

УДК 591.5:599.323

**А. А. Хромов, А. В. Шариков, В. Б. Басова, К. Г. Власов,
Т. С. Ковинька, Е. М. Шишкина**

**Популяционные циклы мышей (*Sylvaemus uralensis*, *Apodemus agrarius*)
и лесных полевок (*Myodes glareolus*),
влияние зимнего периода на динамику численности**

*На основании многолетних исследований (2003–2016 гг.) численности мелких млекопитающих на севере Московской области выявлен характер популяционных циклов лесной мыши (*Sylvaemus uralensis*), полевой мыши (*Apodemus agrarius*) и рыжей полевки (*Myodes glareolus*). Рассмотрены особенности влияния зимнего периода на динамику численности этих видов.*

Ключевые слова: мелкие млекопитающие, динамика численности, популяционный цикл, зимний период, факторы популяционной динамики.

Об авторах

Хромов Андрей Анатольевич – кандидат биологических наук, доцент кафедры экологии и наук о Земле Государственного университета «Дубна», 141980 Московская обл., г. Дубна, ул. Университетская, 19. *E-mail: paleologovo@mail.ru.*

Шариков Александр Викторович – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и экологии Института биологии и химии Московского педагогического государственного университета. *E-mail: avsharikov@yandex.ru*

Басова Вера Борисовна – кандидат биологических наук, научный сотрудник Государственного геологического музея им. В.И. Вернадского РАН. *E-mail: appodemus@yandex.ru.*

Власов Константин Григорьевич – магистрант кафедры экологии и наук о Земле Государственного университета «Дубна». *E-mail: vlkg99@gmail.com.*

Ковинька Татьяна Сергеевна – магистрант кафедры зоологии и экологии Института биологии и химии Московского педагогического государственного университета, *E-mail: tatyana.kovinka@yandex.ru*

Шишкина Екатерина Михайловна – бакалавр кафедры зоологии и экологии Института биологии и химии Московского педагогического государственного университета. *E-mail: e.m.shishkina@yandex.ru.*

Закономерности динамики численности популяций мелких млекопитающих и причины ее цикличности остаются одной из нерешенных проблем популяционной экологии [4; 6; 16]. Многие исследователи отказываются от поиска какого-то одного фактора, определяющего состояние популяции, и склоняются к признанию многофакторной (эндогенной и экзогенной) системы регулирования. При этом факторы могут действовать как в настоящий момент времени, так и оказывать влияние в предшествующий период [5; 8; 9; 16; 18]. В зависимости от состояния популяции влияние отдельных параметров среды может быть выражено в разной степени. Например, климатические

явления могут сказываться настолько серьезно, что действие внутривидовых механизмов практически незаметно [21]. В частности, для популяций рыжей полевки показано, что в осенне-зимний период и в начале сезона размножения определяющую роль играют экзогенные факторы, а в течение репродуктивного цикла – эндогенные [10; 15; 16]. При этом доля объяснимой влиянием экзогенных и эндогенных факторов дисперсии в определенные сезоны достигала 98%, и лишь 2% изменений определялось какими-то иными причинами [16]. В ряде работ показано, что вне пределов периода размножения (в зимний период) популяции в основном зависимы от внешних воздействий [8; 9; 16]. Однако не вызывает сомнения, что циклические популяции регулируются в том числе и внутривидовыми механизмами [15; 25]. Все эти особенности

делают мелких млекопитающих перспективным объектом экологического мониторинга [13; 15; 27; 28].

На основании исследований, проведенных на севере Московской области, в настоящей работе мы рассматриваем характер популяционных циклов трех видов мелких млекопитающих: лесной мыши (*Sylvaeomus uralensis* Pall.), полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pall.) и рыжей полевки (*Myodes glareolus* Schreb.), а также пытаемся выяснить, насколько регулярно зимний период влияет на динамику численности этих видов.

Материал и методы

Исследования проведены в Талдомском районе Московской области на модельном участке «Апсарёвское урочище», входящим в состав государственного природного заказника регионального значения «Журавлиная родина». В работе использованы результаты учетов численности мелких

млекопитающих за период 2003–2016 гг., выполненных по стандартной методике [19; 20]. Отловы производили весной после схода снега (март-апрель), летом (июнь-июль) и осенью (сентябрь-октябрь) ловушко-линиями по 25 ловушек Геро, которые проверяли ежедневно в течение трех суток*. У отловленных особей помимо их видовой принадлежности определяли пол, возрастную группу, участие в размножении, вес и основные промеры. Всего отработано 27 348 ловушко-суток (л/с). В качестве показателя обилия вида (относительной численности) используется количество пойманных особей в расчете на 100 л/с. Ловушко-линии устанавливали во всем спектре местообитаний, характерных для модельной территории, включая граничащие с нею леса. Все разнообразие биотопов, в которых проводили отловы, объединены нами в несколько групп (табл. 1).

Таблица 1. Типы местообитаний, в которых производился учет мелких млекопитающих

Тип местообитания	Краткое описание
Коренные леса	Преимущественно хвойные или смешанные леса, расположенные вокруг модельного участка
Лесные массивы	Небольшие лесные участки из лиственных пород, граничащие с луговыми сообществами (в том числе зарастающие карьеры)
Ивняки	Заросшие ивой (а также частично ольхой и березой) участки лугов, расположенные в понижениях рельефа или у мелиоративных каналов
Суходольные луга	Нерегулярно сенокосные луга без древесной и кустарниковой растительности, расположенные на возвышениях рельефа
Влажные луга	Луга с отдельно стоящими молодыми деревьями или кустарником, расположенные в понижениях рельефа и имеющие разную степень увлажнения
Околоводные луга	Луга, «изрезанные» сетью мелиоративных каналов, заросших тростником или примыкающие к небольшим водоемам с тростниковыми займищами
Границы поселений	Луга неравномерные по составу и высоте травостоя, с отдельно стоящими кустами и деревьями, а также постройками, типичными для сельской местности

Для оценки видового разнообразия использовали индекс Шеннона (H). Корреляционный анализ проводили с использованием непараметрического коэффициента Спирмена (r_s). Статистическую значимость колебаний численности в зимний период оценивали с помощью непараметрического

критерия Манна – Уитни. Сведения о погоде взяты из открытых информационных источников (<http://rp5.ru>) по показаниям метеостанции № 27402 (г. Тверь).

Результаты и обсуждение

Относительная численность. Всего за 14 лет исследований на стационаре отловлено 1757 особей мелких млекопитающих, принадлежащих к двум отрядам (*Soricomorpha* и *Rodentia*), четырем семействам (*Soricidae*, *Cricetidae*, *Muridae*, *Zapodidae*), семи родам и четырнадцати ви-

* В зависимости от года и сезона возможны некоторые расхождения в сроках и периодичности отловов, поскольку учеты были проведены разными исследователями и научными группами.

дам. По сводным многолетним данным (2003–2016 гг.) суммарное обилие всех видов составило 6,4 ос. на 100 л/с. Исследуемые нами виды, наряду с представителями родов *Microtus* и *Sorex*, относятся к числу наиболее многочисленных на стационаре и встречаются в большинстве обследованных биотопов. По сумме всех проведенных отловов они составили 747 особей (42,6% от об-

щего числа пойманных зверьков). Остальные виды встречаются в отловах нерегулярно, на их долю приходится 2,2% (рис. 1)**. Показатели относительного обилия по среднегодовым максимумам для всего модельного участка составляют: рыжая полевка – 1,8; лесная мышь – 1,4 и полевая мышь – 1,6 ос. на 100 л/с.

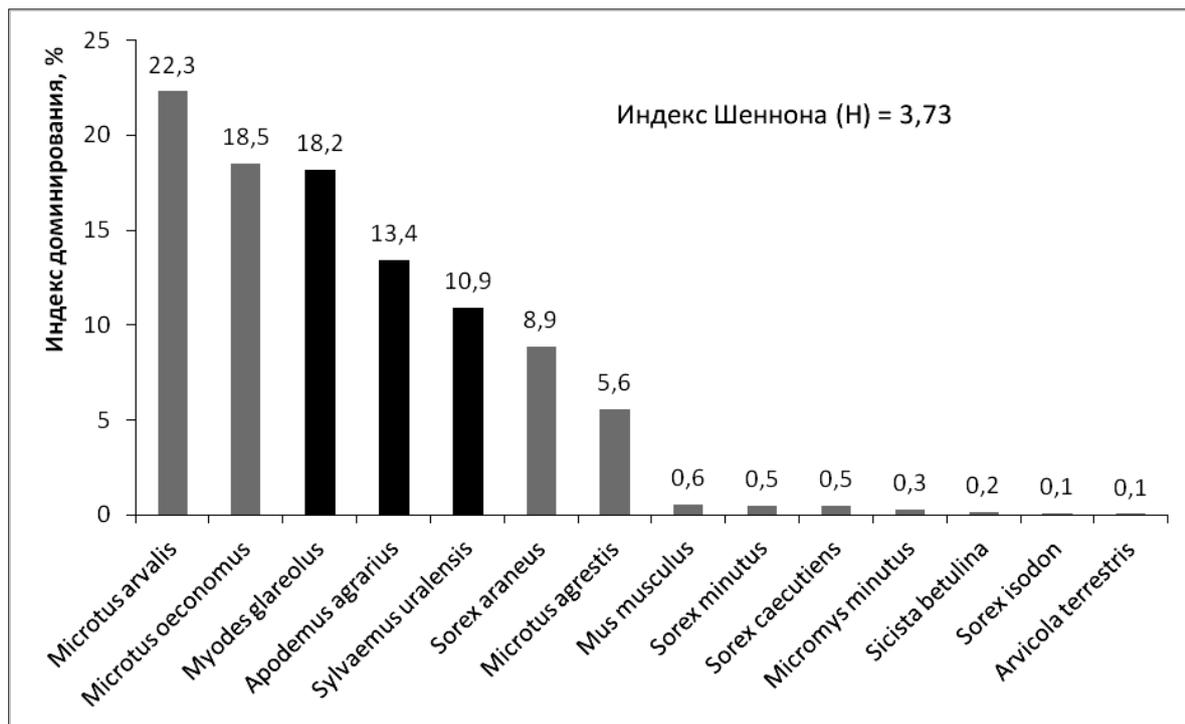


Рис. 1. Степень доминирования мелких млекопитающих в суммарных отловах на участке «Апсарёвское урочище» (сводные данные за 2003–2016 гг.)

Динамика численности. В результате проведенных учетов выявлена многолетняя динамика всех трех исследуемых видов. Колебания их численности во многом совпадают во времени и тяготеют к трёхлетнему циклу (от пика до пика). При этом вспышки численности, как правило, происходят в течение одного года, за которым наступает двухлетняя, реже однолетняя, депрессия. Такое совпадение популяционных циклов

иногда объясняют отсутствием явной зависимости обилия одних видов мелких млекопитающих от других. По этой причине межвидовые отношения часто исключают из числа факторов, значимо определяющих популяционные процессы, и анализируют изменения как результат климатических воздействий и их совокупности [17]. Результаты учетов демонстрируют в основном синхронные по годам флуктуации (рис. 2). Выявлены положительные корреляции популяционных циклов (по максимумам их ежегодной численности) рыжей полевки и лесной мыши ($r_s = 0,71$; $p < 0,05$), а также лесной и полевой мышей ($r_s = 0,68$; $p < 0,05$). Однако в течение самого сезона размножения (весна-осень) таких зависимостей не об-

** Учет лововушко-линиями не является универсальным для всех видов грызунов и землероек в виду особенностей их биологии. В частности, метод мало подходит для исследования численности водяной полевки, обыкновенной кутуры и некоторых других видов, в присутствии которых на модельной территории мы не сомневаемся.

наружено, а корреляций между циклами рыжей полевки и полевой мыши не установлено вовсе. Данные обстоятельства, скорее всего, свидетельствуют о том, что для видов со сходными биотопическими предпочтениями факторы среды играют определяющую роль в общем характере многолетней дина-

мики. А эндогенные факторы определяют колебания численности в течение сезона размножения и формируют индивидуальные для видов траектории и амплитуду. В этой связи интересным представляется параллельное рассмотрение динамики численности видов.

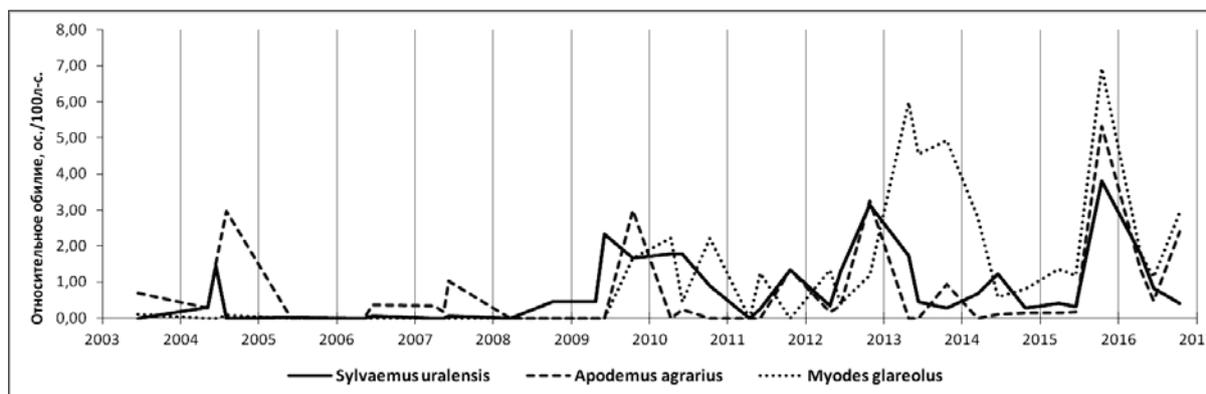


Рис. 2. Многолетняя динамика численности лесной мыши, полевой мыши и рыжей полевки на участке «Апсарёвское урочище» (2003–2016 гг.)

Колебания численности полевой и лесной мышей (видов с разными экологическими предпочтениями) во многом синхронны по годам и по сезонам, а также сходны по амплитуде, но как указывалось выше, корреляционно не связаны. У каждого вида выражено как минимум четыре одновременных пика численности с колебаниями 1,5–3,8 ос. на 100 л/с для лесной и 3,0–5,3 – для полевой мыши соответственно. Некоторая асинхронность динамики вызвана в основном небольшим смещением периодов массового размножения этих видов (у полевой мыши, как показывают наши наблюдения, он наступает немного позднее). Так или иначе, эти смещения не могут быть сведены к конкурентным взаимодействиям двух видов, а объясняются какими-то иными эндогенными или экзогенными причинами. В пользу малой значимости конкурентных взаимодействий говорит и спектр их биотопических предпочтений, который заметно отличается. Так, полевая мышь встречается преимущественно в луговых сообществах (79,7%), а лесная мышь распределена по модельной территории более равномерно: 48,9% – в лесных и 51,1% – в других типах местообитаний.

Динамика популяций лесной мыши и рыжей полевки (видов, тяготеющих к лесным сообществам) демонстрирует немного другой случай. Колебания численности этих видов совпадают, несмотря на небольшую асинхронность в течение одного года. Помимо корреляции их циклов в целом, выявлена также корреляция их весенней численности ($r_s = 0,76$; $p < 0,05$), что может свидетельствовать о сходных потребностях в начале репродуктивного периода. Кроме этого, популяционный цикл рыжей полевки несколько отличается от циклов других млекопитающих модельного участка. Он выражен недостаточно явно и временами тяготеет к двухлетнему. Учитывая, что хвойно-широколиственные леса являются оптимальными для обитания рыжих полевок, сравнительно частые подъемы численности характерны для центра европейской России [14]. В частности, после 1980 г. на юге Московского региона отмечена смена стабильных 3–4-летних циклов на 2-летние [11]. Но говорить о каких-то закономерностях в динамике этого вида приходится с большой осторожностью. Во-первых, лесные сообщества на стационаре в период 2003–2009 гг. изучены недостаточно полно, в отличие от

луговых сообществ. Встречи этого вида в лесных местообитаниях составляют 69,3%. Во-вторых, для рыжей полевки описаны и нециклические популяции [2; 12; 23; 24], иногда наблюдаемые в центральной части ареала [6].

Влияние зимнего периода. Изменения показателей относительного обилия использованы нами для анализа влияния зимних факторов на характер популяционных циклов. Вопрос при этом можно сформулировать следующим образом: всегда ли зимний период (как совокупное явление) ведет к популяционным потерям?

В большинстве случаев у мелких млекопитающих за зиму происходят те или иные потери популяции. Но результаты ис-

следований показывают, что влияние зимнего периода видоспецифично (табл. 2). В соответствии с результатами анализа достоверно значимое отрицательное влияние зимы как совокупного явления установлено только для полевой мыши. Численность этого вида в марте-апреле, по сравнению с осенью предшествующего года, неизменно снижалась. В среднем потери популяции составляли 1,7 ос. на 100 л/с. Лесная мышь также в основном демонстрирует снижение численности или она остается примерно на том же уровне. Для рыжей полевки случаи увеличения численности весной отмечены неоднократно. Мы полагаем, это связано с зимним или ранневесенним размножением.

Таблица 2. Изменение численности мышей и лесных полевок в зимний период (разница относительного обилия видов между осенним и весенним учетами)

Вид млекопитающих	Средняя величина популяционных потерь в зимний период, ос. на 100 л/с.	Статистическая достоверность (U-критерий Манна – Уитни)
Рыжая полевка	0,27	Z = 0,92; p > 0,05
Лесная мышь	0,26	Z = 0,14; p > 0,05
Полевая мышь	1,68	Z = 2,42; p < 0,01

Несмотря на то, что случаи зимнего размножения описаны для некоторых видов, заметного увеличения обилия зверьков весной обычно не происходит, т.к. доля особей, участвующих в размножении, невелика [8; 7; 22; 26]. Случаи, когда вклад зимнего размножения в воспроизводство оказывался значительным и уже в апреле приводил к увеличению численности, встречаются довольно редко. Например, один из случаев описан для лесных полевок Печоро-Илычского заповедника в 2013 г., при этом отмечается, что погодные и кормовые условия были не слишком благоприятными [3].

Результаты наших учетов в 2013 г. также демонстрируют высокий для севера Московской области показатель относительной численности рыжей полевки в лесных сообществах. В апреле он составил 6,0 ос. на 100 л/с в целом для стационара и до 18,0 – для отдельных местообитаний. В то же время обилие вида в октябре 2012 г. в среднем по стационару составляло 1,2, а для отдельных местообитаний не превышало 4,3 ос. на

100 л/с. В апрельских отловах доля молодых особей составила 34% (12 особей из 36 пойманных), а все прибылые зверьки отнесены нами к возрастной категории «полузрелые» (3–4 месяца). Таким образом, подснежное (зимнее или ранневесеннее) размножение рыжих полевок в этот год можно считать установленным фактом. При этом прирост популяции не только компенсировал зимнюю смертность, но и существенно превысил осенний показатель обилия предшествующего года. Проявления раннего начала размножения подтверждают тот факт, что многие млекопитающие с коротким жизненным циклом потенциально настроены на стратегию постоянной репродукции [29], а сезонное воспроизводство является адаптивной реакцией на климат.

Недавние исследования показали, что зимнее размножение рыжих полевок – явление достаточно регулярное (примерно 1 раз в 3 года) и часто предшествует пикам численности [7]. Вероятно, в 2013 г. условия сложились благоприятными (причем для

многих видов), что привело либо к весеннему росту их численности, либо к высокой выживаемости. Так, среднемесячная температура января (самого холодного месяца) не превышала $-10,5^{\circ}\text{C}$, при этом снежный покров уже в ноябре составлял до 34 см и сохранялся до середины апреля (с максимумом до 82 см в марте). Но весенний рост численности отмечен и в другие годы, заметно отличавшиеся по метеорологическим показателям. За исследуемый период рыжая полев-

ка демонстрировала прирост популяции весной как минимум четырежды (в 2010, 2012, 2013 и 2015 гг.), хотя положительная динамика была выражена в разной степени (рис. 3а). Незначительные увеличения весенней численности отмечены и для лесных мышей. Для полевых мышей таких случаев не выявлено, несмотря на присутствие молодых зверьков в некоторых весенних отловах (рис. 3б, в).

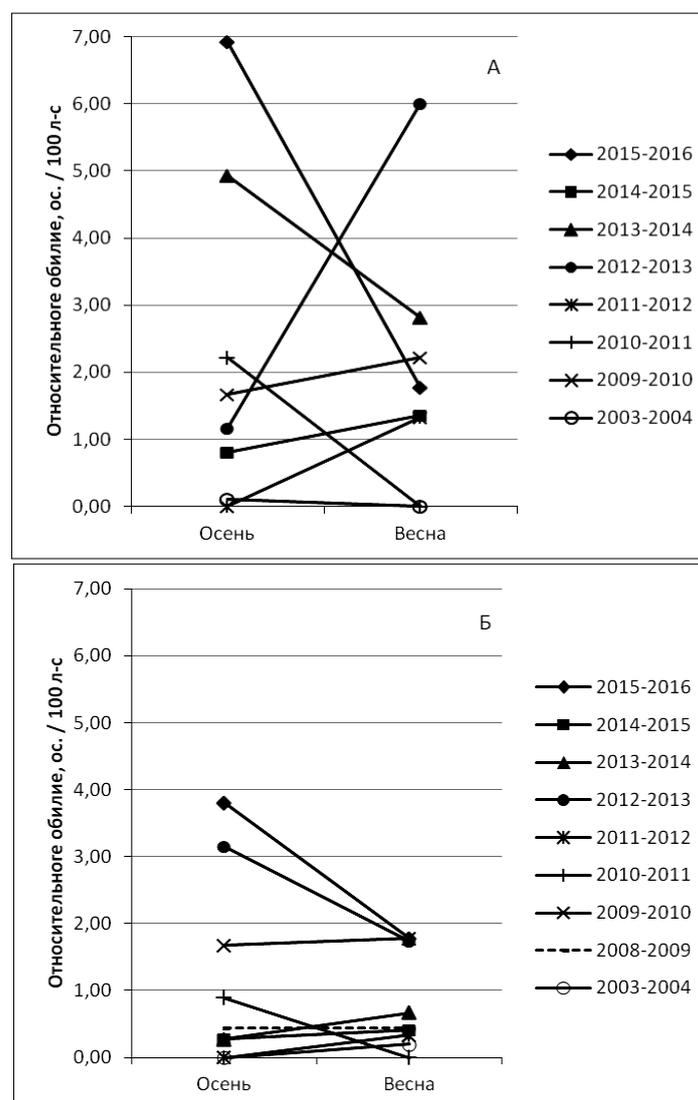


Рис. 3. Изменения численности мелких млекопитающих в зимний период: А – рыжей полевки; Б – лесной мыши (начало рисунка)

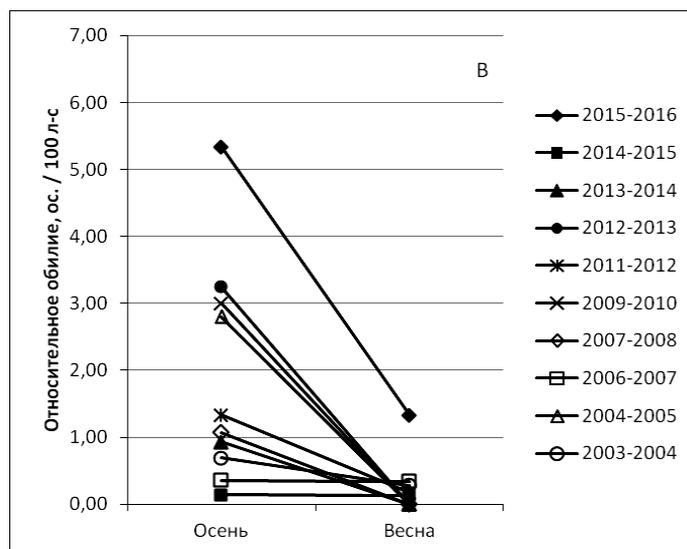


Рис. 3. Изменения численности мелких млекопитающих в зимний период: В – полевой мыши (изменения в пределах 0,0–0,1 ос. на 100 л/с не приведены) (Окончание)

Влияние отдельных факторов зимнего периода на колебания численности изучены пока недостаточно хорошо. Но некоторые взаимосвязи, как мы убедились, действительно существуют, хотя выражены они видоспецифично. Помимо тенденций, объясняемых популяционной цикличностью, существуют и локальные отклонения от характерной для большинства грызунов динамики. Например, как отмечено для исследуемой территории, а также для Владимирской области, чередование морозов и оттепелей приводило к сокращению общей численности мелких млекопитающих в 62,8 раза, а постепенное осенне-зимнее похолодание способствовало увеличению численности в 6 раз [1]. Однако последующие депрессии в основном логично вписывались в демонстрируемые видами циклы, поскольку следовали после пиков численности в предыдущий год. Но не исключено, что ведущая роль принадлежит именно зимним аномалиям и этим объясняются локальные колебания и асинхронности в популяционной динамике видов.

Благодарности

Авторы работы благодарны директору государственного природного заказника регионального значения «Журавлиная родина» О.С. Гринченко за помощь в проведении исследований. Отдельное спасибо Л.Д. Никитиной и Т.В. Макаровой, а также нашим

коллегам, студентам и аспирантам Московского педагогического государственного университета и Государственного университета «Дубна» за помощь в проведении отловов и определении полевого материала.

Библиографический список

1. Басова В.Б. Зависимость численности мелких млекопитающих от погодных аномалий // *Фундаментальные и прикладные исследования и образовательные традиции в зоологии (материалы Международной научной конференции)*. Томск: Изд. дом Томского гос. ун-та, 2013. С. 13.
2. Башенина Н.В. Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 355 с.
3. Бобрецов А.В. О зимнем размножении лесных полевок // *Фундаментальные и прикладные исследования и образовательные традиции в зоологии (материалы Международной научной конференции)*. Томск: Изд. дом Томского гос. ун-та, 2013. С. 21.
4. Гашев С.Н. Млекопитающие в системе экологического мониторинга (на примере Тюменской области): автореф. дис. ... докт. биол. наук. Тюмень, 2003. 50 с.
5. Дуванова И.А., Хицова Л.Н., Недосекин В.Ю., Дроздова В.Ф. Факторы изменения численности малой лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pall.) в условиях известнякового Севера Среднерусской возвышенности // *Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского*. 2010. № 3(1). С. 112–116.

6. Жигальский О.А. Механизмы динамики популяций мелких млекопитающих: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Свердловск, 1989. 49 с.
7. Жигальский О.А. Динамика численности и структуры населения рыжей полевки (*Myodes (Clethrionomys) glareolus*) при зимнем и весеннем начале размножения // Зоологический журнал. 2012. Т. 91, № 5. С. 619–628.
8. Жигальский О.А. Популяционные циклы рыжей полевки *Myodes (Clethrionomys) glareolus*: связь с репродуктивным процессом // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2011. Т. 13, № 5. С. 185–191.
9. 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.
10. Жигальский О.А., Бернштейн А.Д. Оценка факторов, определяющих динамику популяций рыжей полевки в северной лесостепи // Экология. 1989. Вып. 1. С. 13–21.
11. Иванкина Е.В. Динамика численности и структура населения рыжей полевки в Подмосковье: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1987. 26 с.
12. Ивантер Э.В. Географическая изменчивость динамики численности рыжей полевки в пределах ареала // Механизмы регуляции численности леммингов и полевок на Крайнем Севере. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 55–60.
13. Ивантер Э.В. Динамика численности // Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. С. 245–267.
14. Ивантер Э.В. К популяционной организации политипического вида: (на примере рыжей полевки – *Clethrionomys glareolus* Shreb.) // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. Петрозаводск, 2007. Вып. 11. С. 37–64.
15. Ивантер Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Ленинград: Наука, 1975. 247 с.
16. Ивантер Э.В. Популяционные факторы динамики численности рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на Северном пределе ареала // Биогеография Карелии. Труды Карельского научного центра РАН. Петрозаводск, 2005. Вып. 7. С. 48–63.
17. Ивантер Э.В., Ивантер Т.В. Экологическая структура и динамика населения мелких млекопитающих Приладожья // Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1983. С. 72–99.
18. Ивантер Э.В., Якимова А.Е. Численность и экологическая структура населения мелких млекопитающих // Мониторинг и сохранение биоразнообразия таежных экосистем Европейского Севера России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2010. С. 170–194.
19. Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Жигальский О.А. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Изд-во ЛКИ, 2008. 416 с.
20. Наумов Р.Л. Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 137 с.
21. Фрисман Е.Я., Неверова Г.П., Кулаков М.П., Жигальский О.А. Смена динамических режимов в популяциях видов с коротким жизненным циклом: результаты аналитического и численного исследования // Математическая биология и биоинформатика. 2014. Т. 9, № 2. С. 414–429.
22. Чернявский Ф.Б., Лазуткин А.Н. Циклы леммингов и полевок на Севере. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2004. 150 с.
23. Fuller W.A. Demography of subarctic population of *Clethrionomys gapperi*: numbers and survival // *Canad. J. Zool.* 1977. V. 55, № 1. P. 42–51.
24. Hansson L. Small rodent food, feeding and population dynamics. A comparison between granivorous and herbivorous species in Scandinavia // *Oikos*. 1977. V. 22. P. 183–198.
25. Hansson L., Henttonen H. Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover // *Oecologia*. 1985. V. 67, № 3. P. 394–402.
26. Krebs C.J. *Population Fluctuations in Rodents*. Chicago: The University of Chicago Press, 2013. 306 p.
27. Norrdahl K., Korpimäki E. Changes in population structure and reproduction during a 3-yr population cycle of voles // *Oikos*. 2002. V. 96, № 2. P. 331–345.
28. Sthenseth N.C., Viljugrein H., Saitoh T., Hansen T.F., Kittilsen M.O., Bolviken E., Glöckner F. Seasonality, density dependence, and population cycles in Hokkaido voles // *PNAS*. 2003. V. 100. P. 11478–11483.
29. Torbjørn E. Optimal onset of seasonal reproduction in stochastic environments: When should overwintering small rodents start breeding? // *Ecoscience*. 2007. V. 14, № 3. P. 330–346.