различий. В июне на всех стационарах преобладают самки.

3. В август (сезонный пик) численность на всех стационарах достигает своего максимума, причем в сравнении с другими месяцами стабильность данного показателя в это время максимальна. Соотношение полов примерно одинаковое с некоторым преобладанием на разных стационарах то самцов, то самок. При сравнении демографических характеристик статистический анализ показал, что стационары друг от друга в августе достоверно не отличаются.

4. В октябре общая численность и ее стабильность на всех стационарах снижается. Данное явление можно объяснить тем, что в это время практически отсутствует размножение, уменьшается и общая активность зверьков. В соотношении полов происходят изменения, в популяции начинают преобладать самцы. По анализируемым показателям статистически достоверные различия между стационарами не зарегистрированы.

5. Многолетние изменения численности рыжей полевки на всех стационарах синхронны, несмотря на некоторые различия в сезонной динамике каждого года.

6. Близкая численность и демографическая структура населения стационаров и синхронность их изменения позволяют утверждать, что на всем обследованном пространстве обитает единая популяция рыжей полевки.

7. На основании многолетних исследований численности рыжей полевки в Республике Удмуртия разработана статистическая модель функционирования очага Пуумала хантавирусной инфекции, позволяющая заблаговременно прогнозировать вспышки активности геморрагической лихорадки с почечным синдромом [23; 24]. Точность прогноза достаточно высока, например, прогноз числа заболеваний в 2011 г. совпал на 96%. Предложенная модель может рассматриваться как практическая реализация исследования.

Автор выражает глубокую признательность А.Д. Бернштейн и А.В. Хворенкову за предоставленные материалы и обсуждение полученных результатов, а также С.П. Трушину за помощь в подготовке статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы Президиума РАН и УрО РАН (12–С–4–1012) и (12-П-4-1048).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Башенина Н.В., Бернштейн А.Д., Воронов Г.А. и др. Динамика численности // Европейская рыжая полевка М.: Наука, 1981. С. 245-268.
2. Krebs C.J. Population cycles revisited // J. of Mammal. 1996. Vol. 77. P. 8-24.
3. Bjoernstad O.N., Stenseth, N.C., Saitoh T., Lingjaerde O.C. Mapping the regional transition to cyclicity in *Clethrionomys rufocanus*: special densities and functional data analysis // Research in Population Ecology. 1998. Vol. 40. P. 77-84.
4. Ивантер Э.В., Жигальский О.А. Опыт популяционного анализа механизмов динамики численности рыжей полевки на северном пределе ареала // Зоол. журн. 2000. Т. 79, № 8. С. 976-989.
5. Жигальский О.А. Анализ популяционной динамики мелких млекопитающих // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 9. С. 1078-1106.
6. Роговин К.А., Мошкин М.П. Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс (штрихи к давно написанной картине) // Журн. общей биол. 2007. Т. 68, № 4. С. 244-267.
7. Жигальский О.А. Структура популяционных циклов рыжей полевки (*Myodes glareolus*) в центре и на периферии ареала // Изв. РАН. Сер. биол. 2011. № 6. С. 733-746.
8. Zhigalskii O.A. Structure of the Bank Vole (*Myodes glareolus*) Population Cycles in the Core and Periphery of Its Species Area // Biology Bulletin. 2011. Vol. 38, № 6. P. 629-641.
9. Большаков В.Н., Кубанцев Б.С. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. М.: Наука, 1984. 232 с.
10. Verner L., Getz L.L. Significance of dispersal in fluctuating populations of *Microtus ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* // J. of Mammal. 1985. Vol. 66. P. 338-347.
11. Lin Y.K., Batzli G.O. The influence of habitat quality on dispersal, demography and population dynamics of voles // Ecological Monographs. 2001. Vol. 71. P. 245-275.
12. Getz L.L. Vole population fluctuations: why and when // Acta Theriol. Sinica. 2005. Vol. 25. P. 209-218.
13. Torbjørn E. Optimal onset of seasonal reproduction in stochastic environments: When should overwintering small rodents start breeding? // Ecoscience. 2007. Vol. 14, № 3. P. 330-346.
14. Жигальский О.А. Популяционные циклы рыжей полевки *Myodes* (*Clethrionomys*) *glareolus*: связь с репродуктивным процессом // Изв. Самар. НЦ РАН. 2011. Т. 13, № 5. С. 185-191.
15. Zhigalsky O.A. Factorial analysis of population dynamics in rodents // Polish ecological studies. 1993. Vol. 18, № 1–2. P. 3-158.
16. Жигальский О.А., Хворенков А.В., Бернштейн А.Д. Циклы численности и демографическая структура в популяциях мелких млекопитающих // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата: материалы Междунар. симпоз., 11-16 ноября 2002 г. Казань. 2002. С. 30-38.
17. Мамина В.П., Жигальский О.А. Анализ механизмов регуляции в системе «Плотность – семенник – сперматозоиды – фертильность» у мелких млекопитающих // Доклады Академии наук. 2006. Т. 406, № 2. С. 275-277.
18. Маркина Т.А. Влияние половодья на сезонную динамику численности и структуру населения мелких млекопитающих юго-востока Мещеры // Изв. Самар. науч. центра Российской академии наук. 2010. №12-1. С. 147-152.
19. Жигальский О.А. Динамика численности и структуры населения рыжей полевки (*Myodes* (*Clethrionomys*) *glareolus*) при зимнем и весеннем начале размножения // Зоол. журн. 2012. Т. 91. № 5. С. 619-628.
20. Природа Удмуртии / науч. ред. А.И. Соловьев. Ижевск: Удмуртия, 1972. 398 с.
21. Завьяловский район: природа, история, экономика / отв. ред. Н.Г. Ильминских. Ижевск: Ижевский полиграфический комбинат, 2000. 420с.
22. Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Жигальский О.А. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: ЛКИ, 2008. 416 с.
23. Кшнясев И.А., Жигальский О.А., Бернштейн А.Д., Апекина Н.С., Останина М.Г. Статистическое моделирование активности очага Пуумала хантавирусной инфекции // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: материалы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 90-летию ВНИИОЗ им. проф. Б.М. Житкова (22-25 мая 2012 г.) / ГНУ ВНИИОЗ им. проф. Б.М. Житкова Россельхозакадемии / под общ. ред. В.В. Ширяева. Киров, 2012. С. 356-357.
24. Жигальский О.А. Анализ методов прогнозирования заболеваемости зоонозными инфекциями // Эпидемиология и вакцинопрофилактика. 2012. № 3 (64). С. 26-31.

Поступила в редакцию 25.06.12

O.A. Zhigalskii

Seasonal dynamics of bank vole population in Udmurtiya

The purpose of the present paper is to show the reasons for considerable fluctuations of the number of bank vole on the basis of 28 summer comprehensive research over the number and demographic structure of its population in an optimum of its area. We have disclosed synchronous changes of the number on different stationary sites. The palette of the existing combinations for the start terms of reproductive activity with exogenous factors forms multiannual dynamics of bank vole in the area optimum.

Keywords: population, multiannual dynamics, number, demographic structure, reproduction, bank vole, *Myodes (Clethrionomys) glareolus.*

Жигальский Олег Антонович,
доктор биологических наук, профессор

ФГБУН «Институт экологии растений и животных УрО РАН»
620144, Россия, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
E-mail: zig@ipae.uran.ru

Zhigalsky O.A., doctor of biology, professor

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Science
202, 8Marta street, Ekaterinburg, Russia, 620144
E-mail: zig@ipae.uran.ru