РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

Институт экологии растений и животных

На правах рукописи

УДК:599.32/.33:502.4:574.4

СИМАК Сергей Владимирович

МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ СТЕПНОЙ ЗОНЫ ЮЖНОГО УРАЛА В УСЛОВИЯХ ЭКСПЛУАТИРУЕМЫХ И ЗАПОВЕДНЫХ ЭКОСИСТЕМ 03.00.16. - ЭКОЛОГИЯ

Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук Работа выполнена в лаборатории экологических основ изменчивости организмов Института экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии Наук

Научный руководитель:

доктор биологических наук,

профессор, академик Большаков В.Н.

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук Пястолова О.А.

кандидат биологических наук Кузьминых Ю.А.

Ведущая организация: Самарский государственный университет

Защита состоится "25" января 1994 г. в 10⁰⁰ часов на заседании Специализированного совета Д 002.05.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора биологических наук в Институте экологии растений и животных Уральского отделения РАН по адресу: 620219, г.Екатеринбург, ГСП-511, ул. 8 марта, 202. С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УрО РАН.

Автореферат разослан "20" декабря 1993 г.

Ученый секретарь специализированного совета, кандидат биологических наук

М.Г. Нифонтова

Актуальность темы. В условиях усиливающегося воздействия человека на природные экосистемы интенсивно исследуются различные аспекты этого процесса. В то же время другая сторона проблемы - выявление закономерностей восстановления системы после прекращения воздействия - в значительной мере выпала из поля зрения исследователей. В связи с этим изучение состояния популяций млекопитающих в условиях демутирующих экосистем, а также исследование процессов их адаптации к меняющимся условиям среды имеет важное теоретическое и практическое значение. Решение этих вопросов необходимо для формирования научной теории устойчивости и трансформации экосистем.

<u>Пель и задачи.</u> Нами была поставлена основная цель - исследовать экологические характеристики и особенности населения мелких млекопитающих демутирующих степных экосистем Оренбургского заповедника, находящихся на ранних стадиях вторичной сукцессии.

При этом ставились следующие основные задачи:

- 1. Изучить видовой состав, характеристики разнообразия и обилия мелких млекопитающих на заповедной и фоновой территориях (пастбище).
- 2. На примере обыкновенной полевки и степной мышовки видов с контрастным образом жизни, преобладающих по численности в районе исследований, проанализировать обилие и демографическую структуру популяций в заповеднике через 5 8 лет после введения заповедного режима и на фоне.
- 3. Дать характеристику морфофизиологического состояния исследуемых видов на сравниваемых территориях.
- 4. Провести сравнительный анализ изученных популяционных характеристик на пастбищах и в заповеднике.

Научная новизна. Впервые проведен комплексный популяционный анализ населения мелких млекопитающих демутирующих степных экосистем Южного Урала. Выявлены механизмы популяционных адаптаций к трансформации биоценовов на ранних стадиях вторичной сукцессии. Впервые получены репрезентативные данные о населении и особенностях экологии мелких млекопитающих степных биотопов Южного Урала, роли миграции в поддержании популяционного гомеостава у таких контрастных видов, как обыкновенная полевка и степная мышовка.

<u>Практическая вначимость.</u> Материалы исследований использованы при подготовке "Проекта комплексного (дандшафтного) заказника республиканского значения "Грызлы", утвержденного СМ РСФСР в 1991г.

Полученные материалы могут быть использованы в системе экологического мониторинга, а также при разработке лекционных курсов по экологии животных и охране природы в высших учебных заведени-

ЯX.

Апробация работы. Основные результаты и положения диссертации доложены и обсуждены на II региональной конференции "Животный мир Южного Урала", отчетных сессиях лабораторий Института экологии растений и животных УрО РАН.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 3 работы.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, шести глав и списка литературы, включающего 253 источника, в том числе 43 на иностранных языках. Работа изложена на страницах, иллюстрирована 15 рисунками и 20 таблицами.

Глава I. ФИЗИКО-ГООГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНОВ ИССЛЕЛОВАНИЯ

Исследования реакции популяции мелких млекопитающих на изменения среды, происходящие после введения заповедного режима, проведены на двух участках вновь организованного в 1989 г. госзаповедника "Оренбургский" "Буртинская степь" и "Айтуарская степь".

Оба участка расположены примерно на одной широте (510-51030° с.ш.) и отстоят друг от друга на 75 км. Буртинская степь расположена в Донгувско-Буртинском ландшафтном районе в полосе сочленения Восточно-Европейской равнины и Уральской складчатой страны. Айтуарская степь относится к Губерлинскому преддолинно-мелкосопочному району Оренбургской степной низкогорной провинции Уральских гор (Чибилев, 1974, 1987, 1991). Участки находятся в пределах подзоны типичной степи.

В прошлом на территории обоих участков осуществлялся выпас одновременно с сенокошением. В 1985 г. он был ограничен, а с 1988 г. приостановлены все виды хозяйственной деятельности.

В качестве контроля использованы прилегающие к границам охранной воны территории, гомологичные в ландшафтном отношении ваповедным и используемые в настоящее время как пастбища.

Глава II. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал для настоящего исследования был собран нами во время экспедиционных и стационарных работ на Южном Урале (Оренбургская область) в период 1991-1993 гг. в весенне-летне-осенний сезон (апрель-сентябрь).

Сбор медких млекопитающих проводился ловчими канавками. Все животные обрабатывались по общепринятой зоологической методике

(Новиков, 1953).

Возраст степных мышовок определяли по степени стертости зубов (Цветкова, 1979).

Выделяли три возрастных класса: 1-й, включающий прибылых неполовозрелых особей; 2-й, объединяющий половозрелых животных, перезимовавших одну зиму; 3-й, в который входят мышовки, перезимовавшие две и более зимы.

Возраст обыкновенных полевок определяли с использованием показателей "зрелости" черепа, а также размерных характеристик с учетом времени года и состояния генеративной системы (Башенина, 1953: Лемилов. 1985).

Кроме того, применен метод морфофизиологических индикаторов (Шварц, 1953; Шварц, Смирнов, Добринский, 1968).

Таксономическая принадлежность некоторых видов (Crocidura leucodon, Microtus arvalis) уточнена по нашей просьбе Э.А.Гилевой с использованием цитогенетических методов.

Для характеристики исследуемых сообществ мы использовали следующие показатели: список видов, их долевое участие, суммарное обилие на 100 канавко-суток, видовое разнообразие и долю редких видов. Исследование видового разнообразия и доли редких видов мы провели по Л.А.Животовскому (1980; 1991).

Показатель видового разнообразия (среднее число видов в сообществе) имеет следующее выражение: $\mu=(\sqrt{p_1+\ldots+\sqrt{p_m}})^2$, где $p_1,\ldots p_m$ - частота (доля) видов в сообществе, m - число видов. Доля редких видов рассчитывается по формуле $h_m=1-\mu/m$. Этот показатель аналогичен показателю выровненности Пилу (Pielou, 1966).

Миграция изучалась с использованием данных о регрессии кривых вылова животных в течение пяти последовательных суток отлова (Лукъянов, 1988, 1991).

В ходе полевых исследований отработано 4300 канавко-суток (215000 конусо-суток), из них 2225 канавко-суток на заповедных и 2075 на фоновых территориях и отловлено 1833 экземпляра мелких млекопитающих (1003 - в заповеднике и 830 на пастбище) 17-ти видов. Большую часть улова составили обыкновенные полевки Містоти агvalis - 1010 экземпляров (55,1%), второе место по численности занимает степная мышовка Sicista subtilis - 435 экземпляров (23.1%). Именно эти виды использованы нами для анализа изменений, происходящих в популяциях мелких млекопитающих после введения заповедного режима в степных биотопах. Рыжие полевки Clethrionomys glareolus и лесные мыши Ародемиз sylvaticus - обычные в интразональных лесных биотопах степной зоны, в исследованных нами биотопах были редки (соответственно 0,3% и 1,1%), мыши-малютки Місгомуз шіпитиз встречались почти исключительно вблизи экотона на границе леса и открытой степи (2,4%), крайне редки были полевки -

экономки Microtus oeconomus и темные полевки Microtus agrestis , их суммарный улов составил 20 особей (1%); хомячки - серый Cricetulus migrstorius и Эверсманна C.eversmanni (6 экземпляров - 0.25%); домовая мышь Mus musculus и водяная полевка Arvicola terrstris представлены в уловах по одному зверьку.

Среди насекомоядных преобладают землеройки рода Sorex. Из них малая бурозубка Sorex minutus составляет 3,6% (65 особей); обыкновенная бурозубка - 3,8%. Несколько уступает им по численности белобрюхая белозубка Crocidura leucodon - 2,2% (39 особей). В увлажненном лугостепном биотопе отловлен один экземпляр водяной куторы Neomys fodiens.

Весь материал подвергался соответствующей статистической обработке на ПЭВМ. При этом мы использовали ряд статистических руководств (Ивантер, 1979; Животовский, 1991; Зайцев, 1991; Песенко, 1982).

Глава III. ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДОВОГО СОСТАВА СООБЩЕСТВ И ЧИСЛЕН-НОСТИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ИССЛЕЛУЕМЫХ ТЕРРИТОРИЙ.

Сравнительный анализ сообществ мелких млекопитающих на заповедных территориях и пастбищах показывает, что по своим основным параметрам сравниваемые сообщества существенно различаются. На пастбище нами отмечено 12 видов мелких млекопитающих, в то время как в заповеднике - 17. Показатель сходства видового списка по Серенсону (Одум, 1986) [S=2C/(A+B), где А - число видов в заповеднике, В - число видов на пастбище, С - число видов, общих для обоих сообществ] между сообществами равен 0.82. Различия в видовом составе связаны, в первую очередь, с вселением видов, предпочитающих кустарниковые и увлажненные биотопы, таких, как водяная полевка, обыкновенная кутора, полевка-экономка.

Вселение новых видов обусловлено тем, что на начальных этапах сукцессии увеличивается мозаичность среды (Демидов, 1991; Садыков, Бененсон, 1992). Увеличение набора видов на заповедных территориях еще более четко регистрируется показателем видового равнообразия μ . После введения заповедного режима он увеличился на 80% (с 5.4 до 9.8) (α <0.001). Доля же редких видов, напротив, несколько сокращается (с 0.55 до 0.42) (α <0.01).

Важную информацию можно получить при анализе межгодовой динамики рассмотренных показателей. Их относительный размах рассчитывается по формуле $R=^{2+Xa-Xb+}/X_{a+Xb}$, где X_a, X_b - невзвешенные средние значения показателей для сообществ заповедника (A) и пастбища (B) (Лукьянова, 1990). Различия в видовом составе между исследованными сообществами значительно превосходят межгодовую изменчивость этого показателя для обоих сообществ (40.4%) [расс-

читывается по формуле: $R_{W}=^{1/2}(^{(Xamax-Xamin)}/_{Xa}+^{(Xbmax-Xbmin)}/_{Xb})*100%, где X_{amax},$ мір. Хьмах Хьмір - максимальные и минимальные значения показателей на заповедных (А) и пастбишных (В) территориях).

Различия исследованных показателей связаны с трансформацией ланишаюта на начальных этапах сукцессии: увеличением в большинстве случаев роли разнотравья и кустарников в растительности. которой "мезофитизацией" растительного покрова и ростом в результате этого гетерогенности среды.

Судя по долевому участию видов в уловах, абсолютным доминантом среди грызунов степных биотопов является обыкновенная ка. Однако после введения заповедного режима ее роль несколько снижается (с 63.4% до 52%), а роль редких для стационарного состояния системы видов возрастает и по обилию они достигают статуса обычных вилов.

Кривая вначимости видов в пастбищном сообществе ближе к геометрическому ряду Мотомура, что косвенно указывает на малое число факторов лимитирования структуры сообщества (Уиттекер, Одум, 1986). В заповедной же зоне кривая более всего соответствует логнормальному распределению Престона (Уиттекер, 1980). Это показывает, что сосуществование видов здесь определяется вначительно большим числом лимитирующих факторов. Можно предположить, что наблюдаемые изменения отражают состояние сообществ, выведенных из равновесия и еще не достигших стабилизации на новом уровне. В резудьтате снижается степень лимитирования ранее действовавшими факторами и на передний план выступают в различных динамических сочетаниях факторы, ранее остававшиеся в тени.

Таким образом:

- неравномерные темпы трансформации различных участков ценоза приводят к увеличению неоднородности среды, что способствует росту видового богатства сообществ мелких млекопитающих:
- преимущество при этом приобретают вилы. связанные с относительно более увлажненными местообитаниями (Microtus oeconomus. M. agrestis, Sorex araneus, S. minutus, Neomys fodiens), их роль в сообществе возрастает;
- роль доминирующего вида обыкновенной полевки несколько снижается:
- после введения заповедного режима сбалансированная прежде пастбищная система на некоторое время выходит из состояния равновесия. При этом происходит смена механизмов димитирования, снижается значимость прежде ведущих лимитирующих факторов и на передний план выступают в различных динамических сочетаниях факторы. ранее остававшиеся в тени.

Глава IV. ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ФОНОВЫХ ВИДОВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ИССЛЕДУЕМЫХ ТЕРРИТОРИЙ.

Обыкновенная полевка

Смертность обыкновенных полевок рассчитывалась на основе учета обилия возрастных когорт в начале и в конце летнего сезона и перед началом и после окончания зимовки соответственно. ние численности животных определенной возрастной группы со временем с достаточно высокой степенью приближения описывается ненциальной зависимостью (законом снижающейся геометрической прогрессии) (Макфедьен, 1965; Одум, 1975; Коли. 1979: Пианка. 1981). Принимая это утверждение за основу, можно оценить мгновенную убыль животных, располагая информацией об их обилии $(I_1 u I_2)$ в два разных периода обследования, разделенных временным промежут-В данном случае $d = \frac{(\ln I_1 - \ln I_2)}{t}$ (Коли, 1979). На заповедсущественно территориях мгновенная смертность $(7.45 \times 10^{-3}$ летом и 8.06×10^{-3} вимой), чем на пастбище $(2.85 \times 10^{-3}$ летом и $4.82*10^{-3}$ вимой). Рост смертности не может быть объяснен ухудшением кормовой базы, которая, как показано в гл. VI., напротив. улучшается. Трулно связать его и с изменением микроклимата на ваповедной территории, так как увеличение доли кустарников и проективного покрытия травянистых растений, играя буферную роль, лишь ослабляет неблагоприятное воздействие погодных факторов. Одним из приемлемых объяснений полученных различий могут быть изменения во взаимоотношениях "хищник-полевка". Мы располагаем даннысвидетельствующими об увеличении на заповедной территории численности таких специализирующихся на грызунах видов, обыкновенная лисица, корсак и барсук. В какой-то мере это связано с охотой и браконьерством вне пределов заповедника. В заповедной зоне становится больше и гнезд луней. Таким образом, предположение об увеличении пресса миофагов после введения заповедного режима находит подтверждение.

Возрастная структура при переходе от пастбищного к ваповедному режиму несколько изменяется. Если в первом возрастном классе, включающем животных, недавно перешедших к самостоятельному образу живни, существенных различий не обнаружено (t=1.11, α >0.05 при df=241), то вполне достоверно увеличение доли второго возрастного класса (молодых животных) с 49.5% до 59.4% (t=19.7, α <0.001 при df=596) и снижение доли старших возрастов с 41.8% до 30.2% (t=8.9, α <0.01 при df=364). Эти различия прямо связаны с более высокой общей смертностью на заповедных территориях, в результате чего шансы каждой особи дожить до старшего возраста значительно снижаются.

При анализе половой структуры необходимо отметить выявленную нами существенную особенность популяций обыкновенной полевки степной зоны Урала, которая заключается в высоких темпах элиминации самок в течение жизненного цикла.

В младших возрастных группах соотношение полов в целом сбалансировано (x^2 =2.8 для первого и x^2 =0.5 для второго возраста, в обоих случаях при df=1 α >0.05). В третьем же возрастном классе, объединяющем животных старших возрастов, преобладают самцы (82%) (x^2 =115,3, α <0.001 при df=1).

Можно предположить, что выявленная нами резкая диспропорция в соотношении полов у полевок старших возрастов каким-то образом свявана с особенностями перемещения животных. Аналив, проведенный в гл.5, показал, что для обыкновенных полевок степной воны Южного Урала характерны высокие показатели миграционной активности (поток мигрантов от 31% до 96%), причем степень участия самок миграционных процессах не уступает самцам, а в летний период (июль) существенно (более, чем на 30%) превосходит интенсивность перемещения самцов. Несомненно, высокая смертность самок связана с их активным участием в миграциях. Это связано с низкой концентрашией кормовых ресурсов полевок в сообществах настоящих степей и быстрым "выгоранием" растительности в течение лета, что невозможным оседлый образ жизни, характерный для полевок, живущих в местообитаниях с более концентрированными кормовыми ресурсами. Однако это лимитирование проявляется опосредованно. В условиях необходимости активно перемещаться для освоения участков с подходящими кормовыми условиями полевки переходят к полуномадному образу жизни, характеризующемуся тем, что в каждый момент времени лишь небольшая часть животных оседла. Причем более высокие энергетические потребности самок в период размножения вынуждают перемещаться активнее самцов, особенно на пастбище, где хуже кормовые условия и в то же время выше интенсивность размножения. Здесь летом мигрируют 37.4% самцов и 62.3% самок

Вероятность гибели мигрирующих животных высока (Koponen et al., 1961, Самусенко, Савицкий, 1961; Kaszmarsyk et al., 1963; Andrzejewski, Wrocławek, 1961,; Kaszmarsyk et al., 1963; Насимович и др., 1948; Варшавский, 1957; Salkio, 1958; Marsden, 1964; Metzgar, 1967). Поэтому на пастсище, где доля мигрирующих самок особенно велика, велика и их смертность, что приводит к нарастанию диспропорций в половой структуре популяции и в третьем возрастном классе доля самок падает до 19% (против 25% на заповедной территории, α<0.01).

Более высокая общая смертность хорошо объясняет и показанное ранее "омоложение" популяции в заповеднике (снижение доли животных третьей возрастной группы).

Резюмируя, можно сформулировать следующие положения:

- 1. Для популяций обыкновенной полевки исследуемой территории в течение жизненного цикла характерна избирательная элиминация самок, что приводит к диспропорции в половой структуре, выражающимся в снижении доли самок среди животных старшего возраста.
- 2. Высокая смертность самок связана с их большей подвижностью, которая обусловлена высокими энергетическими потребностями размножающихся животных и низкой концентрацией кормовых ресурсов.
- 3. После введения заповедного режима увеличивается смертность полевок, что в значительной мере связано с увеличением численности питающихся ими миофагов.
- 4. С увеличением смертности на заповедных территориях снижается доля полевок старших возрастных групп, происходит "омоложение" популяции.
- 5. Диспропорция в половой структуре, заключающаяся в снижении с возрастом доли самок на заповедной территории выражена слабее, чем на пастбище. С одной стороны, это связано с некоторым улучшением кормовых условий в заповеднике, что снижает степень лимитирования кормами для размножающихся самок, с другой увеличивается общая миграционная активность как самок, так и самцов, обусловленная механизмами поддержания целостности популяции при снижении ее плотности. Это, в свою очередь, нивелирует различия в смертности между полами.

Степная мышовка

В районах исследования возрастной состав популяции мышовки меняется по сезонам. Весной (апрель - май) в уловах присутствуют преимущественно перезимовавшие одну зиму зверьки (77.8%) и особи более старшего возраста (12.9%). К середине мая появляются первые прибылые (9.8%). К концу июня происходит смена возрастного состава популяции. Среди отловленных в июле животных уже 60.4% прибылых, 33.3% годовалых и около 6% особей более старшего возраста. В августе - сентябре в уловах встречаются преимущественно прибылые особи.

Прибылые практически не участвуют в размножении, таким обравом, основной воспроизводящей функциональной группой в популяции являются особи, перезимовавшие одну зиму. Весной (конец апреля первая половина мая) среди отловленных в заповеднике зверьков значительно больше, чем на пастбище, молодых (17.4% против 11.4%, t=20, df=373, $\alpha<0.001$), что свидетельствует о большей интенсивности размножения на заповедных территориях. К июлю ситуация меняется. Доля прибылых в заповеднике в это время значительно меньше, чем на пастбище (соответственно 55.7% и 69.5%, α <0.001 при df=159).

Проанализируем основные причины, связанные с процессами воспроизводства и гибели животных, которые могут приводить к различиям в функционально-возрастной структуре населения степной мышовки на заповедных и фоновых территориях. Для интерпретации этих различий можно выдвинуть три гипотезы: 1) в заповеднике по сравнению с пастбищем ниже интенсивность размножения; 2) смертность прибылых особей в заповеднике выше по сравнению с контролем; 3) в заповеднике выше выживаемость взрослых животных.

Эти причины как отдельно, так и при совместном воздействии могут приводить к уменьшению в населении доли молодых животных. Последовательно проанализируем каждую из гипотез. Рассмотрим интенсивность размножения мышовок. Доля размножающихся среди половозрелых самок в заповеднике несколько выше, чем на пастбище, хотя статистическая значимость различий невелика. Увеличивается и плодовитость (с 5.5 до 6.3 эмбриона на самку). Следовательно, гипотеза о пониженной интенсивности размножения на заповедной территории не подтверждается.

Изменения в возрастной структуре популяции могут быть вызваны и более высокой выживаемостью перезимовавших (половозредых) особей на заповедной территории. Однако анализ имеющихся данных показывает, что это не так. Смертность взрослых особей (2 возрастной класс) на заповедной и фоновой территориях остается практически неизменной: d=0.18 в обоих случаях.

Проанализируем гипотезу о повышенной гибели прибылых особей в заповеднике по сравнению с пастбищем. В заповеднике на одну перезимовавшую особь приходится 0.88 прибылых, в то время, как на фоновой территории в полтора раза больше - 1.38. Это свидетельствует о том, что выживаемость прибылых особей в заповеднике существенно ниже (64% от выживаемости сеголеток фона).

Полученные нами факты однозначно свидетельствуют, что после введения заповедного режима возрастает смертность молодых степных мышовок. В то же время смертность взрослых особей остается неизменной, общая емкость среды для вида увеличивается, о чем свидетельствуют некоторое увеличение относительного обилия и рост интенсивности размножения. Одной из вероятных причин повышенной гибели молодых особей может быть влияние хищников, численность которых, как показано ранее, в заповеднике значительно выше, чем на пастбише.

Для половой структуры популяции мышовки характерно преобладание самцов (66.9%, x^2 =43, α <0.0001 при df=373). В какой-то мере это может быть связано с более скрытным образом жизни размножающихся самок, однако высокий уровень подвижности беременных особей

и невысокая в целом интенсивность размножения свидетельствует о том, что поправка на кормящих самок, действительно, почти отсутствующих в уловах, вряд ли сильно повлияет на заключение о половой диспропорции в исследуемых популяциях.

При анализе изменений, происходящих в половой структуре популяции после введения заповедного режима. заметно снижение доли самок с 35.7% на пастбище до 30.9% в заповеднике (t=9.8, α<0.001 при df=373). Причем основной вклад в наблюдаемую диспропорцию вносит младшая возрастная группа (прибылые), доля самок в которой (40.5%) достоверно меньше, чем на пастбише ваповеднике (50%) (t=12.2, α <0.001 при df=161). Рост доли самцов во вторичном соотношении полов, косвенным свидетельством чего являются соответствующие изменения в младшей возрастной группе, обусловлен механизмами внутрипопуляционной регуляции и служит ответом на увеличение плотности популяции в заповеднике (Christian, 1950: 1954: 1963: Слоним. 1971: Большаков. Кубанцев. 1984: 1988). В то же время среди перезимовавших особей в заповеднике и на пастбище соотношение полов выравнивается (t=0.64. $\alpha > 0.1$. при df=181). Причиной этого является повышенная смертность самок на фоновой территории $(20.8*10^{-3})$ по сравнению с заповеданной $(10.5*10^{-3})$. В дальнейшем это приводит к тому, что среди старых особей (3 возрастной класс) ваповеднике самок практически вдвое больше, чем на пастбище (43.8% против 23.1%) (t=11.7, α <0.001 при df=27).

Преобладание самцов в первом возрастном классе предопределяет их повышенную элиминацию хищниками. Среди половозрелых же животных уменьшение смертности самок в заповеднике по сравнению с пастбищем обусловлено ростом доли размножающихся самок, ведущих более скрытный образ жизни, в связи с чем относительно большая нагрузка миофагов приходится на самцов, смертность которых после введения заповедного режима несколько увеличивается (с 17.8×10^{-3} до 21.3×10^{-3}).

Таким образом:

- 1. Для популяций степной мышовки исследуемого региона характерно преобладание самцов.
- 2. Основной воспроизводящей функциональной группой популяции являются перезимовавшие одну зиму животные.
- 3. После введения заповедного режима условия среды для мышовок несколько улучшаются, что вызывает увеличение интенсивности размножения и рост численности.
- 4. Повышение плотности населения вызывает включение механизмов популяционной авторегуляции, проявляющееся в увеличении доли самцов во вторичном соотношении полов.
- 5. В результате большей численности самцов в младшей и их повышенной, по сравнению с самками, активностью в старших воз-

растных группах относительно большая нагрузка миофагов в условиях заповедного режима приходится на самцов. Поэтому с возрастом их доля в заповеднике по сравнению с пастбищем снижается.

6. Смертность прибылых мышовок в заповеднике растет, что связано с увеличением численности хищников после введения заповедного режима.

Глава V. МИГРАПИИ

Обыкновенная полевка

Доля мигрирующих особей в исследуемой популяции очень высока и колеблется от 31% весной до 96% осенью.

Снижение подвижности животных весной совпадает с пиком размножения и обилием молодой, интенсивно вегетирующей растительности. Кормящие детеньшей самки просто вынуждены при этом вести оседлый образ жизни (в миграциях принимают участие 28.3% самок). Но дело не только в этом, так как почти так же низка миграционная активность самцов (31.5%). Вероятно, кормовые ресурсы в этот период позволяют полевкам осваивать стационарные участки. Однако уже к июлю большая часть степной растительности заканчивает вегетацию и "выгорает". Находить зеленый корм становится все труднее и в этот период постоянно перемещаются уже 71% животных. При этом мигрируют даже беременные самки (81%). К сентябрю растительность почти полностью "выгорает", популяция состоит, в основном, из прибылых особей, которые активно расселяются (97%).

Неожиданным кажется большее участие в миграциях самок, чем самцов, что на первый взгляд противоречит общепринятым воззрениям (Карасева, 1954; Башенина, 1962; Емельянов, 1974; Лапшов, 1974). Особенно резкая диспропорция в подвижности самцов и самок характерна для июля, когда в миграциях участвуют 62% самцов и 92% самок, около 40% из которых в этот период беременны. Мы склонны связывать эту особенность исследуемых популяций именно с высокими энергетическими потребностями размножающихся самок в условиях низкой концентрации подходящих зеленых кормов. С затуханием размножения выравниваются и показатели миграционной активности обоих полов: в сентябре мигрируют 93% самцов и 96% самок.

Некоторое улучшение кормовой базы, наблюдаемое после введения заповедного режима, не вызывает снижения уровня миграционной активности животных. Напротив, общая подвижность даже несколько возрастает. Причиной этого является снижение численности и уменьшение плотности популяции в заповеднике в результате увеличения пресса хишников (см. гл. 4). Поддержание целостности популяции в

таких случаях может достигаться либо за счет интенсификации размножения, либо за счет увеличения подвижности оставшихся особей. Увеличения интенсивности размножения в данном случае не происходит. Целостность популяции поддерживается интенсификацией миграционных процессов.

Обращает на себя внимание тот факт, что характерная для пастбища резкая диспропорция в соотношении мигрирующих самцов и самок на заповедной территории почти не выражена. Если на пастбищах перемещается в среднем 47% самцов и 68% самок, то для заповедника соотношение иное: 85% и 82% соответственно. Это обусловлено уменьшением интенсивности размножения полевок в заповеднике и связанным с этим снижением энергетических потребностей самок и хорошо иллюстрирует смену ведущего фактора, вызывающего миграции.

Степная мышовка

До настоящего времени данных о характере миграционной активности и подвижности степных мышовок очень мало. Интенсивность перемещения мышовок чрезвычайно высока - доля мигрантов в популяции составляет от 42% до 100% в зависимости от сезона и функционально-воврастной группы. Скорее всего, высокая подвижность мышовок связана с особенностями их питания. На протяжении большей части периода активности кормом для этих зверьков служат преимущественно беспозвоночные. 92% содержимого проанализированных нами желудков составляли животные остатки, среди которых можно было различать части покровов прямокрылых, жуков, трипсов, раковинок моллюсков. Невысокая концентрация подходящих кормовых объектов, вероятнее всего, и обуславливает своеобравный миграционный режим этого вида.

После введения заповедного режима подвижность зверьков несколько увеличивается, что связано с заметным увеличением интенсивности размножения. При этом, с одной стороны, увеличивается поисковая репродуктивная активность зверьков, с другой - высокие энергетические потребности размножающихся самок вынуждают их к более активному поиску жертв, чем обусловлен относительно высокий вклад самок в миграционный поток. В большей степени это характерно для пастбища, где хуже кормовые условия. Здесь в перемещениях принимают участие 43% самцов и 84% самок.

Впервые полученные нами данные о миграционной активности степных мышовок достаточно дискуссионны, этот вопрос требует дальнейшего изучения.

Полученные материалы лежат в русле современных представлений о том, что размножение, миграции и смертность находятся в тесной взаимозависимости. Уравновешивая друг друга, они представляют со-

бой основные действующие силы популяционного гомеостава. Эти силы стремятся привести размер и структуру популяции в соответствие с условиями среды.

Глава VI. МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ.

Обыкновенная полевка

В заповедной зоне достоверно уменьшаются индексы общей длины кишечника (α <0.01) и его слепого отлела (α <0.001).

Зависимость относительной длины кишечника и его отделов от характера питания отмечалась многими авторами (Воголюбский, 1936; 1939; 1941; Величко, 1939; Величко, Мокеева, 1940; Воронов, 1947; Наумов, 1948; Обухова, 1948; Сахарова, 1949; Соколов, 1949; Халилов, 1953; 1955; Башенина, 1962; Никитенко, 1964; Шварц, 1960; 1968; Tulberg, 1899 и др.). Имеется четкая положительная корреляция между длиной кишечника и долей грубых малоконцентрированных кормов в составе пищи (Шварц, 1968).

Анализ особенностей растительности в заповеднике свидетельствуют о явной тенденции к увеличению роли разнотравья в ходе демутационной сукцессии степных сообществ, в частности, заметно увеличивается обилие такого ценного в кормовом отношении семейства, как Бобовые.

Таким образом, кормовая база для обыкновенной полевки после введения заповедного режима несколько улучшается.

Другие рассмотренные нами морфофизиологические показатели, такие, как индексы сердца, почки и надпочечника в заповедной воне и на пастбище практически не различаются (α >0.05), что не позволяет делать какие-либо выводы об изменениях уровня метаболизма обыкновенных полевок, происходящих в результате демутационной трансформации сообщества.

Степная мышовка

Наиболее четко на изменение среды отреагировали индексы кишечника (α <0.01) и слепой кишки (α <0.05).

Из других морфофизиологических показателей следует обратить внимание на индекс сердца, который несколько уменьшается в заповедной зоне. Возможно, это свидетельствует об уменьшении двигательных нагрузок, связанных с добыванием пищи. Действительно, если на пастбище из потенциальных кормовых объектов мышовки преобладают мелкие подвижные кобылки, то в разнотравно-злаково-кустарниковых степях, развивающихся в заповеднике, увеличивается численность хишных прямокрылых, например, таких крупных и малопод-

вижных, как степная дыбка, и моллюсков.

Относительный вес надпочечников является хорошим индикатором напряженности жизненных процессов в организме зверьков (Шварц, 1960; 1968; Кошкина, 1974) и хорошо коррелирует с интенсивностью размножения. Оба эти показателя в заповедной зоне достоверно выше, чем на пастбище. В первую очередь различия касаются половозрелых самок, относительный вес надпочечника которых в заповеднике (0.22%) выше, чем на пастбище (0.18%) («<0.05).

Существенных изменений индекса почки не обнаружено. Краткий анализ позволяет говорить о благоприятном в целом характере изменений, происходящих после введения заповедного режима, для степной мышовки.

выволы

На основании проведенного нами комплексного экологического обследования можно заключить:

- 1. Сообщества мелких млекопитающих исследованных степных экосистем Южного Урала включают 17 видов. Впервые на основе цитогенетического анализа показано, что в пределах изучаемого региона обитают Crocidura leucodon и типичная 46-хромосомная форма Microtus arvalis. Абсолютным доминантом является обыкновенная полевка, субдоминантом степная мышовка. После введения заповедного режима в монодоминантных сообществах мелких млекопитающих степной зоны происходят связанные с сукцессией изменения, проявляющиеся в увеличении видового разнообразия со снижением уровня доминирования.
- 2. Увеличение мозаичности среды на начальных этапах демутационного процесса приводит к увеличению в сообществе роли редких для фоновых территорий видов. При этом наблюдается уменьшение амплитуд колебаний численности видов, что, вероятно, связано со сменой механизмов лимитирования на ранних этапах вторичной сукцессии.
- 3. Общая емкость среды для обыкновенной полевки несколько снижается, что выражается в пониженной интенсивности воспроизводства на фоне повышенной смертности и определяет снижение численности и степени доминирования этого вида в сообществе.
- 4. Отмеченные морфофизиологические особенности доминирующих видов свидетельствуют об их различной реакции на условия среды в заповедных и пастбищных экосистемах.
- 5. Роль в сообществе степной мышовки изменяется незначительно. Не наблюдается значительных изменений демографических параметров, несмотря на некоторое изменение условий среды, что свидетельствует о толерантном характере взаимоотношений вида

со средой.

- 6. В степных биотопах как пастбищ, так и заповедника обыкновенная полевка и степная мышовка ведут образ жизни, связанный с регулярными перемещениями, что, вероятно, связано с особенностями кормовой базы.
- 7. Номадный образ жизни позволяет видам максимально осваивать жизненное пространство и ресурсы местообитаний. В то же время он ограничивает рост численности. Благодаря высокой смертности мигрирующих зверьков численность животных поддерживается ниже уровня, при котором пищевые ресурсы лимитируют популяцию.

Список основных работ, опубликованных по теме диссертации:

- Симак С.В. Фауна позвоночных урочища "Грызлы". // Животный мир Южного Урала, -Оренбург, -1990, -с.92-95.
- Симак С.В., Гилева Э.А. Новые данные о распространении и экологии белозубок рода Crocidura на Южном Урале. -Экология. -1993. -N3. -c.91-93.
- Чибилев А.А., Симак С.В., Юдичев Е.Н. Млекопитающие Оренбургской области и их охрана: материалы для Красной Книги, -Екатеринбург, -Наука, -1993, -64 с.



Подписано к печати 12.12.93 г. Тираж 100 экз. Объем 1 п.л.