

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭКОЛОГИИ МЫШЕЙ
РОДА *APODEMUS* (RODENTIA, MURIDAE)
ДНЕПРОВСКО-ОРЕЛЬСКОГО ЗАПОВЕДНИКА**

Н.М. Окулова¹, Н.В. Антоненц²

¹ *Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский пр., 33*

² *Днепроовско-Орельский природный заповедник
Украина, 49078, Днепрпетровск, Полетаева, 2*

Поступила в редакцию 10.05.02 г.

Сравнительная характеристика экологии мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) Днепроовско-Орельского заповедника. – Окулова Н.М., Антоненц Н.В. – Трёхлетнее изучение трёх видов мышей рода *Apodemus* – лесной мыши (ЛМ) *A. (S.) sylvaticus* (Linnaeus, 1758), малой лесной (МЛМ) – *A. (S.) uralensis* Pallas, 1756 и полевой мыши (ПМ) – *A. agrarius* Pallas, 1771 – позволило выявить особенности экологии видов. Представители подрода *Sylvaemus* более многочисленны, особенно МЛМ (многолетняя средняя численность осенью – 4% попадания). Этот наиболее эвритопный семеноядный вид при низкой скорости роста обладает высокой интенсивностью размножения и максимальной скоростью оборота популяции. ЛМ при довольно высокой численности (3.4% попадания) приурочена к песчаным грунтам, наиболее зеленоядна, размножается с относительно слабой интенсивностью, несмотря на быстрый рост и повышенное участие самок-сеголеток в размножении. ПМ наименее многочисленна (2.8% попадания), относительно эвритопна, наименее зеленоядна и наиболее насекомоядна; как и МЛМ, избегает песчаных грунтов; отличается от видов подрода *Sylvaemus* размерами соответственно правилу Хатчинсона; имеет максимальные скорость роста и интенсивность размножения. Морфометрические особенности черепа соответствуют особенностям питания видов.

Ключевые слова: род *Apodemus*, подроды *Apodemus* и *Sylvaemus*, малая лесная мышь, лесная мышь, полевая мышь, пропорции черепа, экологические ниши.

The comparative description of mice *Apodemus* (Rodentia, Muridae) ecology from Dneprovsko-Oreliky reserve. – Okulova N.M., Antonetz N.V. – The peculiarities of three mice *Apodemus* species: wood mouse (WM) *A. (Sylvaemus) sylvaticus* (Linnaeus, 1758), little wood mouse (LWM) *A. (S.) uralensis* Pallas, 1758 and field mouse (FM) *A. (A.) agrarius* Pallas, 1771 ecology were studied during three years. The mice of subgenus *Sylvaemus* are more numerous, especially LWM (the many-years autumn mean number is 4 per 100 traps Hero). This the most everytopic and the more granivorous form with low growth rate possesses of the highest breeding rate and the maximum population rotation rate. The WM have a relatively high number (3.4 per 100 traps). It is coincided with sand soils and it is the most greeneating. The WM has the poorest breeding intensity in spite of quick growth and high level of breeding among this year animals. The FM have the lowest number (2.8 per 100 traps); it is relatively everytopic, the least greeneating and the most insectivorous. The FM evades the sand soils. It differences from *Sylvaemus* by the size in accordance of Hatchinson rule. The FM have a maximum growth rate and breeding intensity. The morphometrical peculiarities of skull correspond to nutrition peculiarities of species.

Key words: genus *Apodemus*, subgenus *Apodemus* and *Sylvaemus*, little wood mouse, wood mouse, field mouse, proportions of skull, ecological niches.

Использование современных биохимических и цитогенетических методов изучения разнообразия близких видов привело к тому, что многие прежние виды позвоночных животных были разделены на несколько новых. Это, в частности, относится и к мышам рода *Apodemus*. Так, подрод *Sylvaemus* некоторыми автора -

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭКОЛОГИИ МЫШЕЙ

ми сейчас рассматривается как отдельный род, а вид *A. (S.) sylvaticus* (Linnaeus, 1758) *s. lato* к настоящему времени разделён на несколько новых видов (Воронцов и др., 1989; Межжерин, 1990; Межжерин, Загороднюк, 1989; Межжерин, Зыков, 1991; Боескоров, 1992; Загороднюк, 1993; Орлов и др., 1996). В частности, обитающие на Украине мелкие лесные мыши, ранее относившиеся к одному виду *A. (S.) sylvaticus*, теперь отнесены, по меньшей мере, к двум видам – лесная мышь (ЛМ) *A. (S.) sylvaticus* (L.) (или, по В.Н. Орлову с соавторами (1996), *A. vohlynensis* Migulin, 1938) и малая лесная (МЛМ) – *A. (S.) uralensis* Pallas, 1811 (по В. Н. Орлову с соавторами (1996), *A.(S.) mosquensis* Ognev, 1913). Их значительное различие было подтверждено электрофоретическими методами (Межжерин, Загороднюк, 1989; Межжерин, Зыков, 1991), кариологическими (Орлов и др., 1996), а затем и морфометрическими (Загороднюк, 1993). В.А. Наглов (1995) для Харьковской области показал биотопические и морфологические различия этих вновь выделенных видов. Н.В. Антонец (1998) обобщила многолетние данные о численности и биотопическом распределении этих двух и других видов мелких млекопитающих на территории Днепроовско-Орельского заповедника. Однако экологические особенности этих двух видов малоизвестны, и сравнение их экологии и экологии близкого к ним вида – полевой мыши (ПМ) – *A. agrarius* Pallas, 1771 – не проведено. Такое сравнение для зверьков Днепроовско-Орельского заповедника и является задачей нашей работы.

Днепроовско-Орельский заповедник находится в среднем течении р.Днепр (Днепропетровская обл., Украина). Заповедник расположен в пойме реки и может быть разделён на два участка: 1) север и центр заповедника – более удалённые от р.Днепр части заповедника, занятые краткопоёмными дубравами, лугами и озёрами (система р.Проточь); арена (песчаная степь), посадки сосны на песчаных почвах; недалеко от этих мест встречаются и старичные водоёмы с узкой полосой пойменной растительности, часто труднопроходимой; 2) собственно пойма р. Днепр, занятая продолжительно поёмными лесами с преобладанием дуба, осокоря, белого тополя в комплексе с болотами и пойменными стоячими водоёмами. Детальное описание природных условий заповедника было приведено ранее (Антонец, 1998).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для данной статьи использованы в основном материалы осенних учётов мелких млекопитающих заповедника в 1998 – 2000 гг. На участке 2 работы вели в окрестностях стационара «Чайка». Для решения некоторых частных вопросов привлечены данные, полученные Н.В. Антонец в этом же заповеднике в другие сезоны и годы, а также данные, полученные авторами совместно или только Н.М. Окуловой в других частях ареалов видов. В Днепроовско-Орельском заповеднике в осенние периоды (конец августа – первая половина сентября) 1998 – 2000 гг. было выставлено 4550 ловушко-суток (л.с.) учёта зверьков давилками Геро и 269 л.с. учёта зверьков универсальными живоловками системы Н.А. Щипанова (1987). Учёт численности зверьков вели на линиях в 50 – 100 давилок Геро, расставленных на расстоянии 5 м друг от друга. Ловушки проверяли в течение двух суток ежедневно. Пойманных зверьков собирали, проводили паразитологический

осмотр, взвешивание, снимали внешние промеры, затем проводили зоологическое вскрытие и определение массы органов. Основные морфометрические данные предполагается привести в отдельном сообщении. Всего было поймано 634 зверька 9-ти видов. Статистические расчёты вели стандартными методами на ПЭВМ с помощью ППП Statistica и Stadia.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Видовой состав, соотношение видов, оценка разнообразия

В табл. 1 показаны видовой состав, соотношение видов и разнообразие фауны мелких млекопитающих на территории Днепроовско-Орельского заповедника по данным осенних учётов. Видно, что при видовом богатстве в 9 видов 2 из них относятся к насекомоядным, а 7 – к грызунам. Среди грызунов резко преобладают представители семейства мышинных – 5 видов, один вид относится к семейству мышовковых и один – к полёвковым. Среди всех мелких млекопитающих резко доминируют представители рода *Apodemus*. В среднем за три года три вида мышей рода составили 94.7% (по годам 92.8 – 96.5%) от всех зверьков, попавших в давилки. В пределах рода и среди всех мелких млекопитающих доминировала МЛМ (в среднем 53.5% в отловах давилками, по годам – от 40.9 до 66.1%) Другие два вида рода попадались примерно в равных количествах. Остальные зверьки составляли по 2 – 2.5% в отловах.

Таблица 1

Видовой состав, соотношение видов и разнообразие мелких млекопитающих заповедника (по всем способам лова)

Вид	Доля вида в общем числе зверьков, %			
	1998	1999	2000	Всего
<i>Apodemus (Sylvaemus) sylvaticus</i> (ЛМ)	26.1	13.3	26.1	20.9
<i>A. (S.) uralensis</i> (МЛМ)	40.9	66.1	47.4	53.5
<i>A. agrarius</i> (ПМ)	29.5	16.1	19.3	20.3
<i>Apodemus sp</i> (А)	-	-	0.5	0.16
<i>Mus musculus</i> (ДМ)	2.8	0.5	1.3	1.2
<i>M. hortulanus</i> (КМ)	-	0.5	-	0.16
<i>Microtus (M.) rossiaemeridionalis</i> (БЕП)	-	-	2.6	1.0
<i>Sisista subtilis</i> (СМ)	-	0.5	-	0.16
<i>Sorex araneus</i> (ОБ)	0.7	2.0	2.9	2.0
<i>Crocidura suaveolens</i> (МБ)	-	0,8	0.4	0.5
Всего зверьков, особ.	142	254	238	634
D – индекс разнообразия по Симпсону	3.094	2.129	3.014	2.693

Оценка разнообразия видов *D* по Симпсону (Уиттекер, 1980) колебалась по годам от 2.13 до 3.09, в среднем 2.693, что выше, чем, например, в подмосковном Приокско-Террасном заповеднике, где за последние годы разнообразие фауны мелких млекопитающих составило в среднем по осенним учётам 1.672 (Окулова и др., 2001). Сравнивая индексы разнообразия *D* с показателями численности

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭКОЛОГИИ МЫШЕЙ

(табл. 2), мы видим, что разнообразие возрастало в годы низкой численности и падало в годы высокой численности зверьков, как это обычно и бывает.

Таблица 2

Численность мелких млекопитающих Днепровско-Орельского заповедника
по данным учёта давилками Геро (на 100 л.с.) осенью

Год	ЛС	Зверьков на 100 л.с.								
		Всего	ПМ	ЛМ	МЛМ	А	ДМ	ВЕП	ОБ	МБ
Участок 1 – север и центр заповедника										
1998	1000	14.2	4.2	3.7	5.8	0	0.4	0	0.1	0
1999	1300	7.92	2.30	2.15	3.07	0.08	0	0	0.16	0.67
2000	1200	10.8	2.25	4.5	3.83	0	0	0.08	0.18	0
За 1999 – 2000	2500	9.32	2.28	3.28	3.44	0.04	0	0.04	0.16	0.08
Всего	3500	10.71	2.83	3.40	4.11	0.03	0.11	0.03	0.14	0.06
Участок 2 – собственно пойма р. Днепр										
1999	600	22.8	1.5	0	20.8	0	0	0	0.5	0
2000	450	24.0	4.0	0	17.33	0.22	0	1.11	1.33	0
Всего	1050	23.33	2.57	0	19.31	0.09	0	0.47	0.85	0
Итого	4550	13.62	2.76	2.61	7.78	0.04	0.13	0.09	0.33	0.04

В живоловки помимо других животных было отловлено 2 экз. *A. (S.) sylvaticus* (или, по В.Н. Орлову с соавторами (1996), *A. vohlynensis*) и 2 экз. *A. (S.) uralensis* (по В.Н. Орлову с соавторами (1996) – *A. (S.) mosquensis* Ognev, 1913), а также 1 экз. *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1924. Их видовая принадлежность была подтверждена кариологическими методами А.И. Козловским (ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия).

Численность и биотопическое размещение

Для ПМ изучаемый район является центром ареала, для МЛМ – это юг, а для ЛМ – по-видимому, восточная окраина ареала. Все мыши рода приурочены здесь к пойменным ландшафтам. Материалы по численности зверьков в годы исследований представлены в табл. 2 и на рис. 1, а биотопическое размещение показано в табл. 3, 4. Поскольку эти вопросы подробно рассматривались Н.В. Антонец на многолетнем материале ранее (Антонец, 1998), приведём лишь дополнения и общее заключение. Дополнения касаются данных учётов за 1998 – 2000 гг. и новых участков заповедника.

В пойме р.Днепр (участок 2) учёты проводили в 1999 – 2000 гг. Здесь не обнаружена ЛМ, среди отмеченных видов резко преобладает МЛМ (табл. 3, рис. 2), обычны ПМ, нередко восточно-европейские полёвки *Microtus rossiaemeridionalis* и обыкновенные буроzubки *Sorex araneus* L.

Из табл. 2 видно, что в пойме р.Днепр численность мелких млекопитающих более чем вдвое выше, чем в остальной части заповедника. Эта высокая численность создаётся в основном за счёт МЛМ. Численность последней на этом участке поймы р.Днепр выше, чем на других участках заповедника более чем в 5 раз.

Больше здесь также восточно-европейских полёвок и обыкновенных бурозубок (в 4 – 5 раз). В то же время наши учёты не отметили в природных биотопах поймы р.Днепр домовую мышь и малую белозубку, которые были встречены на севере и в центре заповедника. Численность ПМ везде примерно одинакова. По годам в пойме р.Днепр численность зверьков почти не менялась, тогда как на участках севера и центра заповедника в жарком и сухом 1999 году она была ниже у всех многочисленных видов, особенно у ЛМ и ПМ. МЛМ, приуроченная к влажным биотопам, снизила свою численность не столь значительно.

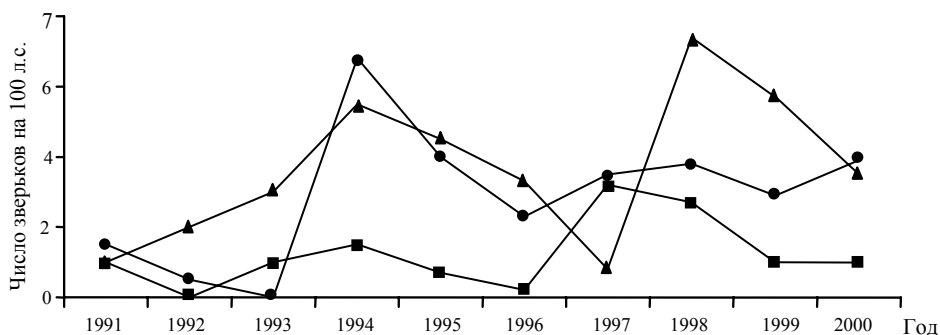


Рис. 1. Динамика численности трёх видов мышей рода *Apodemus* (■ – ПМ, ● – МЛМ, ▲ – ЛМ) севера и центра Днепроовско-Орельского заповедника за 10 лет (1991 – 2000 гг.) осенью

Таблица 3

Численность зверьков в пойме р.Днепр (участок 2),
осень 1999 – 2000 гг.

Биотоп	ЛС	Зверьков на 100 л.с.					
		Всего	ПМ	МЛМ	А	ВЕР	ОБ
Ивняк	300	29.33	8.33	16.67	0.33	1.67	2.33
Дубняк с чёрным тополем	300	26.67	0.33	25.67	0	0	0.67
Дубняк пойменный	300	18.67	0.33	18.33	0	0	0
Чернотополёвник	150	26.0	0	25.33	0	0	0.67
Белотополёвник	150	13.33	0	13.33	0	0	0
Всего	1200	21.75	2.33	18.16	0.10	0.41	0.75

Объединение данных по пойменным биотопам на озёрах возле арены и на самой арене (центр заповедника), где встречаются все три вида рода, показало, что здесь численности ЛМ и МЛМ в среднем сходны (2.9 и 3.7 соответственно), а численность полевой мыши снижена (1.2).

Динамика численности за 10 лет (см. рис. 1) меньше различается у ПМ и МЛМ, а у ЛМ она более своеобразна, хотя пик численности в 1994 г. и депрессии в 2000 г. у ПМ те же, что и у ЛМ. Кластерный анализ многолетней динамики численности трёх видов мышей по данным за 10 лет в центре заповедника также показал, что ПМ и МЛМ имеют более схожий ход многолетней динамики численности, тогда как ЛМ – более своеобразный (рис. 3).

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭКОЛОГИИ МЫШЕЙ

Таблица 4

Численность зверьков в биотопах вне собственно поймы р.Днепр (участки 1 и 2)
по данным учёта давилками Геро (на 100 л.с.) осенью

Год	Биотоп	ЛС	Зверьков на 100 л.с.								
			Всего	ПМ	ЛМ	МЛМ	А	ДМ	ВЕП	ОБ	МБ
1998	Дубняк	150	24.7	17.4	0	7.3	0	0	0	0	0
	Культура сосны на песчаной арене	150	10.0	0	9.3	0.7	0	0	0	0	0
	Пойменные биотопы оз. Горбовое	300	20.3	4.7	1.3	14.0	0	0	0	0.3	0
	Арена	400	7.3	0.5	4.7	1.0	1.0	0	0	0	0
	Всего	1000	14.2	4.2	3.7	5.8	0.4	0	0	0.1	0
1999	Дубняк	300	15.3	8.0	0	6.67	0	0	0	0.67	0
	Культура сосны на песчаной арене	200	5.5	0	5.5	0	0	0	0	0	0
	Песчаная степь после пожара	200	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Пойменные биотопы оз. Горбовое	300	9.33	1.67	1.0	6.67	0	0	0	0	0
	Арена	300	6	0.33	4.67	4.67	0.33	0	0	0	0.67
	Всего	1300	7.92	2.30	2.15	3.07	0.08	0	0	0.16	0.16
2000	Дубняк	150	26.0	15.94	0	10.06	0	0	0	0	0
	Арена	300	9.67	0	8.67	0.67	0	0	0.33	0	0
	Сосняк после пожара	150	8.67	0	8.0	0.67	0	0	0	0	0
	Песчаная степь после пожара	150	2.67	0	2.67	0	0	0	0	0	0
	Ольшаник на песчаном грунте	150	10.67	0	6.0	4.67	0	0	0	0	0
	Пойменные биотопы оз. Горбовое	300	9.67	1.33	1.0	6.67	0	0	0	0.67	0
	Всего	1200	10.83	2.25	4.5	3.83	0	0	0.08	0.17	0
Итого за три года	Дубняк	600	20.3	12.2	0	7.83	0	0	0	0.33	0
	Культура сосны на песчаной арене, сосняк после пожара	500	7.8	0	7.4	0.4	0	0	0	0	0
	Ольшаник	150	10.67	0	6.0	4.67	0	0	0	0	0
	Арена	1000	7.6	0.3	5.9	0.6	0.1	0.4	0.1	0	0.2
	Песчаная степь после пожара	350	1.11	0	1.11	0	0	0	0	0	0
	Пойменные биотопы оз. Горбовое	900	13.1	2.56	1.11	9.1	0	0	0	0.33	0
	Итого	3500	10.61	2.83	3.4	4.0	0.03	0.11	0.03	0.14	0.06

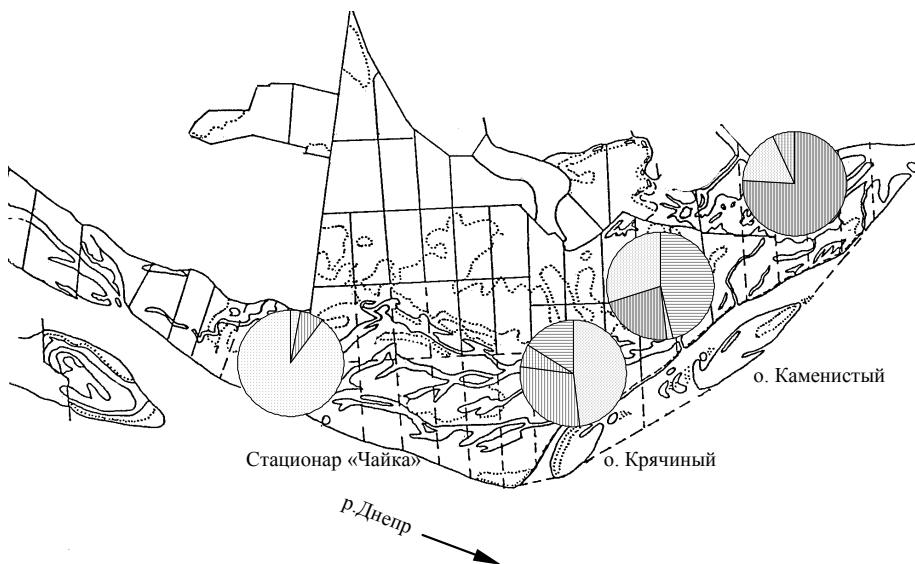


Рис. 2. Соотношение видов мелких млекопитающих в Днепроовско-Орельском заповеднике:
 □ – МЛМ, ▨ – ЛМ, ▩ – ПМ, ▧ – прочие виды

У ПМ пик численности наблюдался в год повышенного увлажнения (1997), тогда как у мышей подрода *Sylvaemus* – в более сухие годы (1994, 1998). Это хорошо видно на рис. 4, где показано климатическое поле (Окулова, 2001 а) района работ и годы высокой численности каждого вида. Однако непосредственной статистически достоверной связи численности с климатическими условиями года выявить при данном объёме материала не удалось.

В пойме р.Днепр (в районе стационара «Чайка») наибольшая численность и высокое разнообразие выявлено в наиболее увлажнённых биотопах – с ивняком и болотной растительностью

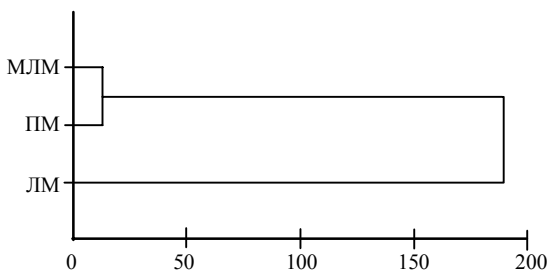


Рис. 3. Кластерный анализ данных по многолетней динамике численности мышей Днепроовско-Орельского заповедника (1991 – 2001 гг.). Ось абсцисс – степень связи, евклидовы расстояния

возле пойменных водоёмов (см. табл. 3). При господстве МЛМ повсюду в ивняках около четверти населения мышевидных млекопитающих составляет ПМ, чаще, чем в других биотопах, встречаются восточно-европейская полёвка и обыкновенная бурозубка. МЛМ наиболее многочисленна в пойме р.Днепр в дубняках с чёрным тополем и в

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭКОЛОГИИ МЫШЕЙ

чистых осокорниках (25.3 – 25.7 экз./ 100 л.с. осенью). В обоих местообитаниях отмечена обыкновенная бурозубка, в дубняках с чёрным тополем – также и ПМ (единично). Наименее благоприятны для зверьков в днепровской пойме возле стационара «Чайка» пойменные дубняки и белотополёвники, где обитает и достаточного многочисленна только МЛМ (13.3 – 18.7 экз./100 л.с.).

Учёты мелких млекопитающих на участках севера и центра заповедника (см. табл. 4) подтвердили данные Н.В. Антонца (1998) за предыдущие годы: 1) о доминировании здесь МЛМ; 2) о содоминировании ЛМ и ПМ. При этом наивысшая численность мелких млекопитающих наблюдалась в 1998 – 2000 гг. в дубняке, а не в пойменных биотопах, главным образом за счёт повышенной численности ПМ. МЛМ доминировала в пойменных приозёрных биотопах возле арены и в 2000 г. – в дубняке, а ЛМ – на арене и в культуре сосняка на песчаных грунтах, а также в ольшанике.



Рис. 4. Климатическое поле территории Днепроовско-Орельского заповедника (осень 1991 – 2000 гг., учёты на севере и в центре заповедника): ▲ – годы, когда численность МЛМ 7 и более на 100 л.с.; ● – годы, когда численность ЛМ 5 и более на 100 л.с.; ■ – годы, когда численность ПМ 3 и более на 100 л.с.

Анализируя табл. 4, можно сделать вывод, что 1998 г. был годом пика численности для МЛМ и ПМ; в засушливом и жарком 1999 г. снизилась численность всех видов, а в тёплом и влажном 2000 г. была отмечена максимальная численность ЛМ. На арене в 2000 г. численность последнего вида была близка к максимуму за 10 лет наблюдений (включая данные Н.В. Антонца (1998): в 1993 г. – 7.0, а в 2000 г. – 6.67 на 100 л.с.). МЛМ в её излюбленном биотопе – озёрной пойме возле арены – имела десятилетний максимум численности в 1998 г. (14 на 100 л.с.), а ПМ в дубняке – в 1993 (19.3) и 1998 гг. (17.4 на 100 л.с.).

Расчёт индексов верности местообитанию (Беклемишев, 1970) для мышей изучаемого рода, приведённый в табл. 5, показал, что на участках севера и центра заповедника наиболее приурочена к своему излюбленному биотопу – дубняку – ПМ. МЛМ предпочитает пойменный биотоп, где обитает чуть менее двух третей МЛМ. Половина ЛМ живёт на арене, около трети – в сосняках на месте арены по песчаным грунтам.

Небольшое число ЛМ встречается в граничащих с ареной пойменных биотопах. Если все биотопы вне собственно поймы р.Днепр (на севере и в центре заповедника) разделить на две группы – с песчаными грунтами и с прочими грунтами, то окажется, что на песчаных грунтах ЛМ составила 80.8% населения мелких млекопитающих (верность 90.8%), МЛМ – 11.1% (верность 10.4%), а ПМ – всего 2.2% населения (верность 2.8%). Для биотопов с прочими грунтами имеем соответст-

венно 1.6 (9.2), 51.6 (89.6) и 42.4% (97.2%). Эти цифры подтверждают, что на изучаемой территории ЛМ значительно привержена биотопам с песчаным грунтом, тогда как остальные виды рода, особенно ПМ, их избегают. Непосредственно в пойме р. Днепр (возле стационара «Чайка») живёт два вида рода – МЛМ и ПМ (последних почти в 10 раз меньше, чем первых). МЛМ распределены довольно равномерно, отдают предпочтение пойменным дубнякам. ПМ обитает почти исключительно в сыром биотопе – ивняке с лугово-болотной растительностью. Небольшое количество ПМ встречается в пойменных дубняках, тополёвниках. По данным Н.В. Антонец (1998), ПМ многочисленна на болотах. При высокой численности МЛМ другие виды мышей практически отсутствуют. Таким образом, в заповеднике наиболее стенотопна ЛМ, наиболее эвритопна МЛМ.

Таблица 5

Индекс верности местообитаниям трёх видов мышей рода *Apodemus* (1998 – 2000 гг.), %

Биотоп	ПМ	ЛМ	МЛМ
Участок 1			
Дубняк	72.6	0	34.3
Сосняк	0	33.6	1.5
Пойменные биотопы у оз. Горбовое	23.2	9.1	61.6
Арена	4.2	57.3	2.6
n	99	110	137
Участок 2			
Ивняк	92.5	0	23.6
Дубняк	7.50	0	44.3
Тополёвники	0	0	32.1
n	27	0	212

По данным В.А. Наглова (1995) численность ЛМ в Харьковской области составила в среднем 1.5, до 5 – 7 зв. на 100 л.с. На территории изучаемого нами заповедника соответствующая цифра заметно выше: осенняя численность ЛМ составляет здесь 2.6 зв. на 100 лс (см. табл. 2). В Харьковской области ЛМ придерживается осенью полей защитных лесных полос и полей с зерновыми злаками. МЛМ встречается там несколько чаще, чем ЛМ, и имеет осеннюю численность в среднем 2.6 – 2.9 зв. на 100 л.с., в лесополосах – до 6.9% попадания. В Днепровско-Орельском заповеднике МЛМ также многочисленнее, чем ЛМ в большинстве биотопов и в среднем по заповеднику (7.8 зв. на 100 л.с.). Более высокая численность мышей в заповеднике по сравнению с Харьковской областью в целом может быть объяснена, прежде всего, большей увлажнённостью биотопов заповедника, что важно для всех представителей рода *Apodemus*. В предыдущей работе (Окулова, 2001 б) методом климатических полей было показано, что ПМ, МЛМ, как и восточно-азиатская лесная мышь *A. (Alsomys) peninsulae* Thomas и желтогорлая мышь *A. (S.) flavicollis* Melch. (ЖМ), достигают высокой численности в местах, биотопах и в годы с повышенной увлажнённостью. Относительно полевой мыши это ранее показал П.А. Свириденко (1943). Если провести расчёт численности мышей рода *Apodemus* на всей территории Днепропетровской области, то численность будет, вероятно, значительно ниже, так как на большей её части господствуют полуаридные ландшафты, где численность мышей низка, кроме полей зерновых.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭКОЛОГИИ МЫШЕЙ

Заключая сравнительный анализ численности и биотопического размещения мышей изучаемого рода в заповеднике, можно отметить следующее.

Наилучшие условия находит для себя МЛМ, которая отличается наивысшей численностью, распространена в большинстве биотопов. ЛМ доминирует в местообитаниях на песчаных грунтах; она наиболее стенопопна. Полевая мышь делит биотопы с другими видами, хотя это разделение не столь резко, как в случае с двумя другими видами. Вне поймы р.Днепр ПМ больше всего приурочена к дубнякам, а в пойме р.Днепр – к ивнякам, тогда как МЛМ демонстрирует наибольшую верность пойменным приозёрным биотопам возле арены, а в пойме – дубнякам. В многолетней динамике численности видов можно заметить большее сходство МЛМ с ПМ, чем этих видов с ЛМ.

Половозрастной состав популяций

Материалы по сравнению половозрастного состава популяций трёх видов приведены в табл. 6. Видно, что процент молодых в осенних популяциях МЛМ все годы и везде в заповеднике выше, чем у остальных видов. Это говорит о более быстром обороте популяции у МЛМ по сравнению с двумя остальными видами.

Таблица 6

Соотношение полов у мышей рода *Apodemus* в Днепроовско-Орельском заповеднике

Вид	Участки заповедника	Год	Сеголеток, %	Самцов у зимовавших, %	Самцов у сеголеток, %	N
ПМ	1	1998	54.7	(78.9)	47.8	42
		1999	(0.33)	(100)	(50)	6
		2000	66.7	(62.5)	(75)	24
	2	Всего	56.5	77.9	58.5	72
		1999	(73.3)	(25.0)	(36.3)	15
		2000	(55.5)	(50)	(60)	18
	Всего	36.4	41.6	47.6	33	
ЛМ	1	1998	79.5	(30)	46.1	49
		1999	(47.1)	(77.8)	(62.5)	17
		2000	46.8	63.6	58.6	62
		Всего	59.3	59.6	52.6	128
МЛМ	1	1998	91.9	(0)	55.5	49
		1999	85.0	(33.3)	47.0	20
		2000	89.6	(50)	45.7	39
		Всего	89.9	(27.3)	50.5	108
	2	1999	88.5	(35.7)	61.1	122
		2000	89.3	(12.5)	46.3	75
		Всего	88.8	27.3	55.4	197
Всего	1998	91.9	(0)	55.4	49	
	1999	88.0	(35.3)	59.2	142	
	2000	91.0	(25.0)	46.1	114	
Итого за три года			89.2	27.2	53.9	305

Примечание. В скобках приведены недостоверные данные.

В пойме р.Днепр (окрестности стационара «Чайка») половозрастной состав популяций МЛМ был такой же, как и на остальной части заповедника, тогда как у ПМ в пойме был ниже процент молодых и меньше доля самцов в обеих возра-

тных группах, что, на наш взгляд, говорит о меньшей интенсивности размножения, большей гибели самцов и в целом – о меньшей благоприятности собственно поймы р.Днепр (возле стационара «Чайка») для ПМ. По данным В.А. Попова (1960), для ПМ в Татарии в годы депрессий самцы встречаются чаще (составляя 60.3% в популяции), а в годы пиков – реже (46.9%). В нашем случае в целом это подтверждается в том смысле, что у многочисленной МЛМ процент самцов среди зимовавших зверьков был значительно ниже, чем у менее многочисленных ПМ и ЛМ. При рассмотрении отдельных видов эта закономерность нарушалась. Так, у ПМ в год низкой численности (1999 г.) доля самцов среди зимовавших оказалась средней, а у ЛМ – максимальной.

Возрастной состав популяций

Для определения возраста мышей авторы статьи использовали градации стёртости жевательной поверхности первых верхних коренных зубов (M^1) (Варшавский, Крылова, 1948; Adamczewska, 1959). Выделено 5 возрастных групп (баллов): 1 балл – призмы чётко заметны от края челюсти до жевательной поверхности, они оканчиваются бугорками (наиболее молодые зверьки); 2 балла – призмы чётко заметны, на их концах со стороны жевательной поверхности образуются округлые островки стёртости; 3 балла – островки стёртости расширяются, образуя на жевательной поверхности сложные по контуру фигуры; 4 балла – зубы сильно стёрты, контуры участков стёртости занимают более половины жевательной поверхности, округлые; 5 баллов – зубы очень сильно стёрты, жевательная поверхность вогнута в виде чаши.

Календарный возраст и возраст, определённый по степени стёртости зубов, могут не соответствовать друг другу из-за разной твёрдости кормов и других причин в разных условиях. Считаем, что возраст по стёртости зубов в 1, 2 и 3 балла соответствует разным когортам зверьков-сеголеток, возраст по стёртости зубов в 4 балла (изредка и 3 балла) может быть и у сеголеток, и у зимовавших зверьков, а возраст по стёртости зубов в 5 баллов встречается только у зимовавших зверьков. Полагаем также, что приведённые критерии в этом объёме пригодны для всех мышей рода *Apodemus*.

В табл. 7 приведены данные по соотношению возрастов в популяциях мышей Днепроовско-Орельского заповедника. Эти данные дополнены материалами по ЖМ из заповедника «Росточье» за осень 2000 г., а также материалами по МЛМ из Ивановской области за июль – август 1989 – 1992 гг. Видно, что к наиболее короткоживущим мышам заповедника следует отнести мелких МЛМ и ЛМ. Сходный возраст по стёртости зубов имеет и МЛМ из Ивановской области. Более крупные ПМ в Днепроовско-Орельском заповеднике и в заповеднике «Росточье» имеют больший возраст по стёртости зубов. ЖМ в заповеднике «Росточье» имели слабо стёртые зубы, несмотря на крупные размеры и активное участие в размножении.

К. Адамчевска (Adamczewska, 1961) показала, что в Беловеже в разные годы соотношение групп по баллам стёртости может быть разным. Так, за август – сентябрь средний возраст ЖМ был довольно велик – в среднем 3 балла (колебания по годам 1.5 – 3.1).

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭКОЛОГИИ МЫШЕЙ

Таблица 7

Возраст мышей рода *Apodemus* по степени стёртости зубов
(данные за конец лета и осень)

Год	Вид	N	Число зверьков с баллами стёртости					Средний возраст, баллы	Место сбора
			1	2	3	4	5		
1998	ПМ	13	-	1	1	5	6	4.2	ДОЗ*
	ЛМ	18	3	7	6	1	1	2.4	То же
	МЛМ	22	2	15	4	0	1	2.2	То же
1999	ПМ	7	0	1	1	3	2	4.0	То же
	МЛМ	35	0	15	12	3	5	2.9	То же
2000	ПМ	15	0	2	7	5	1	3.3	Росточье
	МЛМ	22	0	12	6	2	3	2.4	ДОЗ
Всего	ПМ	35	0	4	9	13	9	3.7	То же
	ЛМ	18	3	7	6	1	1	2.4	То же
	МЛМ	79	2	42	20	5	9	2.4	То же
1989 – 1992	МЛМ	251	45	101	61	39	5	2.4	Ивановская обл.
2000	ЖМ	23	-	17	5	1	-	2.3	Росточье

* ДОЗ – Днепроовско-Орельский заповедник.

Таким образом, два вида мелких мышей – МЛМ и ЛМ – имеют более низкий уровень стёртости зубов, чем два вида крупных мышей – ПМ и ЖМ, что свидетельствует как о большей продолжительности жизни более крупных видов, так и об их более интенсивном росте и более интенсивном питании, приводящем к более быстрому истиранию зубов. Авторы статьи склонны ко второму предположению. П.А. Свириденко (1947) считал, что естественная продолжительность жизни ПМ – 2.5 – 3 года. Сопоставление возраста в баллах стёртости зубов и веса тела (рис. 5) и расчёт уравнений регрессии показали, что у ПМ и ЛМ линии регрессии имеют одинаковый угол наклона к оси абсцисс у молодых зверьков, т.е. скорость роста или соотношение нарастания веса и истирания зубов сходны у обоих видов в случае сеголеток. У зимовавших особей ПМ вес увеличивается при той же стёртости гораздо сильнее, чем у ЛМ. Для ЛМ линия регрессии, описывающая зависимость веса тела в г (y) от возрастного балла стёртости (x), имеет вид гиперболы: $y = 1/(0.03796 + 0.05891/x)$; $r = 0.499$; $R = 0.249$; $F = 6.63$; $p = 0$; $n = 23$. Для ПМ аналогичная зависимость имеет форму прямой: $y = 8.176 + 4.445x$; $r = 0.718$; $R = 0.515$; $F = 20.19$; $p = 0$; $n = 22$. В течение сезона ЛМ, достигнув веса тела, близкого к 14 – 16 г, прекращают рост, тогда как ПМ продолжают расти и дости-

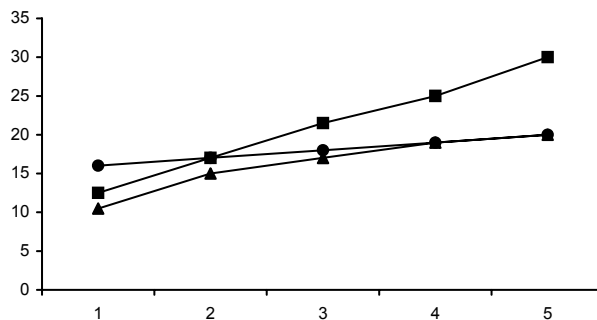


Рис. 5. Соотношение возраста стёртости зубов в баллах (ось абсцисс) и веса тела в г (ось ординат) у мышей рода *Apodemus*: ■ – ПМ, ▲ – ЛМ, ● – МЛМ

гают веса тела в 17 – 19 г. Для МЛМ уравнение регрессии имеет вид: $y = 15.01 + 1.008x$ ($F = 7.15, p = 0, n = 68$). Видно, что коэффициент при x , характеризующий скорость роста, значительно меньше, чем у ПМ – около 1 против 4.4. Отсюда для МЛМ линия регрессии зависимости веса тела от возраста наклонена к оси абсцисс значительно слабее, т.е. МЛМ растёт значительно медленнее других видов, а потому старшие сеголетки и особенно зимовавшие особи могут быть крупнее у ЛМ, чем у МЛМ. Для ЖМ из заповедника «Росточье» уравнение роста имеет вид: $y = 15.5 + 6.229x; r = 0.383, F = 3.44, p = 0.0028, n = 23$. Наибольший рост наблюдается в период от рождения до достижения балла стёртости зубов 2. Скорость прироста веса в зависимости от возраста у этого вида наибольшая.

Размножение

Средний размер выводка. О среднем размере выводка в нашем случае лучше судить по плацентарным пятнам, так как они, хотя иногда и хуже заметны, чем эмбрионы, позволяют судить о плодовитости не только осенью, но и в течение всего сезона размножения. Судя по данным, приведённым в табл. 8, из трёх видов *Apodemus* заповедника наименее плодовита ЛМ (средний выводок 4.4), другие два вида имеют более высокую и сходную плодовитость (по 5.8 – 5.9). Ввиду малого объёма материала более детальный анализ этого показателя не был проведён.

Таблица 8

Средний размер выводка мышей р. *Apodemus* Днепроовско-Орельского заповедника

Год	Вид	Эмбрионы		Плацентарные пятна	
		зимовавшие	сеголетки	зимовавшие	сеголетки
1998	ПМ	4 (3)	0	5.7 (3)	0
	ЛМ	0	0	5.4 (5)	0
	МЛМ	5 (1)	0	4.5 (6)	0
1999	ПМ	6(1)	0	6(2)	5(1)
	ЛМ	6(1)	0	0	3(1)
	МЛМ	0	6 (1)	6.4(5)	6 (4)
2000	ПМ	5.26 (4)	7(1)	6.3 (3)	0
	ЛМ	5.7 (3)	0	4.7(9)	4 (2)
	МЛМ	0	6 (1)	6.7 (4)	6.2 (5)
Всего	ПМ	4.9 (8)	7 (1)	6 (8)	5 (1)
	ЛМ	5.75 (4)	0	4.6 (14)	3.7 (3)
	МЛМ	5 (1)	6 (1)	6.7 (4)	6.2 (5)

Примечание. В скобках дано число самок.

Процент размножающихся среди самок-сеголеток. Этот показатель, как отмечено для лесных полёвок, является наиболее гибким среди других параметров размножения, он наиболее чутко реагирует на изменение условий в популяции (Окулова, Бернштейн, 1995). Среди грызунов рода лесные полёвки *Clethrionomys* наиболее интенсивно размножаются самые зеленоядные представители рода – красно-серые полёвки *C. rufocanus* Sund. Этот показатель, хотя и в меньшей степени, влияет на прирост популяции и у мышей.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭКОЛОГИИ МЫШЕЙ

Как видно из табл. 9, среди *Apodemus* заповедника интенсивнее всего размножаются сеголетки у ЛМ (19.2%), далее следуют ПМ (14.8%) и затем – сеголетки МЛМ (5.7%). Как будет показано далее, ЛМ оказалась и наиболее зеленоядной среди *Apodemus*. Таким образом, закономерность о наиболее интенсивном размножении сеголеток у более зеленоядных видов подтвердилась и на *Clethrionomys*, и на *Apodemus*. Какую-то роль в видовых различиях интенсивности размножения самок-сеголеток играет уровень численности. При высокой численности могут включиться механизмы регуляции, на которые особенно чутко реагирует именно этот показатель (Окулова, Бернштейн, 1995). Отсюда можно объяснить и в целом более низкие показатели размножения самок-сеголеток у МЛМ, численность которой максимальна.

Таблица 9

Процент размножающихся среди самок-сеголеток мышей рода *Apodemus*
Днепровско-Орельского заповедника

Год	Вид	Участки заповедника	N	Доля размножающихся, %
1998	ПМ	1	12	0
	ЛМ		11	9.9
	МЛМ		22	0
1999	ПМ	1	1	0
	ЛМ		3	(66.7)
	МЛМ		7	14.3
	ПМ	2	6	(16.7)
	МЛМ		42	9.5
	ПМ	Всего по заповеднику	7	14.2
	ЛМ		11	66.7
	МЛМ		49	10.2
2000	ПМ	1	5	40.0
	ЛМ		12	16.7
	МЛМ		15	6.7
	ПМ	2	3	(33.3)
	МЛМ		35	14.3
	ПМ	Всего по заповеднику	8	37.5
	ЛМ		12	16.7
МЛМ	50		4.0	
Итого	ПМ	1	18	11.1
	ЛМ		26	19.2
	МЛМ		44	4.5
	ПМ	2	9	22.2
	МЛМ		77	6.5
	ПМ	Всего по заповеднику	27	14.8
	ЛМ		26	19.2
	МЛМ		121	5.7

Примечание. В скобках приведены недостоверные данные.

В год депрессии (1999 г.) у МЛМ размножалось 10.2% самок-сеголеток, а в годы повышенной численности – не более 6.7%. Регуляция размножения молодых самок заметна очень ярко у ЛМ: в год депрессии размножалось 66.7% самок-

сеголеток, а в годы высокой численности – от 9.9 до 16.7%. У ПМ эта закономерность на нашем материале не подтверждается. По данным П.А. Петрова (1967), у ПМ в Волго-Ахтубинской пойме размножается около 15% самок-сеголеток, что наблюдается и в нашем случае. Дальнейшее сравнение с литературными данными, во избежание путаницы, проведено только с МЛМ из Центральной России и для ПМ. Размер выводка у МЛМ в России близок к 6: 5.9 – в Тульских засеках (Наумов, 1948), 6.0 – в Татарии (Попов, 1960). У ПМ в Татарии (Попов, 1960) и в Волго-Ахтубинской пойме (Петров, 1967) средний выводок составил 6.2, на Дальнем Востоке – 7 (Плятер-Плохоцкий, 1936, цит. по: Наумов, 1948). В Татарии у ПМ размер выводка, таким образом, несколько меньше, чем у МЛМ. В условиях Днепро-Орельского заповедника при несколько меньшем размере выводка у обоих видов эта закономерность сохраняется.

Среднее количество выводков за сезон (табл. 10) максимально для зимовавших самок у ПМ, а среди сеголеток – у ЛМ (у последнего вида число выводков у молодых самок втрое выше, чем у остальных видов). В.А. Попов (1960) считает, что у МЛМ в Татарии зимовавшие самки дают 2 – 3 выводка за сезон, а сеголетки – 1, реже 2, тогда как у ПМ – на юге 3 – 4, а в Татарии – 2 – 3 помёта.

Таблица 10

Среднее число помётов у мышей рода *Apodemus* Днепро-Орельского заповедника

Год	Вид	Участки заповедника	Зимовавшие		Сеголетки	
			Число самок	Среднее число помётов / самку	Число самок	Среднее число помётов / самку
1998	ПМ	1	5	1.2	12	0
	ЛМ		5	1.0	11	0.182
	МЛМ		7	1.0	22	0
1999	ПМ	1	0	0	1	0
	ЛМ		2	1.0	3	0.67
	МЛМ		1	2	7	0.14
	ПМ	2	3	1.33	6	0.17
	МЛМ		10	1.4	42	0.14
	ПМ		Всего по заповеднику	3	1.33	7
	ЛМ	2		1.0	3	0.67
	МЛМ	11		1.45	49	0.14
	2000	ПМ	1	3	1.0	5
ЛМ		12		1.0	12	0.167
МЛМ		3		1.0	15	0.067
ПМ		2	4	1.2	3	1.0
МЛМ			7	1.3	35	0.20
ПМ			Всего по заповеднику	7	1.17	8
ЛМ		12		1.0	12	0.167
МЛМ		10		1.20	50	0.14
Итого	ПМ	1	11	1.18	26	0.13
	ЛМ		11	1.18	15	0.13
	МЛМ		12	1.01	44	0.04
	ПМ	2	7	1.30	9	0.33
	МЛМ		17	1.4	77	0.14
	ПМ		Всего по заповеднику	18	1.22	48
	ЛМ	20		1.0	28	0.286
	МЛМ	28		1.03	129	0.093

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭКОЛОГИИ МЫШЕЙ

Таким образом, у ЛМ при минимальном размере выводка у зимовавших и молодых самок (4.4), при минимальном числе выводков у зимовавших самок (1.0) молодые размножаются более интенсивно (19.2%) и дают максимальное число выводков (0.29) по сравнению с другими видами рода. Другие два вида имеют сходный средний размер выводка (5.8 – 5.9), меньший процент размножающихся самок-сеголеток (14.8% у ПМ и 5.7% у МЛМ), меньшее число выводков у самок-сеголеток (0.09 – 0.08 на 1 самку). Число выводков на 1 зимовавшую самку повышено у ПМ по сравнению с МЛМ: 1.22 против 1.03.

В табл. 11 приведены суммарные условные показатели размножения трёх видов мышей в заповеднике. Они получены путём перемножения показателей размера выводка, интенсивности размножения и числа выводков на 1 самку отдельно для зимовавших и сеголеток. Видно, что по суммарным показателям в рассмотренных условиях наиболее интенсивно размножается ПМ (максимальный итоговый показатель для зимовавших и сеголеток вместе – 7.74), слабее – МЛМ (6.24) и слабее всех – ЛМ (5.66). Самки-сеголетки вносят максимальный вклад в создание последующего поголовья у ЛМ (18.7%), средний – у МЛМ (9.1) и минимальный – у ПМ (5.4).

Таблица 11

Суммарный условный показатель размножения мышей рода *Apodemus*
Днепровско-Орельского заповедника

Вид	Число молодых на 1 самку			Вклад сеголеток в количество молодых, %
	зимовавшие	сеголетки	сумма	
ПМ	7.32	0.42	7.74	5.4
ЛМ	4.6	1.06	5.66	18.7
МЛМ	5.67	0.57	6.24	9.1

Питание

Согласно литературным данным (табл. 12), семена предпочитали оба вида мышей – ПМ и МЛМ – примерно в равной мере. Зелень и насекомых несколько чаще поедает ПМ в некоторых частях своего ареала (Тульские засеки). В Тульских засеках была отмечена максимальная доля насекомых в желудках обоих видов. Таким образом, при общем предпочтении семян в пище на различных участках ареала дополнительные корма занимают у разных видов разное место. В целом зелень чаще предпочитает МЛМ, а насекомых – ПМ. Наши данные о питании мышей в Днепровско-Орельском заповеднике приведены в табл. 13.

Таблица 12

Литературные данные об осеннем питании мышей

Вид	Место	% желудков			Источник информации
		с семенами	с зеленью	с животной пищей	
1	2	3	4	5	6
ПМ	Кавказ, Тульские засеки	82.4	52.9	88.2	Свириденко, 1944

Окончание табл. 12

1	2	3	4	5	6
ПМ	Волго-Ахтубинская пойма	83.3 – 90.7	12.5 – 19.2	3.7 – 4.2	Петров, 1967
	Москва	72	13	более 8	Карасёва и др., 1999
	Горьковская обл.	84.8	23.7	30.1	Козлов, Тухсанова, 1966
МЛМ	Воронежская обл.	70 – 85	14 – 17	3 – 5	Изосов, 1957
	Горьковская обл.	90.3	37.3	14.3	Козлов, Тухсанова, 1966
	Тульские засеки, Подмосковье	87.8 – 94.3	14.6 – 33.3	9.3 – 30.8	Наумов, 1948

Таблица 13

Осеннее питание мышей рода *Apodemus* Днепровско-Орельского заповедника

Год	Вид	Участок за- поведника	N	% желудков				
				без пи- щи	с семе- нами	с зеле- нью	с животной пищей	с ягода- ми
1999	ПМ	1	4	0	(75)	(25)	(75)	0
	ЛМ		15	20	40	73.3	40	0
	МЛМ		16	6.2	68.7	37.5	50	0
	ПМ	2	9	44.4	55.5	0	0	0
	МЛМ		107	15.9	71.9	21.5	3.7	0
	ПМ		13	30.7	51.5	7.7	23,0	0
	ЛМ		15	20	40	73.3	40	0
МЛМ	123	14.6	71.5	23.6	4.9	0		
2000	ПМ	1	4	0	(50)	(50)	(50)	(50)
	ЛМ		14	7.1	71.4	21.4	21.4	14.3
	МЛМ		20	5.0	40	40	5	45.0
	ПМ	2	12	0	75.0	8.3	50.0	33.3
	МЛМ		53	3.8	75.4	26.4	3.8	5.7
	ПМ		16	0	62.5	18.8	50	37.5
	ЛМ		14	7.1	71.4	21.4	21.4	14.3
МЛМ	73	4.1	65.7	30.0	4.1	16.4		
Итого	ПМ	1	8	0	62.5	37.5	62.5	25.0
	ЛМ		29	13.8	65.5	48.2	31.3	6.9
	МЛМ		36	5.6	52.8	38.9	25	25
	ПМ	2	21	19	61.9	4.7	42.4	19.0
	МЛМ		160	11.2	73.1	23.1	3.8	1.9
	ПМ		29	13.7	62.6	13.7	48.2	20.5
	ЛМ		29	13.7	55.2	48.2	31.0	6.8
МЛМ	196	10.2	69.3	26.0	7.6	6.1		

На основании данных, приведенных в табл. 13, можно сделать следующие выводы.

1. У ПМ в заповеднике семеноядность снижена. Зелень и животную пищу ПМ поедает чаще, чем в Волго-Ахтубинской пойме и в более северных частях ареала, но меньше, чем следует из данных П.А. Свириденко (1944) по Кавказу и Тульским засекам. МЛМ поедает в заповеднике меньше семян и больше зелени, много насекомых по сравнению с другими частями ареала. Возможно, сниженная семеноядность мышей в изучаемом заповеднике связана с отсутствием полей зерновых, а также с тем, что в период работ ещё не началось осыпание семян дуба.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭКОЛОГИИ МЫШЕЙ

2. Из трёх видов мышей в заповеднике наиболее семеноядна МЛМ, к ней близка ПМ; менее семеноядна ЛМ. Зелень, напротив, чаще встречается в желудках ЛМ, реже всего – у ПМ. Хитин чаще встречается в желудках ПМ, а реже всего – у МЛМ.

3. В сухой 1999 г., когда численность всех трёх видов была снижена, ЛМ чаще потребляла зелень и хитин, и реже – семена, чем в более влажный 2000 г. Возможно, большая частота поедания зелени в 1999 г. связана с засушливостью года, недостатком влаги в кормах (этот вид обитает в наиболее сухих местообитаниях). У МЛМ питание по годам резко не менялось, а у ПМ в 2000 г. все виды кормов встречались в желудках чаще, чем в 1999 г.

4. В течение двух лет наблюдений у обоих видов (МЛМ и ПМ) процент зелени в желудках был выше на участках севера и центра заповедника, чем в пойме р.Днепр возле стационара «Чайка». В засушливом 1999 г. также и хитина было больше в желудках обоих видов на севере и в центре заповедника, чем в пойме р.Днепр, а у ПМ – и семян. В 2000 г. оба вида чаще поедали ягоды на севере и в центре заповедника, чем в собственно пойме р.Днепр. Данных по поеданию ягод за 1999 г. у авторов статьи нет. Складывается впечатление, что зелень, а иногда хитин и ягоды поедаются чаще в условиях (года или места), когда зверьки испытывают больший дефицит влаги.

Таким образом, из трёх видов мышей наиболее семеноядны МЛМ и ПМ, зелень чаще всего встречается в желудках ЛМ, реже всего – у ПМ. В сухие годы мыши могут поесть больше зелени, хитина и ягод, чем во влажные. В собственно пойме р.Днепр МЛМ и ПМ менее зеленоядны, чем на остальной части заповедника.

Связь питания с морфометрическими особенностями черепа и разделение экологических ниш

Известно, что степень развития зубной системы и особенности развития костей черепа отражают характер питания (Лебёдкина, 1949; Воронцов, 1967). Связь индексов черепа с характером питания грызунов авторы рассматривали ранее (Окулова, 2000). При изучении мышей заповедника брали по 20 черепов каждого вида, собранных в период работы в заповеднике, и рассчитывали индексы различных костей и частей черепа. Оказалось, что у трёх видов мышей заповедника с увеличением семеноядности возрастают следующие индексы черепа: отношение длины верхней диастемы к длине верхнего зубного ряда (ВД/ВЗР); отношение длины верхней диастемы к кондילו-базальной длине черепа (ВД/КБД), отношение длины нижней диастемы к длине нижней челюсти (НД/НЧ). В то же время с увеличением семеноядности уменьшается индекс: отношение ширины первого верхнего коренного M^1 к его длине ($ШM^1/ДM^1$) (табл. 14). Это говорит о том, что у наиболее зеленоядной и наименее семеноядной ЛМ по сравнению с наименее зеленоядной и наиболее семеноядной ПМ размеры верхней и нижней диастемы по отношению к длине черепа и нижней челюсти, а также к длине зубного ряда относительно меньше, тогда как длина нижней челюсти относительно длины черепа и относительная ширина M^1 больше. МЛМ занимает промежуточное положение. Такие показатели, характерные для роста семеноядности в других группах грызунов, как уменьшение угла α нижней челюсти, редукция M^3 (Воронцов, 1982), в пределах рода не выражены.

Индексы черепа и характер питания мышей рода *Apodemus*
Днепровско-Орельского заповедника

Индекс	ЛМ	МЛМ	ПМ
НЗР/НЧ	0.295	0.297	0.306
ВД/ВЗР	1.59	1.79	1.91
ВД/КБД	0.297	0.311	0.324
НЧ/КБД	0.618	0.567	0.552
НД/НЧ	0.276	0.303	0.352
ШМ ¹ /ДМ ¹	0.82	0.67	0.605
% желудков с зеленью	48.2	26.0	13.7
% желудков с семенами	55.2	69.3	62.6

Отметим, что хотя кондило-базальная длина черепа для МЛМ и ЛМ различается статистически, но различия невелики. Эти показатели соотносятся как 1: 1.06 – 1.08. У ПМ кондило-базальная длина черепа заметно крупнее, а соотношения этих длин у МЛМ и ПМ составляют 1: 1.33, у ЛМ и ПМ – 1: 1.36. Аналогичные соотношения в длине тела составляют для: ЛМ/МЛМ – 1: 1.03, МЛМ/ПМ – 1: 1.42, ЛМ/ПМ – 1: 1.46 (данные по мышам за период работы: $n = 23$ для ЛМ, $n = 22$ для ПМ и $n = 68$ для МЛМ).

Видно, что размеры ПМ по отношению к двум мелким видам находятся в соответствии с правилом Хатчинсона для симбиотических видов (по-видимому, эти виды различаются и по параметрам поедаемых объектов), тогда как два мелких вида почти не различаются размерами и для избегания конкуренции вынуждены разделять биотопы, что и имеет место.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнение жизненных форм трёх видов рода *Apodemus* позволяет сделать следующие выводы:

МЛМ – вид, для которого условия заповедника наиболее благоприятны. Занимает большую часть биотопов, его численность максимальна в наиболее обширных местообитаниях. Отличается эвритопностью, семеноядностью, интенсивным размножением и максимальной скоростью оборота популяции.

ПМ – также многочисленный вид в обширных местообитаниях, но они не столь велики по площади, как у МЛМ, и находятся главным образом на участках 1 и 2. Большинство биотопов собственно поймы р.Днепр (окрестности стационара «Чайка») для этого вида неблагоприятны. Вид наименее семенояден и наиболее насекомояден из трёх видов мышей заповедника. Размножается с максимальной интенсивностью. Обладает наибольшей скоростью роста и, видимо, живёт дольше двух других видов рода.

ЛМ – стенотопный вид, занимает в этой части ареала только биотопы с песчаными грунтами. Максимально зеленояден, размножается наименее интенсивно, несмотря на наиболее активное участие самок-сеголеток в размножении.

Таким образом, представители мышей подрода *Apodemus* (ПМ) отличаются большим числом экологических особенностей от представителей подрода *Sylvae-*
mus (ход динамики численности, рост, половозрастной состав популяции, размно-

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭКОЛОГИИ МЫШЕЙ

жение, питание). Представители разных подродов – *Apodemus* (ПМ) и *Sylvaemus* (ЛМ и МЛМ) – разделяют экологические ниши в соответствии с различиями в размерах по правилу Хатчинсона. Возможно, с приверженностью более крупной ПМ к более крупным кормам связано то, что этот вид в заповеднике оказывается наиболее многочисленным в дубняке. Более мелкие виды в пределах подрода *Sylvaemus* (ЛМ и МЛМ) разделяют экологические ниши по приуроченности к биотопам (песчаные грунты – ЛМ и прочие – МЛМ). Видимо, с этим связаны преобладание зеленоядности у ЛМ, особенности роста и размножения этих видов.

Наблюдаемые численность, соотношение видов, размещение мышей определяются соотношением экологических особенностей видов и теми условиями, которые предоставляет территория.

Авторы благодарят руководство заповедника и его наблюдателей за помощь в проведении полевых работ, а также приносят свою признательность Г.А. Клевезаль за консультацию по определению возраста мышей. Авторы благодарны руководству заповедника «Росточье» (Львовская обл., Украина) за любезно предоставленную возможность проведения исследования мелких млекопитающих в этом заповеднике осенью 2000 г, а также руководству Приокско-Террасного заповедника (Московская обл., Россия) за предоставление возможности сбора материала на ту же тему в 1996 – 2001 гг. Большую помощь в работе нам оказала выпускница Ивановского государственного университета А. Данилова, которую мы сердечно благодарим.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект 01-04-49438).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонец Н.В. Динамика популяций микромаммалий и полуводных млекопитающих (Rodentia, Insectivora) Днепровско-Орельского природного заповедника // Вестн. зоологии. 1998. Т. 32, № 4. С. 109 – 114.

Беклемишев В.Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука, 1970. С. 143 – 154.

Боескоров Г.Г. Генетическая диагностика видов-двойников лесных мышей подрода *Sylvaemus* на Кавказе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1992. 23 с.

Варшавский С.Н., Крылова К.Т. Основные принципы определения возраста мышевидных грызунов // Бюл. МОИП, Нов. серия. Отд. Биол. 1948. С. 179 – 190.

Воронцов Н.Н. Эволюция пищеварительной системы грызунов. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1967. 232 с.

Воронцов Н.Н. Фауна СССР. Млекопитающие. Т.3. Низшие хомякообразные (*Cricetidae*) мировой фауны. Ч.1. Морфология и экология. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1982. 452 с.

Воронцов Н.Н., Межжерин С.В., Боескоров Г.Г., Ляпунова Е.А. Генетическая дифференциация видов-двойников лесных мышей (*Apodemus*) // Докл. АН СССР. 1989. Т. 309, № 5. С. 1234 – 1238.

Загороднюк И.В. Идентификация восточно-европейских форм *Sylvaemus sylvaticus* (Rodentia) и их географическое распространение // Вестн. зоологии. 1993. Т. 27, № 6. С. 37 – 47.

Изосов А.А. Материалы по питанию и динамике численности лесной мыши и рыжей полёвки в островных лесах Воронежской области. // Учён. зап. Курск. пед. ин-та. 1957. Вып. 4. С. 84 – 102.

Карасёва Е.В., Е.З. Ермолаева, А.Ю. Телицына, Н.В. Степанова. Особенности распространения и образа жизни полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pall.) в незастроенных участках Москвы // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1999. Т. 104, вып. 5. С. 73 – 80.

- Козлов В.И., Тухсанова Н.Г. Питание мышевидных грызунов в Горьковской области в 1951 – 1961 гг. // Учен. зап. Горьк. гос. ун-та. Сер. биол. 1966. Вып. 75. С. 117 – 128.
- Лебёдкина Н.С. Морфофункциональный анализ черепа зайцев и полёвок: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1949. 19 с.
- Межжерин С.В. Аллозимная изменчивость и генетическая дивергенция лесных мышей подрода *Sylvaemus* (Ognev et Vorobiev) // Генетика. 1990. Т. 26, вып. 6. С. 1046 – 1054.
- Межжерин С.В., Загороднюк И.В. Новый вид мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) // Вестн. зоологии. 1989. Т. 24, № 4. С. 55 – 59.
- Межжерин С.В., Зыков А.Е. Генетическая дивергенция и аллозимная изменчивость мышей рода *Apodemus s. lato* (Muridae, Rodentia) // Генетика. 1991. Т. 25, вып. 2. С. 51 – 59.
- Наглов В.А. Распространение и численность *Sylvaemus sylvaticus* (Rodentia, Muridae) в Харьковской области // Вестн. зоологии. 1995. Т. 29, № 5. С. 87 – 89.
- Наумов Н.П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 1948. 204 с.
- Окулова Н.М. Морфометрическая дифференциация популяций желтогорлой мыши в связи с анализом трофических адаптаций // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных: Материалы конф. М., 2000. С. 121 – 125.
- Окулова Н.М. Метод «климатических полей» для изучения экологических предпочтений и прогноза обилия животных и проявления болезней // Математические методы в экологии: Тез. докл. Всерос. школы. Петрозаводск, 2001 а. С. 235 – 237.
- Окулова Н.М. Экологические предпочтения и факторы динамики численности восточно-азиатской лесной мыши // Итоги и перспективы развития териологии в Сибири: Материалы 1-й науч. конф. Иркутск, 2001 б. С. 149 – 156.
- Окулова Н.М., Бернштейн А.Д. Доля размножающихся среди самок сеголеток – гибкий демографический параметр у лесных полёвок // Экология популяций: структура и динамика: Материалы совещ. М., 1995. Ч. 2. С. 666 – 678.
- Окулова Н.М., Зубчанинова Е.В., Слюсарев В.И. Грызуны Приокско-Террасного заповедника: изменения за 50 лет // Изучение природы бассейна реки Оки: Тез. докл. межрегион. науч.-практ. конф. Калуга, 2001. С. 39 – 41.
- Орлов В.Н., Козловский А.И., Наджафова Р.С., Булатова Н.Ш. Хромосомные диагнозы и место генетических таксонов в эволюционной классификации лесных мышей подрода *Sylvaemus* // Зоол. журн. 1996. Т. 75, № 1. С. 88 – 102.
- Петров П.А. К экологии полевой мыши в Волго-Ахтубинской пойме // Грызуны и их эктопаразиты. Саратов, 1967. С. 33 – 38.
- Попов В.А. Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань: Изд-во АН СССР. Казан. фил., 1960. 468 с.
- Свириденко П.А. Экологические факторы, определяющие географическое распространение и эйритопность полевой мыши *Apodemus agrarius* Pall. // Зоол. журн. 1943. Т. 22, № 5. С. 280 – 298.
- Свириденко П.А. Распространение, питание и эпидемиологическое значение полевой мыши // Докл. АН СССР. 1944. Т. 42, № 2. С. 100 – 104.
- Свириденко П.А. О росте и продолжительности жизни полевой мыши *Apodemus agrarius* Pall. // Докл. АН СССР. 1947. Т. 58, № 9. С. 2111 – 2114.
- Щитанов Н.А. Универсальная живоловка для мелких млекопитающих // Зоол. журн. 1987. Т. 66, № 5. С. 759 – 761.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 1980. 328 с.
- Adamczewska K.A. Untersuchungen über die Variabilität der Gelbhalsmaus, *Apodemus flavicollis flavicollis* (Melchior, 1834) // Acta theriologica. Bialowieza. 1959. Bd. 3, № 10. S. 141 – 190.
- Adamczewska K.A. Intensity of reproduction of the *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) during the period 1954 – 1959 // Acta theriologica. Bialowieza. 1961. Bd. 4, № 1. S. 1 – 21.