

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Институт экологии растений и животных

На правах рукописи

УДК 574:599.323.4:591.526

КОЛЧЕВА
Наталья Евгеньевна

ДИНАМИКА ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ
ПОПУЛЯЦИЙ ЛЕСНОЙ МЫШИ НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

03.00.16 - экология

Наталья

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Екатеринбург - 1992

Работа выполнена в Институте экологии растений и животных
Уральского отделения РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Л.М.Созюмова

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
А.Г.Малеева
кандидат биологических наук, старший
научный сотрудник А.Г.Васильев

Ведущая организация: Волгоградский государственный педаго-
гический институт

Зашита состоится "19" июн 1992 г. в 12 часов на засе-
дании специализированного совета Д.002.05.01. по защите диссер-
таций на соискание ученой степени доктора наук при Институте
экологии растений и животных Уральского отделения РАН по адресу:
620008, г.Екатеринбург, ГСП-511, ул. 8 Марта, 202.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке
Института экологии растений и животных УрО РАН.

Автореферат разослан "17" июня 1992 г.

Ученый секретарь специализированного
совета, кандидат биологических наук

М.Г.Нифонтова



Актуальность темы. Среди основных проблем экологии животных центральное место в исследованиях уже довольно продолжительный период занимают вопросы регуляции динамики популяций. С одной стороны, это связано со сложностью и многогранностью популяционных явлений, с другой стороны, представляет большой интерес, исходя из запросов экологической теории и практики. В разнообразии приспособлений, выработанных популяциями грызунов при распределении своих функций в пространстве и во времени, важное место принадлежит структурно-популяционным адаптациям. Чем сдожнее структура, тем сложнее и механизмы регуляции процессов, трансформирующихся через экологическую структурированность популяции (Швартц, 1969; 1980; Ивантер, 1976; Шилов, 1977). В этом отношении исследование динамики экологической структуры имеет важное значение для изучения синункционирования популяционных систем. Кроме того, поскольку у Михайлова многие стороны этой проблемы, вследствие известных трудностей диагностики возраста, не исследованы, настоящая работа представляет более широкий научный интерес.

При изучении закономерностей функционирования популяционной структуры и формирования динамики численности не всегда достаточно полно отражаются экологические характеристики природных популяций в сравнительно-географическом плане. Особую актуальность приобретает изучение в этом плане такого широкоареального вида как *Apodomys sylvaticus* L. на Урале.

В условиях возрастающего антропогенного пресса (в разных его аспектах) очевидна необходимость создания системы экологического мониторинга на заповедных территориях и всестороннего изучения эндемичных фаунистических комплексов (и их компонентов) с целью установления закономерностей их функционирования, прогнозирования, развития теории экологических основ охраны природных ресурсов, решения ряда задач экологической оптимизации пригодопользования (Швартц,

1970; 1975; 1976; Одум, 1975; Изгаэль, 1984).

Цель и задачи исследования. Основная цель работы – изучение динамики экологической структуры в связи с изменениями численности популяций лесной мыши в газных местообитаниях на Южном Урале.

В соответствии с этой целью необходимо было решить следующие задачи: 1) выделить основные параметры возрастной диагностики у лесной мыши и разработать метод комплексного анализа возрастной структуры для природных популяций; 2) изучить возрастной состав популяций лесной мыши в экологически неравнозначных условиях Южного Урала; 3) охарактеризовать роль отдельных структурно-возрастных категорий в репродуктивном процессе на разных фазах численности популяций; 4) оценить значение экологической структуры в формировании динамики численности популяций лесной мыши на Южном Урале.

Научная новизна. 1. На основе оригинальных и литературных данных разработана схема анализа возрастных изменений краинологических характеристик (по 9 классам) у лесной мыши с учетом сезонной динамики интенсивности стирания зубов и возрастных изменений черепа, а также морфотипических вариантов изменчивости моляров 2. Предложен метод комплексного (с использованием нескольких возрастных показателей) выделения элементарных структурно-возрастных групп (когорт) в популяции лесной мыши. На его основе и по данным мечения проанализирована возрастная структура популяций лесной мыши в разных ландшафтно-климатических условиях на разных фазах сезонной и многолетней динамики численности. 3. Оценка межпопуляционных различий в динамике основных параметров, характеризующих процесс воспроизводства, позволила выявить ряд особенностей структурно-популяционных адаптаций у лесной мыши на Ю.Урале. 4. Впервые для мышей показана закономерная трансформация возрастной структуры на разных фазах динамики численности подобно таковой у полевок.

Научная и практическая значимость. Раскрыты некоторые законо-

мерности динамики экологической структуры и численности лесной мыши на Южном Урале. Для диагностики возраста у лесной мыши разработана схема возрастных изменений краниологических характеристик (с учетом сезонной, половой, морфотипической изменчивости). При апробации ее на животных из разных популяций был предложен метод комплексного анализа возрастной структуры, позволяющий определять состав популяции до уровня элементарных возрастных групп (когорт).

Материалы по экологической структуре и влиянию на ее динамику абиотических факторов могут быть использованы в разработках экологически обоснованного краткосрочного прогнозирования состояния и уровня численности популяций лесной мыши, а также определения сроков проведения дератизационных мероприятий в ряде районов Ю.Урала.

Часть сведений, полученных в результате работы над темой диссертации, вошли в отчет "Экологические предпосылки поддержания природной очаговости клещевого быдебелита на Урале" по хоздоговору со Свердловским СЭС; предложенные рекомендации в настоящее время используются эпидемиологами в практической работе.

С целью совершенствования отловов грызунов было внесено дополнение в конструкцию используемого типа ловушек и оформлено гацпредложение за № 184 от 24.II.88 г.

Апробация работы. Основные материалы диссертационной работы были представлены на двух конференциях молодых ученых ИЭРМ (Свердловск, 1985; 1987), четырех региональных совещаниях (Свердловск, 1986; 1989; 1990; Оренбург, 1990), IV и V съездах Всесоюзного териологического общества (Москва, 1986; 1990), Всесоюзном совещании по грызунам (Нальчик, 1988), III международном симпозиуме "Грызуны и окружающая среда" (Франция, Лион, 1991). Отдельные фрагменты работы неоднократно докладывались на отчетных сессиях и семинарах лаборатории.

Публикации результатов исследования. По теме диссертации опу-

бликовано 18 работ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, пяти глав, выводов, списка литературы и приложения; изложена на 179 страницах, содержит 16 рисунков и 14 таблиц. Список цитированной литературы включает 273 наименования, из них 79 на иностранных языках.

Глава I. ПРИРОДНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Дается физико-географический очерк районов исследования: первый находится на территории Ильменского заповедника (Челябинская область, ильменский стационар), второй - в долине нижнего течения реки Большой Ик (Оренбургская область, спасский стационар).

Эти районы заметно отличаются по ландшафтно-климатическим и экологическим условиям: ильменская популяция населяет не соответствующие эколого-географическому оптимуму для жизнедеятельности лесной мыши (неоптимальные) местообитания, а спасская популяция обитает в исключительно благоприятных пойменных биотопах, оптимальность которых снижается лишь в период половодья (т.е. в субоптимальных условиях среды). Представлена характеристика растительности и геоботаническое описание участков проведения отловов грызунов.

Глава II. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ЕГО АНАЛИЗА

В основу работы положены материалы стационарных исследований, проводившихся ежемесячно с апреля по август-сентябрь и зимой (декабрь, февраль) в течение 1979-1987 гг. в Ильменском заповеднике и так же регулярно с мая по октябрь-ноябрь в течение 1988-1990 гг. включая осенние отловы в 1987 г. и 1991 г. в пойме Б.Ика.

Грызунон отлавливали давилками, используя стандартную приманку с подсолнечным маслом. У каждого зверька регистрировали вес тела, тимуса (Шварц и др., 1968), абсолютно сухой вес хрусталика глаза (Lord, 1959), состояние генеративной системы (Тупикова, 1964; Волкова, Елецкий, 1971), степень стертости жевательной поверхности

коренных зубов (параллельно просматривали другие признаки строения черепа, претерпевающие возрастные изменения).

В ильменской популяции на площадке 1,5 га в условиях частичной изоляции (полуостров озера Б.Ишкуль) проводили массовое индивидуальное мечение путем ампутации дистальных фаланг пальцев с последующими многократными отловами (СМР-метод). Живоловки выставляли на постоянные линии в 5–8 м друг от друга. Длительность отловов определялась наличием повторных регистраций попадания подавляющего большинства обитающих здесь животных. У каждого зверька при поимке регистрировали метку, пол, вес тела, состояние генеративной системы по внешним признакам. Материалы мечения позволяли датировать возраст, рассчитывать продолжительность жизни отдельных особей и выделять когорты – элементарные структурно-возрастные группы популяции, характеризующиеся календарной одновозрастностью и единовременностью появления.

При анализе популяционной структуры и оценке репродуктивных процессов проводили сопоставление опытных (вскрытие) и контрольных (мечение) данных.

На материалах мечения была разработана схема возрастных изменений краниологических характеристик лесной мыши по стадиям: выделено 9 классов стертости коренных зубов и параллельно описаны изменения пропорций и скелетированности черепа. Схема апробирована на двух обследуемых популяциях с учетом сезонной динамики краниологических признаков и морфотипической изменчивости моляров.

Предложено использование комплекса возрастных показателей (веса тела, веса хрусталика глаза, индекса тимуса, стертости коренных зубов, структуры черепа, состояния генеративной системы) для выделения отдельных когорт в популяции лесной мыши. Такой подход ранее применялся для определения возрастного состава популяции рыжей полевки (Оленев, 1983). Оригинальность отработанного метода – в ис-

пользовании большего числа возрастных маркеров с одновременным анализом их в разных сочетаниях в зависимости от стадии репродуктивного цикла популяции, что позволяет, в определенной степени, нивелировать изменчивость каждого из них в отдельности и вполне удовлетворительно (даже при небольшой величине выборок) дифференцировать массив давилочного материала по отдельным когортам.

Всего за период исследований на обоих стационарах отработано 41079 ловушко-суток и добыто 6614 мышевидных грызунов, из них лесные мыши составили 1527 экз.

Статистическую обработку материала проводили стандартными методами с помощью программирующего микрокалькулятора "Электроника Б3-21". При составлении демографических таблиц и расчете демографических параметров использовали монографию Г.Коли (1979).

Глава III. ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ И ЧИСЛЕННОСТИ ИЛЬМЕНСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ

а) История изучения лесной мыши в Ильменах и многолетняя динамика ее численности. Период исследований охватывал различные фазы популяционного цикла, включая подъемы численности, спады и депрессии. Ритмичных годичных колебаний численности лесной мыши в этом районе, как показали 9-летние наблюдения, не обнаружено. Амплитуда изменений абсолютной численности ильменской популяции: 2,1-21,5 - то есть достигала десятикратных различий (рис. I). Характерны значительные, но небольшой частоты и неправильного ритма флюктуации с глубокими длительными депрессиями, редкими и кратковременными подъемами, с типичной для вон низкой численности (в областях пессимума) общей растянутостью популяционного цикла (Наумов, 1945; 1963; Лек, 1957; Ивантер, 1975; 1980).

б) Роль метеорологических условий в изменениях структуры и численности популяции. Результаты анализа метеорологических наблюдений в этом районе исследования (с 1976 г. по 1990 г.) с учетом

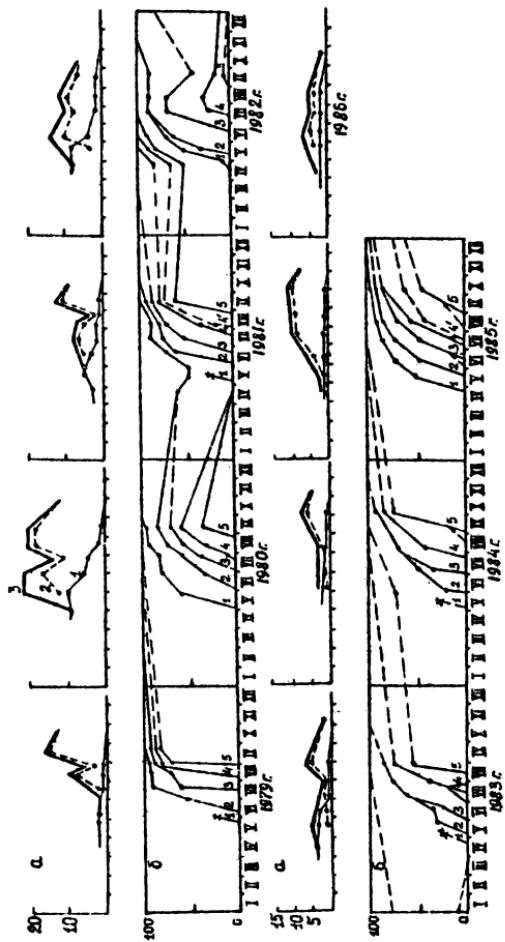


Рис. 1. Динамика численности и возрастной структуры ильменской полутлины лесной лarchи
(меченные животные).

а - численность, особей/га; 1 - перезимовавшие, 2 - сеголетки, 3 - общая численность
перезимовавших и сеголеток; б - доля (%) 1 - 5 когорт в общей численности полути-
ции, принятой за 100%.

многолетних изменений численности лесной мыши дают основание считать, что важными моментами в жизнедеятельности изучаемой популяции, во многом определяющими уровень ее численности, являлись следующие друг за другом благоприятные погодные условия осени и весны. Положительный характер распределения метеоэлементов в весенний период позволял грызунам в срок вступить в размножение, сохранить появившийся молодняк (участвующий в дальнейшем наращивании численности), иметь удовлетворительную кормовую базу. Сочетание с благоприятным осенним периодом, обеспечивающим сохранение численности популяционного населения, уходящего в зиму, во многом определяло уровень численности, состояние и структуру популяций в начале нового генеративного цикла. На этой основе в рассматриваемых условиях для грызунов с лимитирующим типом динамики возможно построение краткосрочных прогнозов численности

в) Биотическое распределение (пространственная структура).

В формировании структуры ильменской популяции, поддержании ее нормального функционирования, уровня численности и общего ритма жизни определенное значение имели биотические особенности распределения лесной мыши. Основные стационарные наблюдения велись в двух типах характерных биотопов ("сухих" и "влажных"), между которыми имелся ряд существенных отличий по температурному и гидрологическому режиму, специфике защитных условий, обилию и разнообразию кормов (Гл. I). В период депрессии (1983-1987 гг.) мыши в основном были приурочены к влажным биотопам, которые можно рассматривать в качестве стаций переживания для этого вида. При значительном повышении численности (1980 г.) отмечены перестройки пространственной структуры популяции за счет сезонных миграций зверьков (влажные - сухие - влажные биотопы).

Биотическая (пространственная) дифференциация популяции лесной мыши существенно отражалась на процессах динамики численности,

поскольку биотопические группировки (микропопуляции) отличались по срокам и особенностям репродукции, уровню численности и возрастной структуре населения.

г) Возрастная структура и ее динамика. В популяции ежегодно появлялось до пяти когорт сеголеток. При помощи мечения показано, что группировка перезимовавших особей была также неоднородна и могла включать представителей всех пяти когорт предыдущего года рождения (рис. I).

Полученные результаты свидетельствовали о высокой гибели и чрезвычайно низкой численности зверьков первой когорты, связанный с обычно неблагоприятными погодными условиями в начале репродукции зимовавших. Однако в случае их выживания отмечены значительные изменения возрастной структуры и численности популяции (рис. I). Вторая когорта являлась одной из основных, поскольку при гибели и низкой численности первой когорты сеголеток она становилась единственной, участвующей в размножении и наращивании численности популяции. Третья, четвертая и пятая когорты из размножения в год своего рождения, как правило, исключались.

Для ильменской популяции лесной мыши была характерна низкая репродуктивная активность сеголеток, ранняя блокировка их размножения и "консервация". В связи с этим большое значение в воспроизведстве популяции приобретала группировка зимовавших. Перезимовавшие зверьки активно участвовали в размножении и являлись основателями всех когорт сеголеток.

В годы депрессии численности (1983-1984 гг.) подобный анализ был затруднен, однако выявленные особенности подтверждались, благодаря мечению, и на этом небольшом материале.

Важное значение в функционировании популяции имели процессы выживаемости (смертности) зверьков. Целостное представление о смертности различных структурно-возрастных групп ильменской популяции

дают демографические таблицы, построенные на данных мечения (размещенные в Приложении). В годы пика и повышения численности (1980 и 1982 гг.) отмечалось снижение численности и выживаемости последних когорт, в годы спада численности происходили обратные процессы. Об этом свидетельствовали максимальные сроки жизни отдельных когорт: весенние когорты, родившиеся в фазе подъема численности (1979, 1980, 1982 гг.) жили в среднем более 14 мес., а в период снижения численности (1981, 1983, 1984 гг.) – менее 14 мес. У осенних когорт эти сроки были соответственно 10 мес. и 13 мес. Показатели удельной (ежемесячной) смертности, отражающие интенсивность вымирания отдельных внутривидовых групп в течение года были высоки (в среднем у сеголеток выше, чем у зимовавших: 0,24–0,44 и 0,32–0,54 соответственно) и их изменения хорошо отражали динамику численности популяции.

Поскольку важная роль в популяционной динамике принадлежала перезимовавшим животным, в работе дается подробная характеристика демографической структуры зимующей группировки. Соотношение когорт осенью (в конце периода размножения) и весной следующего года редко оставалось незначительно измененным из-за смещения максимального уровня смертности с одних возрастных групп на другие. Преимущество к весне могли иметь то представители первых, то – последних когорт, даже если осенью соотношение когорт было иным (т.е. имела место избирательная элиминация), но обычно численное превосходство отдельных когорт, достигнутое к концу генеративного периода, сохранялось к началу нового цикла размножения (рис. I).

Таким образом, было показано, что для ильменской популяции населяющей неоптимальные местообитания, характерны невысокий уровень численности, лимитируемый сезонной экстремизацией факторов среды, возрастной структурой размножающейся части популяции, высокой смертностью животных, особенно прибыльных лесных мышей – потен-

циальных производителей.

Глава IV. ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ И ЧИСЛЕННОСТИ СПАССКОЙ ПОПУЛЯЦИИ

а) Исторические сведения об эколого-фаунистических исследованиях грызунов пойменных лесов среднего течения реки Урал. Представлен краткий обзор литературы по грызунам этого района, приведены некоторые сведения о степени изученности и относительному обилию лесных мышей в пойменных лесах.

б) Значение метеорологических условий и пойменного режима в жизнедеятельности грызунов. Природная особенность поймы Б.Ике - ежегодные высокие и длительные подъемы воды в период весеннего половодья вследствие незарегулированности стока реки. Связь численности мышевидных (и лесной мыши, в частности) с режимом погоды в осенне-зимне-весенний период не выявлено. Несомненно, что в условиях пойменного типа местности весной проявляется суммарный эффект действия метеорологических факторов и определяемого ими характера различия с большим удельным весом последнего. Имеет значение и погодный режим первых летних месяцев, способствующий быстрому просыханию поймы и развитию растительности. По нашим данным прослеживалась обратная зависимость итоговой осенней численности лесной мыши от высоты и характера весеннего паводка на Б.Ике. На основании литературных сведений и собственных наблюдений было показано, что половодье и сопутствующие ему явления (изменение пространственного распределения, вынужденная скученность зверьков, неполнота и недостаточность кормов, усиление пресса хищников и пр.) - важный экологический фактор, определяющий численность этого вида и других мышевидных, обитающих в зоне временного затопления. На основе этих данных открываются возможности составления краткосрочных прогнозов численности мелких грызунов.

Амплитуда колебаний относительной численности в спасской попу-

ляции лесной мыши: 3 – 24,5 особей/ 100 л.с. – то есть достигала восьмикратных отличий; сезонные изменения также значительны(рис.2). Характерна незавершенность полных циклов динамики численности, так как продолжительный и высокий разлив может срезать подъем численности грызунов.

в) Возрастная структура и ее динамика. Приведен подробный анализ возрастного состава выборок спасской популяции по сезонам на примере материалов 1988 года, который раскрывает методические возможности предлагаемого метода дифференциации возрастных групп и дает представление о динамике возрастной структуры популяции в целом. В ходе репродукции с усложнением возрастной структуры степень трансгрессии характеристик выделяемых групп (когорт) возрасала, поэтому мы считали целесообразным использование корреляционных рассеивающих диаграмм (скеттр-диаграмм). Так, в графическом анализе августовской выборки при выделении когорт в качестве основных критериев были использованы индекс тимуса, вес хрусталика, стертость зубов (в пограничных случаях вводились дополнительные характеристики – вес тела и сформированность черепа) (рис. 3). На основании этого метода выделения элементарных возрастных групп проанализирована сезонная и многолетняя динамика структуры популяции (рис. 2). Для спасской популяции характерно наличие пяти-шести когорт сеголеток и значительная неоднородность по возрастному составу группировки перезимовавших.

Анализ репродуктивных процессов позволял судить о происхождении отдельных возрастных групп и об их участии в наращивании численности популяции. Сеголетки характеризовались высокой репродуктивной активностью: в размножении участвовали все семки первой и второй когорт и большая часть самцов первой когорты. Последующие когорты сеголеток в текущем году в размножение не включались. Репродуктивный потенциал зимовавших самок был связан с сезонной экстрем

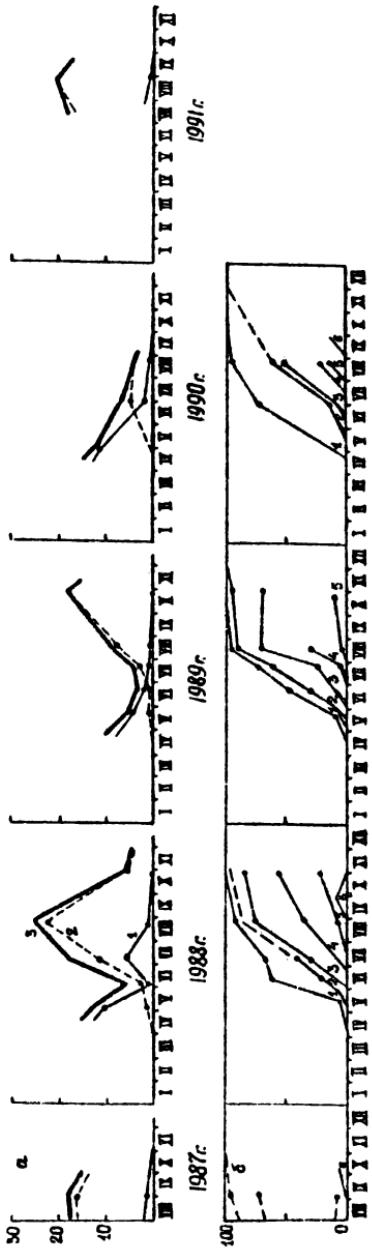
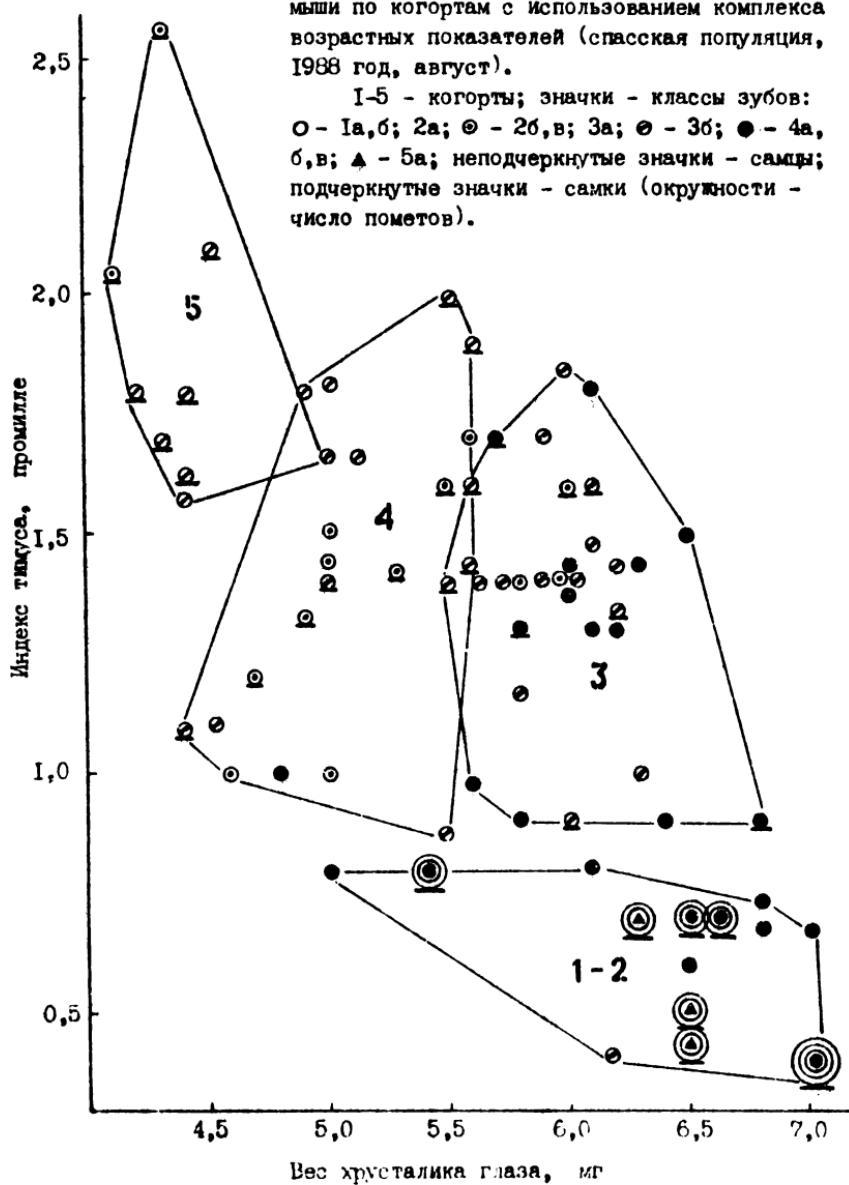


Рис. 2. Динамика численности и возрастной структуры спасской популяции лесной мыши.
 а - численность, особей/га; 1 - современное, 2 - перезимовавшие, 3 - сеголетки, 3 - общая численность перезимовавших и сеголеток; б - доля (%) 1-6 когорт в общей численности популяции, принятой за 100%.

Рис. 3. Дифференциация группировки сеголеток лесной мыши по когортам с использованием комплекса возрастных показателей (спасская популяция, 1988 год, август).

1-5 - когорты; значки - классы зубов:
 О - Ia,b; 2a - 2b,v; За; Ø - 3b; ● - 4a,
 б,v; ▲ - 5a; неподчеркнутые значки - самцы;
 подчеркнутые значки - самки (окружности -
 число пометов).



мизацией факторов среды периода половодья, снижающей степень участия их в наращивании численности.

Уровень и многолетняя динамика численности спасской популяции определялись первостепенно изменениями гидрологического режима реки, а также весенней численностью лесной мыши до половодья, возрастным составом перезимовавшей группировки, успешностью переживания ими периода затопления поймы и выживаемостью молодняка (особенно первых, размножающихся, когорт).

Глава У. ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ И ЧИСЛЕННОСТИ ЛЕСНОЙ МЫШИ В РАЗЛИЧНЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

Многолетнее изучение особенностей динамики популяционной (в первую очередь, возрастной) структуры и численности у лесной мыши из экологически неравноценных местообитаний позволило оценить межпопуляционные различия, характеризующие процесс воспроизводства, и раскрыть некоторые закономерности функционирования популяций и специфику структурно-популяционных адаптаций этого вида на Ю.Урале.

Своеобразие существования лесной мыши в условиях ильменского и спасского стационаров проявляется на фоне климатических и ландшафтно-биотических особенностей. Комплекс климатических факторов в районе ильменского стационара, скудная и неустойчивая кормовая база, низкий уровень численности популяции, тип пространственной структуры в целом свидетельствуют о неоптимальности условий существования для лесной мыши. Спасский стационар, напротив, отличается более благоприятной климатической обстановкой, высокими защитными свойствами и богатой кормовой базой интразональных пойменных биотопов; это подтверждает относительно более высокий общий уровень численности лесной мыши (рис. I,2).

Динамика численности и структуры разных популяций, отражавшая специфику условий существования, проявлялась, в частности, в разли-

чном характере пространственного размещения животных. Пользуясь классификацией типов пространственных структур В.Е.Флинта (1977), мы полагаем, что в пределах поймы Б.Ика популяция лесной мыши обладает преимущественно диффузным типом поселения, меняющимся в период половодья на мозаичный, - то есть имеет место сезонно-циклический тип пространственной структуры. Для ильменской популяции характерен мозаичный (частично пульсирующий) тип пространственной структуры.

Отношение к среде преломляется и через функции воспроизведения популяционного населения. Оценка межпопуляционных различий в размножении характеризует динамику показателей, составляющих репродуктивный потенциал структурно-возрастных групп, реализующийся в пределах разных сроков и определяющий разный уровень численности.

Период размножения в спасской популяции был на 0,5-1 мес. дольше, чем в ильменской, и составлял 4,5-5 мес.; короче у ильменских мышей был и период размножения сеголеток: 2-3 мес. (в спасской популяции - 3,5 мес.). За это время в ильменской популяции появлялось 4-5 когорт сеголеток, а в спасской - 5-6 когорт.

Анализ возрастной структуры популяций лесной мыши на уровне отдельных когорт выявил конкретные структурные группы, участвующие в репродуктивном процессе, и изменение степени их вовлечения в воспроизводство по годам. В ильменской популяции в размножении обычно участвовала только одна весенняя когорта. При гибели или низкой численности первой когорты эта функция переходила ко второй когорте и лишь в некоторые годы в размножение включалась третья когорта (при отсутствии первой и недолговечности второй). В спасской популяции в размножении всегда участвовали две первые когорты сеголеток.

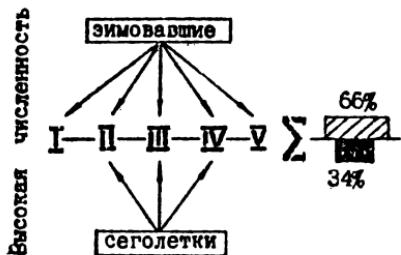
При межпопуляционных сравнениях была обнаружена тенденция к различиям плодовитости разных возрастных групп в ильменской популяции: средняя величина выводка зимовавших самок была всегда выше, чем в спасской, а у самок-сеголеток - наоборот, у сеголеток лесной мыши

пойменных биотопов этот показатель никогда не опускался ниже 6,7 (3-10) а у ильменских мышей в разных биотопах мог быть 4,0; 5,1 (2-9). В Ильменах плодовитость самок была выше у зимовавших, а в пойме - у сеголеток. В целом различия показателей средней величины выводка в разных популяциях были невелики, хотя в пойме прослеживалась склонность к их увеличению. Отмечены различия и по числу пометов.

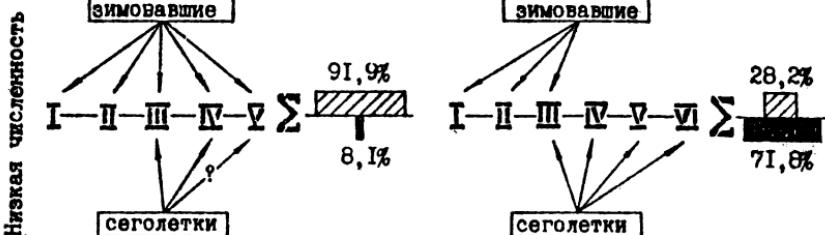
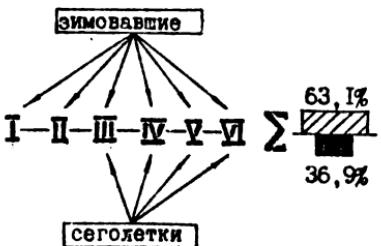
Межпопуляционные различия в воспроизведстве лесной мыши сводились к следующему. Ильменская популяция отличалась довольно низкой репродуктивной активностью сеголеток, кратким периодом их размножения и высокой смертностью. Вхождение в состав размножающейся части популяции разных когорт сеголеток являлось одним из внутривидовых механизмов, регулирующих прирост численности, и зависело от темпов и эффективности весенней репродукции. В среднем доля размножающихся среди самок-сеголеток никогда не превышала 30%, а их вклад в воспроизведение популяции изменялся по годам: в депрессию численности он был минимален (в 1986 г., например, составил лишь 8%), а на пике численности (в 1980 г.) достиг 34% (рис.4). В силу этого большое значение в популяционном воспроизведстве приобретала группировка зимовавших. Многолетняя динамика исходного количества перезимовавших в начале генеративного периода совпадала с динамикой годовых максимумов численности, то есть численность переживших зиму особей, составлявших популяционное население к моменту нового цикла размножения, являлась важным фактором, определявшим уровень и последующую динамику численности популяции. Перезимовавшие, отличаясь высокой жизнеспособностью, активно участвовали в воспроизведстве популяции и являлись родителями всех когорт сеголеток, продолжая размножаться и после прекращения размножения прибывших зверьков. Обычно они преобладали в репродуктивной части популяции над сеголетками и внесли основной вклад в пополнение популяции (рис. 4).

Роль основных возрастных категорий в структуре спасской попу-

ИЛЬМЕНСКАЯ ПОПУЛЯЦИЯ



СПАССКАЯ ПОПУЛЯЦИЯ



■1 ■2

Рис. 4. Участие самок основных возрастных категорий в воспроизведстве популяций лесной мыши в разные по численности годы. I-IV - когорты; 1 - вклад (%) зимовавших, 2 - вклад (%) сеголеток.

ляции отличалась от таковых в ильменской. Сеголетки характеризовались высокой репродуктивной активностью: в размножении участвовали все самки весенних когорт и большая часть самцов первой когорты. Доля размножающихся среди самок-сеголеток изменялась по годам от 36,6% до 69,6%. Прибыльные размножались до конца генеративного периода наряду с зимовавшими (а при низкой численности и после отхода последних), являясь родителями как летних, так и осенних когорт (рис.4). Вклад сеголеток в наращивание численности популяции (по числу родившихся от них детенышей) был максимальен в депрессию (72%),

а в год пика составлял 37% (рис. 4). Репродуктивный потенциал зимовавших самок, период их размножения и жизнеспособность были связаны, очевидно, с ущербом от весеннего половодья. В год высокой численности от зимовавших происходили все когорты сеголеток, и их вклад в пополнение популяции составлял 63%, тогда как в депрессию численности он был заметно ниже (рис. 4). Следовательно, в разные годы роль структурно-возрастных группировок в наращивании численности менялась.

Наблюдения за изменениями возрастной структуры разных популяций лесной мыши в периоды низкой численности показали, что в годы депрессии ведущая роль в сохранении популяции может отводиться разным структурно-возрастным группировкам: в ильменской популяции – это животные прошлого года рождения, а в спасской популяции – сеголетки.

Установлено, что в обеих популяциях в течение года всегда было представлено два перекрывающихся поколения сеголеток: первое (потомство перезимовавших) и второе (потомство первого поколения: "дети" сеголеток – "внуки" перезимовавших). Созревание в спасской популяции самок третьей когорты (состоящей из зверьков не только первого, но и второго поколения) можно рассматривать как потенциальную возможность этой популяции иметь при определенных условиях и третье поколение, усложняющее ее структуру. В ильменской популяции из-за раннего прекращения размножения сеголеток последние когорты практически все годы были представлены в основном первым поколением (как и первые когорты они появлялись от зимовавших) (рис.4). В этом отношении имелись некоторые биотопические отличия.

Таким образом, для спасской пойменной популяции наряду с увеличением репродуктивного периода и более активным размножением молодняка, приводящим к усложнению возрастной структуры и повышению разнородности происхождения летних и осенних когорт была характерна также смена ролей в процессе воспроизводства у основных структур-

но-возрастных категорий (зимовавших и сеголеток). Это обусловливало повышение устойчивости популяции к неблагоприятным воздействиям различных факторов среды (например, половодья) и ее быстрое восстановление, выражющееся в успешном наращивании численности после спада (рис. 2).

В ильменской популяции частая гибель первых когорт, сокращение периода размножения и низкая репродуктивная активность молодняка приводили к упрощению возрастной структуры, возможно, снижению генетической гетерогенности и, наряду с ведущей ролью в поддержании численности лишь одной структурно-возрастной группировки (зимовавших) – снижению устойчивости популяции к экстремальным условиям, а также при высоком уровне смертности – к длительным и глубоким депрессиям.

В обследованных популяциях лесной мыши на Ю.Урале репродуктивная стратегия выражалась в ограничении размножения молодняка путем увеличения предрепродуктивного периода жизни зверьков. Этим обеспечивалось наличие в популяции значительного экологического резерва животных, потенциально способных стать основой популяции в новом цикле размножения. Резерв этот в ильменской популяции на разных фазах динамики численности составлял более 80% (83–88%). В спасской популяции доля неразмножающегося молодняка также была велика: 82–85%, но в год депрессии активность вовлечения сеголеток в процесс воспроизводства увеличилась и резерв этот не превысил 55%.

Изучение возрастной структуры популяций лесной мыши в различных местообитаниях давало материал и для установления некоторых специфических закономерностей популяционной регуляции у этого вида.

В ильменской популяции в годы высокой исходной (весенней) численности выживаемость к началу нового цикла размножения была выше у представителей первых когорт, а в годы низкой весенней численности – у последних. Поэтому группировка перевимовавших в разные го-

ды характеризовалась преобладанием в ней либо более взрослых, либо более молодых возрастных групп, следовательно, средний возраст перезимовавших в начале генеративной фазы в популяции был неодинаков: годы с низкой численностью характеризовались общим "постарением" населения, а в годы повышения численности происходило его "омоложение" за счет возрастного состава перезимовавших и увеличения количества прибывших, родившихся и выживших в начале лета (Колчева, 1986).

Связь между перестройками возрастной структуры, наблюдаваемая с 1979 по 1982 гг. (в период выхода популяции на более высокий уровень сохранения численности), являлась, очевидно, проявлением действия авторегуляторных механизмов. В последующий период депрессии это не прослеживалось.

В спасской популяции анализ демографической структуры зимующей популяции лесной мыши также давал представление о том, что в год пика группировка перезимовавших была сформирована более молодыми животными; после пика численности в возрастном составе популяции преобладали особи старшего возраста. Отмечена также высокая смертность последних когорт сеголеток, появившихся в конце лета 1988 года при высокой численности, когда основу популяции весной составляла омоложенная группировка перезимовавших.

Сходные явления описаны ранее для полевок: лесных (Zejda, 1967; Naprawa 1969; Gliwicz , 1975; 1976; Bujalska , 1977) и серых обыкновенных полевок умеренной зоны (Adamowewka-Andrzejewka , 1982) и субарктических полевок-экономок (Кряжимский, 1982).

У лесных мышей, исходя из материалов исследований динамики возрастной структуры популяций на Ю.Урале – средний возраст перезимовавшей популяции также во многом определяет численность в следующий сезон размножения. Это характерно как для спасской, так и, особенно, для ильменской популяции. При низкой репродуктивной активности юлдинка имеет значение как скорость созревания весенних когорт сеголеток

леток, так и процессы смертности разных структурно-возрастных групп в разные периоды популяционного цикла.

Таким образом, впервые показано, что для мышей, как и для полевок (корнезубых и некорнезубых) характерны перестройки возрастного состава популяции со сдвигами в сторону омоложения в годы высокой численности и постепения в фазу ее спада.

ВЫВОДЫ

1. В связи со сложностью возрастной диагностики и поиском необходимых критериев возраста для лесных мышей разработана детальная схема оценки возрастных изменений краниологических характеристик с учетом сезонной специфики и морфотипических вариантов изменчивости зубов.

2. Анализ возрастной структуры популяций лесной мыши на уровне элементарных возрастных групп целесообразно проводить методом, в основе которого лежит предложенный нами комплекс возрастных показателей: краниологических (стертость зубов, структура черепа) и морфофункциональных (вес животного, относительный вес зобной железы, сухой вес хрусталика глаза, состояние генеративной системы).

3. Установлены отличия экологической структуры популяций лесной мыши из качественно различных местообитаний с разными ландшафтно-климатическими условиями на Южном Урале, заключающиеся в упрощении возрастной структуры, снижении гетерогенности, мозаичном (частично пульсирующем) типе пространственной структуры популяций, обитающих в неоптимальных условиях среды, и, наоборот, усложнении возрастной структуры, повышении гетерогенности, преимущественно диффузном типе пространственного распределения в популяциях, населяющих субоптимальные пойменные биотопы.

4. Показано, что роль отдельных когорт и основных возрастных категорий (зимовавших и сеголеток) в воспроизводстве популяций лесной мыши в экологически неравнозначных местообитаниях различна.

Для популяций лесной мыши, обитающих в неоптимальных условиях среды, характерны низкая репродуктивная активность и высокая смертность молодняка. Основной вклад в пополнение популяции каждый год вносят зимовавшие. В годы депрессии численность популяции обеспечивается преимущественно размножением перезимовавших зверьков.

Для пойменных популяций лесной мыши характерны высокий репродуктивный потенциал сеголеток и компенсаторная интенсификация их размножения при раннем отходе зимовавших особей. Роль зимовавших и сеголеток в наращивании численности в разные годы может меняться. В годы депрессии численность популяции поддерживается за счёт размножения молодняка.

5. В условиях Южного Урала для популяций лесной мыши обычны участие в размножении лишь весенних когорт сеголеток и высокий удельный вес неполовозрелых и не вступающих в репродукцию в текущем генеративном сезоне животных. При высоком уровне смертности за их счет обеспечивается значительный резерв потенциальных производителей – основы популяции следующего года.

6. Для лесных мышей Южного Урала, населяющих неоптимальные местообитания (Ильменского заповедника), характерен сравнительно низкий общий уровень численности популяции с растянутым циклом: редкими подъемами и многолетними депрессиями; для популяции, обитающей в субоптимальных условиях поймы (Большого Икса) общий уровень численности выше, а популяционный цикл не выражен вследствие высоких весенних паводков.

7. Закономерная трансформация возрастной структуры на разных фазах динамики численности, выражаясь в омоложении популяции в годы высокой численности и постарении в фазу ее спада, характерна не только для полевок, но и для мышей.

МАТЕРИАЛЫ ДИССЕРТАЦИИ изложены в следующих основных работах:

I. Колчева Н.Е., Олешен Г.В. Особенности многолетней динамики

- численности мышевидных грызунов Ильменского заповедника // Проблемы экологического мониторинга и научные основы охраны природы на Урале. - Свердловск, 1985. - С. 28-29.
2. Колчева Н.Е. Динамика возрастной структуры и численности популяции лесных мышей (*Apodomys sylvaticus* L.) на Южном Урале // Экология. - 1986. - № 6. - С.51-58.
3. Колчева Н.Е., Оленев Г.В. Особенности динамики численности и возрастной структуры популяции лесной мыши на Ю.Урале // Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных. - Свердловск, 1987. - С.2-15.
4. Колчева Н.Е. Об изменениях возрастной структуры популяции лесной мыши на разных фазах динамики численности // Экологические системы Урала (изучение, охрана, эксплуатация): Материалы областной молодежной научно-практич. школы-конф. - Свердловск, 1987. - С. 26.
5. Колчева Н.Е. Значение фактора смертности в формировании динамики численности популяции лесной мыши на Южном Урале // Актуальные проблемы экологии: экологические системы в естественных и антропогенных условиях среды: Инф.материалы конф. - Свердловск, 1989. - С.49-50.
6. Колчева Н.Е. Демографическая структура и сезонная выживаемость (смертность) лесной мыши на разных фазах популяционного цикла // Животный мир Южного Урала: Инф.материалы конф. - Оренбург, 1990. - С.73-74.
7. Колчева Н.Е., Оленев Г.В. Сопряженность популяционных изменений у лесной мыши и рыхкой полевки в лесных биогеоценозах Южного Урала // Экология. - 1991 . - № 1. - С.43-52.
8. Колчева Н.Е. Роль метеоусловий и пространственной дифференциации популяций лесной мыши в динамике численности этого вида в Ильменском заповеднике // Экологические исследования в Ильменском

заповеднике. - Миасс, 1992 . - С. 95-104.

Жаребан