

УДК 599.32:502.172:470.44

СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ, ЧИСЛЕННОСТЬ И ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В САРАТОВСКОМ ПРАВОБЕРЕЖЬЕ

А.А. Цветкова

*Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Россия, 410028, Саратов, Рабочая, 24
E-mail: aatsv@mail.ru*

Поступила в редакцию 14.12.09 г.

Структура населения, численность и популяционные показатели мелких млекопитающих в саратовском Правобережье. – Цветкова А.А. – Приводятся результаты исследования динамики численности мелких млекопитающих в нижнем течении р. Чардым на Приволжской возвышенности. Высокая численность лесной и полевой мыши, обыкновенной и рыжей полевки, домовый мыши, серого хомячка и мышовки Штранда отмечена в 2004 г. и 2007 – 2008 гг. Динамика численности основных фоновых видов – лесной, полевой мыши, рыжей полевки – в естественных и антропогенных биотопах имеет сходную картину, снижение и подъем численности происходит практически синхронно, но с разной амплитудой колебания и численным обилием. Показано влияние уровня численности фоновых видов на биотопическое распределение грызунов. Лесная и полевая мышь, рыжая полевка имеют стабильные популяционные параметры при разном уровне численности, значительный репродуктивный потенциал, высокую величину выводка.

Ключевые слова: мелкие млекопитающие, динамика численности, биотопическое распространение, демографические показатели.

Population structure, abundance, and populational indices of small mammals in the Saratov Right-Volga-bank region. – Tsvetkova A.A. – The results of our survey of the abundance dynamics of small mammals in the lower stream of the Chardym river on the Volga Height are presented. A high abundance of *Apodemus uralensis* and *A. agrarius*, *Microtus arvalis* and *Clethrionomys glareolus*, *Mus musculus*, *Cricetulus migratorius*, and *Sicista strandi* was noted in 2004 and within 2007 – 2008. The abundance dynamics of the basic background species (*A. uralensis*, *A. agrarius*, and *Cl. glareolus*) in natural and anthropogenous biotops has a similar pattern, abundance decreases and increases occur almost synchronously, but with different amplitudes of oscillation and abundance. The influence of the abundance level of the background species on the biotopic distribution of rodents is shown. *A. uralensis* and *A. agrarius*, *Cl. glareolus* have stable populational parameters at different abundance levels, a significant reproduction potential, and a high value of litter.

Key words: small mammals, abundance dynamics, biotopic distribution, demographic parameters.

Сообщество совместно обитающих видов имеет определенные пространственно-временные отношения, которые зависят от комплекса внешних воздействий, характера межвидовых взаимодействий и структуры популяции отдельных видов (Рикфлекс, 1979). Огромное количество работ посвящено динамике численности мелких млекопитающих, однако исследование периодических колебаний численности до сих пор остается одной из основных проблем популяционной экологии. В данной работе проанализированы биотопическое распределение, некоторые попу-

ляционные и демографические показатели сообщества мышевидных грызунов при разном уровне плотности популяций фоновых видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили результаты полевых исследований, проведенных в 2003 – 2009 гг. в природных и антропогенных местообитаниях типичной степи в нижнем течении р. Чардым на Приволжской возвышенности, в окрестности с. Славянка, в Правобережье Саратовской области. Отлов животных проводили по стандартной методике (Карасева, Телицина, 1996). Всего отработано 12500 ловушко-суток (л-с), отловлено 1475 особей мелких млекопитающих. По общепринятым методикам определяли возраст и генеративное состояние особей. Величину помета считали по числу эмбрионов и плацентарных пятен, участие в размножении оценивали по количеству выводков. Готовность к размножению самцов определяли по состоянию генеративных органов и наличию сперматогенеза (Тупикова, 1964).

В качестве меры биологического разнообразия сообществ использовали хорошо известные индексы: индекс биотопической приуроченности, индекс видового богатства Маргалефа (d), индекс разнообразия Шеннона (H), индекс выравниваемости Шеннона – Пиелу (E), индексы разнообразия (C) и доминирования (D) Симпсона (Уиттекер, 1980; Мэгарран, 1992).

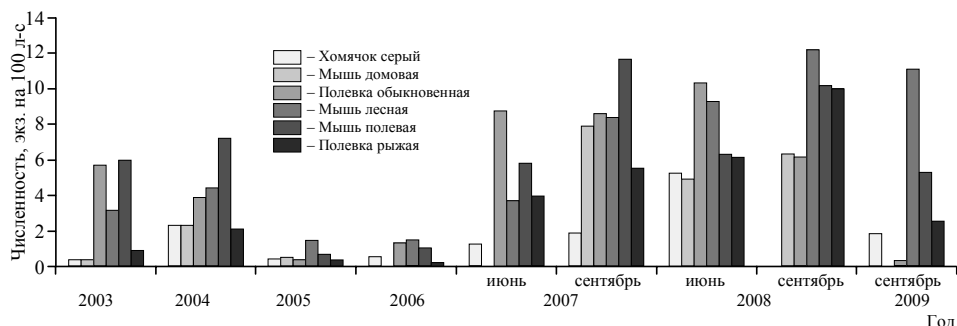
Выбор биотопов в природной группе привязан к основным типам растительности зональных элементов ландшафта. Природные местообитания – участки ковыльно-типчаковой степи, находящиеся под разной степенью выпаса, и участки степи, сохранившие практически естественное состояние: увлажненные ложбины стока, склоны и днища оврагов, вторая надпойменная терраса у подошвы коренного берега. Наряду с этим исследовали пойменный лес в долине р. Чардым, нагорную дубраву и луговую степь на полянах у леса. В антропогенной группе биотопов обследовали залежи, дачные участки, лесополосы вдоль железной дороги и поля с различными сельскохозяйственными культурами (Цветкова и др., 2008).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В последние годы мышевидные грызуны Чардымского сообщества демонстрируют продолжительный и значительный подъем численности. Основное увеличение общего уровня плотности популяций отмечено у фоновых видов – лесной (*Apodemus uralensis*) и полевой мыши (*Apodemus agrarius*), обыкновенной (*Microtus arvalis*) и рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*), мышовки Штранда (*Sicista strandi*) и домового мыши (*Mus musculus*), а также представителя степного комплекса – серого хомячка (*Cricetulus migratorius*) (рисунок). Одновременно с этим увеличение численности трех видов мышей и рыжей полевки отмечено нами и в пойменных лесах р. Хопер в Балашовском районе. Осенью 2008 – 2009 гг. в пойменных дубравах господствовала рыжая полевка – 44% экз. на 100 л-с, в антропогенных биотопах численность лесной мыши достигала 39.0 экз. на 100 л-с (Цветкова, Обидина, 2009).

Локальные увеличения численности лесной мыши в Нижнем Поволжье регистрировались неоднократно и ранее. В работе Н.И. Лариной, В.Л. Голиковой

(1958) отмечена высокая численность грызунов в 1955 г. в Базарно-Карабулакском районе; включая лесную и желтогорлую мышь, а также рыжую полевку, процент попадания составил 35 – 40 экз. на 100 л-с, в следующем году произошло резкое снижение численности. По данным Н.В. Щепотьева (1972) численность лесной мыши до 35 экз. на 100 л-с отмечали в правобережных районах Нижнего Поволжья в 1956, 1959, 1965, 1966 гг. Данные о высокой численности в лесах не только лесной мыши и рыжей полевки (16.8 и 15.6%), но и полевой мыши (14.9%) приводятся в работе В.Ф. Давидович (1964).



Динамика численности мелких млекопитающих в природных и антропогенных местообитаниях

Периодические изменения численности мелких млекопитающих характерны для большинства видов грызунов, обитающих в нашем регионе (Давидович, 1964; Опарин, 2005; Цветкова, 2008; Шляхтин и др., 2009 и др.).

Приволжская возвышенность представляет плато, сильно расчлененное овражно-балочной сетью, что, несомненно, благоприятно для обитания мелких млекопитающих. Пересеченный рельеф создает для них условия, позволяющие избегать губительного воздействия внешних условий среды путем быстрой смены местообитаний (Барабаш-Никифоров, 1957). Умеренное антропогенное воздействие увеличивает мозаичность местообитаний, создавая новые экологические ниши. На исследуемой территории у грызунов существует определенная биотопическая привязанность, однако картина распространения грызунов по местообитаниям зависит от уровня численности популяций фоновых видов.

На степных ковыльно-типчаковых участках, находящихся под выпасом, интенсивность которого сокращается с каждым годом, видовой состав мелких грызунов достаточно разнообразен (6 – 7 видов) за счет присутствия степных редких видов. В небольшом количестве здесь обитают степная пеструшка (*Lagurus lagurus*), на которую процессы земледелия влияют отрицательно (Карасева, 1961), при умеренном выпасе плотность вида составляет 17.3 ± 1.08 особ./га (Опарин и др., 2004), и очень редкий вид – степная мышовка (*Sicista subtilis*). Типичные обитатели степей – серый хомячок и обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*) в результате распашки целинных земель перешли на сельскохозяйственные поля и в овраги (табл. 1). Для некоторых видов грызунов пастбищная дигрессия оказалась бла-

гоприятной. Например, обыкновенная полевка, которую И.Л. Кулик (1974) относит к видам широколиственно-лесного фаунистического комплекса, по мере освоения степей и увеличения площадей зерновых культур нашла новые оптимальные биотопы, расширила свой ареал. В Правобережье в ковыльно-типчаковой степи обыкновенная полевка является доминирующим видом, в годы высокой численности доля ее в уловах значительна (см. табл. 1). В результате этого в год высокой плотности по всей непаханой степи хорошо видна ее активная деятельность: норы, ходы, поеди. Второе место по обилию принадлежит полевой мыши, изредка встречается домовая мышь. Лесная мышь в открытой степи за все годы исследований не была отловлена (см. табл. 1).

Таблица 1

Соотношение видов мелких млекопитающих в природных
и антропогенных местообитаниях в 2003 – 2009 гг.

Вид	Доля вида в общем улове мелких млекопитающих, %										
	Лс	Ст	Ов	Нт	Пл	Нд	По	Лп	За	Сх	Ду
<i>Apodemus uralensis</i>	1.9	0	20.6	26.7	44.2	0	34.0	61.8	19.0	20.6	22.5
<i>Apodemus agrarius</i>	5.7	12.9	23.1	49.2	28.9	4.7	4.3	1.9	48.1	25.7	33.5
<i>Apodemus flavicollis</i>	0	0	0.9	0	0.5	52.3	26.0	0.6	0	0.4	0
<i>Mus musculus</i>	0	3.2	0.5	1.6	0	0	0	0	30.2	22.6	18.1
<i>Clethrionomys glareolus</i>	0	0	1.4	0	24.4	30.4	13.1	22.4	0	0	0
<i>Microtus arvalis</i>	83.8	64.6	43.1	11.8	1.5	1.5	13.0	0	1.8	0.6	21.4
<i>Cricetulus migratorius</i>	0	0	0	1.7	0	0	0	0.7	0	28.3	0
<i>Dryomys nitedula</i>	0	0	0	0	0	11.1	0	5.9	0	0	0
<i>Sicista strandi</i>	0	0	3.8	3.2	0	0	0	0	0.9	0	0
<i>Sicista subtilis</i>	0	6.5	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0
<i>Lagurus lagurus</i>	0	3.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cricetus cricetus</i>	0	0	2.4	1.0	0	0	0	0	0	1.6	0
<i>Sorex araneus</i>	4.8	0	1.4	3.2	0.5	0	8.6	2.0	0	0	2.5
<i>Sorex minutus</i>	3.8	0	1.9	1.6	0	0	0	4.7	0	0	0
<i>Crocidura suaveolens</i>	0	0	0.9	0	0	0	0	0	0	0	2.0
<i>Allactaga major</i>	0	9.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Примечание. Лс – ложбина стока, Ст – типичная степь, Ов – овраги, Нт – надпойменная терраса, Пл – пойменный лес, Нд – нагорная дубрава, По – поляна, Лп – лесополоса, За – залежь, Сх – сельскохозяйственные поля, Ду – дачные участки.

Из более крупных грызунов, численность которых невозможно количественно оценить с помощью ловушко-линий, следует упомянуть обитающего в степи большого тушканчика (*Allactaga major*), для которого и неумеренный выпас благоприятен для обитания (Кучерук, 1976). Обыкновенный слепыш (*Spalax microphthalmus*) встречается на открытых степных участках, однако предпочитает неудобья – степные склоны и днища оврагов, в также дачные постройки. Степной сурок (*Marmota bobak*), обитающий в степи и на интенсивно выпасаемых участках, расположенных в балках, в последние годы выходит из овражно-балочной сети, расселяется по ковыльно-типчаковой степи, продвигается к сельскохозяйственным полям.

Следует отметить, что на участках степи в Приволжской возвышенности, имеющих различную пастбищную нагрузку, видовое разнообразие млекопитающих может существенно меняться. По мере снижения интенсивности выпаса про-

СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ, ЧИСЛЕННОСТЬ

исходит увеличение видового разнообразия, доминирование переходит к мезофильным видам. На участках, где выпас отсутствует, происходит полное исчезновение видов ксерофильного степного комплекса (Опарин и др., 2004).

В степных увлажненных локальных биотопах по *ложбинам стока* наблюдается бедное видовое разнообразие, причем не меняется по годам и устойчиво характеризуется высокой концентрацией доминирования ($d = 0.707$), которую создает обыкновенная полевка. В годы пика ее численность здесь составляет 26 – 30 экз. на 100 л-с, коэффициент биотопической приуроченности равен 0.8, доля в уловах велика (см. табл. 1). Кроме обыкновенной полевки только два вида – полевая и лесная мышь – встречаются здесь в небольшом количестве.

В естественных стациях самые богатые показатели видового разнообразия и уровня численности характерны для местообитаний, которые приурочены к *склонам и днищам оврагов* – там, где отличные кормовые условия и хорошие защитные условия, там и встречается наибольшее количество видов – 11 (см. табл. 1). Основу данного сообщества составляют обыкновенная полевка, полевая и лесная мышь. Немногочисленны, но обязательны, мышовка Штранда – 2.0 экз. на 100 л-с, хомяк обыкновенный. Встречи желтогорлой мыши были единичны – только в августе 2003 г. и зимой 2004 г. (0.7 экз. на 100 л-с). Осенью 2008 г. впервые за годы наблюдений в овраге нашла себе место рыжая полевка. Появление рыжей полевки вне лесных местообитаний определяется высокой численностью вида и доминированием в это время года лесной мыши в пойменном лесу. На примере данного биотопа отчетливо прослеживается изменение видового разнообразия, смена обилия и доминирования фоновых видов по сезонам и годам в зависимости от уровня их плотности, полученные данные приведены в табл. 2. Этот биотоп лидирует по показателю суммарной численности грызунов.

Таблица 2

Видовой состав и относительная численность мелких млекопитающих в оврагах в годы общей высокой численности

Вид	Относительная численность мышевидных грызунов, экз. на 100 л-с				
	2004 июль	2007 июнь	2007 сентябрь	2008 июнь	2008 сентябрь
Лесная мышь	6.0	0.6	2.0	2.7	8.0
Полевая мышь	11.3	4.6	2.0	4.0	24.0
Домовая мышь	0	0	2.0	0	0
Обыкновенная полевка	14.7	4.8	24.0	12.6	1.2
Рыжая полевка	0	0	0	0	4.0
Мышовка Штранда	0	0	0	2.0	0
Хомяк обыкновенный	0	0	0	2.0	0

На второй надпойменной террасе у подошвы коренного берега р. Чардым население грызунов состоит из девяти видов. Основным фоновым видом является полевая мышь, которая постоянно присутствует в данном биотопе, далее по обилию следуют лесная мышь и обыкновенная полевка. Редкие, но постоянные обитатели – мышовка Штранда (в среднем 2.6 экз. на 100 л-с), хомяк обыкновенный (1.6 экз. на 100 л-с), серый хомячок (0.5 экз. на 100 л-с). Видовая структура постоянно

меняется в зависимости от сезона и уровня численности мышевидных грызунов. Например, осенью 2007 г. на террасе наблюдалось большее видовое разнообразие, к видовому списку добавилась домовая мышь (2.0 экз. на 100 л-с), численность полевой мыши была 17.6 экз. на 100 л-с. На следующий год все изменилось: лидером стала лесная мышь – 16.0 экз. на 100 л-с, численность полевой мыши снизилась до 6.6 экз. на 100 л-с.

В пойменном лесу р. Чардым видовое разнообразие грызунов невысокое. Типично степные виды отсутствуют. Численное соотношение видов в данном биотопе очень изменчиво и, возможно, зависит от уровня плотности основного вида – лесной мыши. В 2004 г. доминирующим видом была рыжая полевка – 18 экз. на 100 л-с, второе место занимала мышь – 15.0 экз. на 100 л-с, численность лесной мыши была невысокой. При следующем подъеме численности (см. рисунок) в сообществе грызунов произошла смена доминирующих видов, ими стали полевая и лесная мышь, показатели численности для каждого составили до 20 экз. на 100 л-с, третьей по уровню численности оказалась рыжая полевка – 9.2 экз. на 100 л-с. В 2008 г. численность лесной мыши приблизилось к максимальному уровню – 30.6 экз. на 100 л-с. Рыжая полевка практически переселилась в лесополосу.

В нагорной дубраве, расположенной на возвышенных холмах, в 2005 г. абсолютным лидером была желтогорлая мышь (*Apodemus flavicollis*) – 16.5 экз. на 100 л-с, содоминантом – рыжая полевка – 9.5 экз. на 100 л-с, лесная мышь поймана не была. Лесная соня (*Dryomys nitedula*) является обычным видом. На поляне между полями и нагорной дубравой видовой состав смешанный, как у любого экотонного биотопа (см. табл. 1).

В лесополосе обитают не менее шести видов грызунов, доминирует, как правило, лесная мышь (см. табл. 1). Относительная численность в отдельные годы достигает 16 экз. на 100 л-с. Коэффициент биотопической приуроченности для лесной мыши 0.6. К фоновым видам следует отнести рыжую полевку, полевую мышь и лесную соню, редка желтогорлая мышь. Рыжие полевки используют лесополосы в качестве постоянного круглогодичного местообитания (Цветкова и др., 2004). Они населены стабильными по составу группировками животных, изменения численности которых в разные сезоны варьируют по годам от 2.0 до 16.0 экз. на 100 л-с. В лесополосах отмечено сезонное изменение численности грызунов. Ежегодно к осени численность грызунов увеличивается, видовой состав становится более разнообразным за счет мигрантов с окружающих полей, таким видом является серый хомячок. Численность серого хомячка в 2008 г. составила 0.5 экз. на 100 л-с. Примечательно, но домовые мыши игнорируют лесополосы. По данным Н.В. Щепотьева (1957) домовые мыши в железнодорожных полосах, имеющих заросли бурьяника, встречаются в Нижнем Поволжье повсеместно.

Залежь. На молодой залежи господствуют три вида мышей: полевая, лесная и домовая. Доминирующим видом является полевая мышь, относительная численность может меняться от 9.3 до 25 экз. на 100 л-с. Верность биотопу отражает высокий коэффициент биотопической приуроченности – 0.9. Домовая мышь является содоминантом – 20.0 экз. на 100 л-с. Три вида мышей на залежи практически не имеют конкурентов. Лишь в 2007 – 2008 гг., когда залежь перешла в стадию густо-

го зарастания бурьянником, условия проживания улучшились, увеличился общий уровень численности мышевидных грызунов, здесь появилась обыкновенная полевка, мышовка Штранда (1.3 экз. на 100 л-с). С каждым годом количество залежей на месте полей возрастает.

Земледелие входит в число самых мощных преобразующих факторов. *На пахотных землях* помимо воли человека формируется специфическое население грызунов, существенно отличающееся от коренных сообществ, бывших здесь до распашки (Неронов и др., 2001). Не многие животные способны приспособиться к обитанию на сельскохозяйственных землях, однако известные виды грызунов, для которых обитание на полях стало обычным явлением (Тупикова и др., 2000).

На полях с различными зерновыми культурами в Правобережье видовой состав мелких млекопитающих лишь немного отличается от коренных сообществ и меняется в зависимости от возделываемых посевов. Обязательные обитатели всех полей – серый хомячок, полевая, лесная и домовые мышь. На полях серый хомячок занимает доминирующее положение по доле в уловах (см. табл. 1), относительная численность составляет 6.6% попадания, а коэффициент биотопической приуроченности равен 0.92. На полях подсолнечника обитают полевая, лесная мышь, серый хомячок, в качестве фоновых видов к ним присоединяется домовая мышь. На окраине поля гречихи встречается степная мышовка – 0.5 экз. на 100 л-с, на поле ржи – хомяк обыкновенный (1.0 – 1.5 экз. на 100 л-с). Численность обыкновенной полевки в агроценозах зависит от уровня ее популяционной плотности. В годы депрессии отмечены единичные встречи этого вида на полях (Цветкова, 2008), а в годы пика численность достигает 24 экз. на 100 л-с. По данным Н.В. Щепотьева (1975) в Поволжье эти грызуны охотно живут на полях и в скирдах. В других участках ареала (Неронов, 2001) обыкновенные полевки являются основными обитателями полей, распространяясь по ним в зоне земледелия.

Используемые информационные индексы видового разнообразия (Песенко, 1982; Уиттекер, 1980) помогают выявить различия между местообитаниями разных сообществ и определить биотоп, наиболее благоприятный для обитания мышевидных грызунов (Мэггаран, 1992). Видовой состав мелких млекопитающих в исследуемых растительных сообществах в количественном и качественном соотношении видов очень близок, различия происходят на уровне редких видов. В связи с этим информационные индексы разнообразия сообществ мышевидных грызунов различных местообитаний отличаются незначительно и в среднем имеют невысокие показатели (табл. 3).

Наибольшее видовое разнообразие отмечено в овражно-балочных местообитаниях, и индекс Маргалефа (D), который сочетает видовое богатство и общее число особей, здесь выше, чем на других участках, индекс разнообразия (H) и выровненности по Пиелу (Y) также выше, чем в других естественных биотопах (см. табл. 3). В других естественных местообитаниях – у подножья склона и в пойменном лесу – данные показатели чуть ниже. Более низкие значения индексов в пойменном лесу, вероятно, связаны с тем, что их величины могут значительно меняться при массовых размножениях одного вида (Литвинов, 2006), в конкретном случае – лесной мыши. В ложбине стока наблюдается самое скудное видовое раз-

нообразие из-за высокого обилия и абсолютного доминирования обыкновенной полевки, что и отражают индексы Шеннона и Симпсона, которые показывают степень доминирования, их величина там больше, где сильнее доминирование (см. табл. 3). Изменение индекса Шеннона в сторону уменьшения указывает на нарушение структуры доминирования, выпадение отдельных видов, на утрату устойчивости сообщества грызунов. В степных участках индекс Шеннона, чувствительный к наличию редких видов, имеет достаточно высокое значение. Показатели индекса доминирования Симпсона в основных местообитаниях, за исключением ложбины стока, примерно одинаковы и варьируют в пределах 0.2 – 0.4, что свидетельствует о достаточно ровном распределении видов. Подобное распределение видов и взаимозаменяемость местообитаний позволяет мышевидным грызунам благополучно использовать ресурсы окружающей среды и в целом положительно реагировать на антропогенное преобразование.

Таблица 3

Показатели видового разнообразия мелких млекопитающих
в различных биотопах в долине р. Чардым

Биотоп	Индекс видового богатства, <i>D</i>	Индекс видового разнообразия, <i>H</i>	Индекс доминирования Симпсона, <i>d</i>	Индекс выровненности по Пиелу, <i>E</i>
Ложбина стока	0.65	0.562	1.707	0.351
Овраги	1.87	1.506	0.283	0.762
Подножье склона	1.53	1.422	0.331	0.649
Пойменный лес	0.76	1.136	0.267	0.712
Степь	1.46	1.172	0.430	0.654
Лесополоса	1.34	1.298	0.436	0.624
Залежь	0.86	1.145	0.352	0.715
Поля	1.18	1.486	0.236	0.728
Дачные участки	1.45	1.284	0.219	0.880

Демографические параметры и их изменчивость. Несмотря на сравнительно высокую изменчивость величины выводков, у лесной и полевой мыши не удалось обнаружить внутри- и межвидовых достоверных различий, связанных с возрастом и сезоном года. Не обнаружено достаточно четкой зависимости величины выводка и от уровня численности популяции (табл. 4). Величина выводка лесной и полевой мыши вполне согласуется с размерами этого показателя в других районах. Например, лесная мышь в луговых степях в окрестностях с. Воскресенское имеют близкий по величине показатель выводка – 6.3 ± 0.5 ($n = 9$), полевая мышь – 6.0 ± 0.9 ($n = 8$), а у лесной мыши в Заволжье (Дьяковский лес) величина выводка равна 6.0 ± 0.4 ($n = 5$) (Цветкова и др., 2005). В степной зоне в низовьях рек Волги и Дона величина выводка у лесной мыши составляет 6.2 ± 0.19 ($n = 362$), у полевой – 6.0 ± 0.12 ($n = 154$) (Тихонова и др., 2005). Отчетливых различий в величине выводка у мышей в антропогенных и природных биотопах не отмечено, тем не менее, лесная мышь имеет самые крупные выводки в лесопосадках – 7.5 и в овраге – 7.0.

Обычно в середине мая все перезимовавшие самки активно участвуют в размножении. В годы роста численности (2007 – 2008 гг.) в мае в уловах у лесной и полевой мыши были ювенильные особи весом не более 8 г и размножающиеся

СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ, ЧИСЛЕННОСТЬ

самки этого года рождения (со средним весом 16 – 18 г). Сроки и продолжительность репродуктивного периода лесной и полевой мыши варьируют, по-видимому, вне зависимости от уровня плотности популяций и от погодных условий. В сентябре 2007 г. у обоих видов размножение продолжалось, в уловах были разновозрастные беременные самки и самцы со сперматогенезом. Наиболее интенсивным размножение было в пойменном лесу, где численность лесной и полевой мыши достигала 20 экз. на 100 л-с. В конце сентября 2008 г. при очень высокой численности лесные мыши закончили размножение раньше: в пойменном лесу и в лесопосадках были в основном взрослые самцы и половозрелые сеголетки с инволюцией семенников. Однако у полевой мыши в это время самки отличались высокой репродуктивной активностью: 65% самок были беременны. Среди беременных самок были и сеголетки с весом 15 – 17 г. Беременные самки в большом количестве отмечены в оврагах, близко прилегающих к полю подсолнечника, здесь же отлавливались самцы со сперматогенезом. Осенью 2008 г. в овраге полевая мышь доминировала (см. табл. 4). Известно, что интенсивность размножения уменьшается при подъеме численности грызунов. Однако наши данные и результаты изучения размножения лесной мыши Н.И. Лариной и В.Л. Голиковой (1958) не вполне этому соответствуют. Количество выводков у половозрелых самок лесной и полевой мыши за репродуктивный сезон в среднем составляет 1.4 – 2.6.

Таблица 4

Размеры выводков половозрелых самок мелких млекопитающих в разные годы

Год	Лесная мышь	Полевая мышь	Желтогорлая мышь	Домовая мышь	Рыжая полевка	Обыкновенная полевка	Серый хомячок
2003	$\frac{6.0 \pm 0.0}{5}$	$\frac{6.4 \pm 0.8}{11}$	–	–	$\frac{7.0 \pm 0.0}{1}$	$\frac{4.2 \pm 0.5}{9}$	–
2004	$\frac{5.8 \pm 0.4}{17}$	$\frac{5.9 \pm 0.8}{33}$	–	$\frac{6.4 \pm 0.7}{15}$	$\frac{5.1 \pm 0.2}{9}$	$\frac{5.5 \pm 0.1}{15}$	$\frac{6.3 \pm 0.6}{3}$
2005	$\frac{6.0 \pm 0.5}{8}$	$\frac{6.8 \pm 0.8}{11}$	$\frac{5.0 \pm 0.3}{29}$	$\frac{5.5 \pm 0.3}{3}$	$\frac{5.2 \pm 0.3}{19}$	$\frac{5.5 \pm 0.0}{2}$	$\frac{7.0 \pm 0.4}{5}$
2006	$\frac{6.0 \pm 0.2}{9}$	$\frac{6.1 \pm 0.1}{15}$	–	–	$\frac{5.0 \pm 0.1}{2}$	$\frac{6.2 \pm 0.5}{12}$	$\frac{8.0 \pm 0.0}{2}$
2007	$\frac{5.7 \pm 0.5}{19}$	$\frac{5.9 \pm 0.5}{26}$	$\frac{4.5 \pm 0.1}{2}$	$\frac{6.5 \pm 0.5}{13}$	$\frac{6.2 \pm 0.4}{5}$	$\frac{6.1 \pm 0.4}{32}$	$\frac{6.0 \pm 0.0}{1}$
2008	$\frac{6.7 \pm 0.5}{53}$	$\frac{6.7 \pm 0.4}{41}$	–	$\frac{6.3 \pm 0.6}{4}$	$\frac{6.4 \pm 0.3}{9}$	$\frac{4.3 \pm 0.3}{4}$	$\frac{6.3 \pm 0.3}{3}$
Среднее	$\frac{6.0 \pm 0.42}{109}$	$\frac{6.3 \pm 0.6}{137}$	$\frac{4.8 \pm 0.2}{29}$	$\frac{6.2 \pm 0.5}{35}$	$\frac{5.3 \pm 0.3}{49}$	$\frac{5.8 \pm 0.6}{74}$	$\frac{6.7 \pm 0.4}{14}$

Примечание. В числителе – $M \pm m$, в знаменателе – n .

Прибылые самки лесной и полевой мыши репродуктивно активны, ежегодно принимают участие в размножении. Прибылые зверьки приносят по 1.4 помета на самку, причем наибольший вклад вносят в прирост популяции в год нарастания численности. Доля молодых зверьков, участвующих в репродукции, у лесной мыши составляет 45 – 50%, у полевой – 50 – 60%. По данным Н.М. Окуловой и Н.В. Антонец (2002) участие прибылых самок в размножении влияет на прирост популяции у мышей рода *Apodemus*, хотя и в меньшей степени, чем у лесных полевок (Кошкина, 1966; Тупикова, Коновалова, 1971; Окулова, 1986).

Возрастная структура у этих видов достаточно проста и стабильна, и к осени состоит на 85% из неполовозрелых сеголеток. Соотношение самцов и самок во всех возрастных группах практически равнозначно, хотя для грызунов обычным считается увеличение доли самок при нарастании численности и при высокой плотности популяций. Однако единого мнения о характере изменения половой структуры в многолетней динамике нет (Большаков, Кубанцев, 1984). При высокой численности в 2008 г. у лесной мыши, обитающей на залежи, в уловах были только неполовозрелые самцы. По данным Н.В. Щепотьева (1972) в Нижнем Поволжье при очень высокой численности лесной мыши осенью 1969 г. во всех биотопах значительно преобладали самки. Если популяции лесной и полевой мыши способны за один или два сезона размножения увеличить численность до высоких значений, то можно предположить, что им не свойственна высокая смертность особей. Небольшие экстремальные ситуации не оказывают отрицательного влияния на мышевидных грызунов: сильный заморозок в июне 2007 г. погубил некоторые сельскохозяйственные культуры на полях, но не остановил процесс размножения, а пожар в августе 2007 г., уничтоживший почти всю растительность в степи и в оврагах, не повлиял на динамику численности.

У домовых мыши размер выводка мало изменяется по годам и сезонам (см. табл. 4). Домовые мыши, используя уникальный набор эколого-этологических адаптаций и наличие в популяции достаточного резерва особей, способных к интенсивному размножению (Котенкова, 2000), способны к резкому росту численности, что и произошло в 2007 г. (см. рисунок). В популяции домовых мыши произошел резкий и высокий прирост численности до 7.9 экз. на 100 л-с, в результате чего зверьки появились в естественных местообитаниях. Половозрелые самки в этот год имели по 1.8 помета, резорбции эмбрионов в пометах не отмечено, продолжительность периода размножения увеличилась: в сентябре 50% самок были беременны повторно, самцы со сперматогенезом. Домовые мыши предпочитают антропогенные биотопы, тем не менее, биотопических различий по величине выводка и интенсивности размножения не выявлено. Соотношение полов в разные годы равнозначно.

У обыкновенной полевки среднее количество детенышей в помете по объединенным данным в разных регионах около 5 (Обыкновенная полевка..., 1994). Величина выводка на исследованном нами участке меняется в зависимости от сезона года и от уровня плотности популяции, однако статистически значимые различия отмечены только на стадии роста (см. табл. 4), размер выводка оставался относительно высоким в мае 2008 г. на стадии максимальной численности – 6.6 ± 0 ($n = 14$). В период повышения численности интенсивность воспроизводства у обыкновенной полевки оказалась выше, чем в фазе пика, уже в середине мая 2007 г. на половозрелую самку приходилось по 1.5 помета, и не размножались только особи меньше 8 г весом, т.е. отмечено раннее созревание прибылых самок, что, как известно, свойственно виду. Летом 2004 г. и 2008 г. происходит резкое падение численности по типу «краха», депрессия продолжается 1 – 2 года. У обыкновенной полевки фазы пика и депрессии выражены наиболее отчетливо по сравнению с другими видами мышевидных грызунов. В это время года отрицательное значение

внешних факторов среды минимально, следовательно, можно предположить наличие внутрипопуляционных механизмов регуляции численности в данном районе у обыкновенной полевки. Периодические изменения численности с преобладанием 3 – 4-летних циклов и наличие регуляторных механизмов характерны для многих видов серых полевок рода *Microtus* (Chitty, 1960 и др.). Во всех типах местообитаний в разные годы в популяции соотношение половозрастных групп практически равнозначно, но при высокой численности в группе прибылых особей на полях осенью отмечено больше самцов. В нагорных дубравах с. Воскресенское в конце июня 2004 г., при высокой численности величина выводка составила 5.3 ± 0.4 ($n = 34$) (Цветкова и др., 2005).

Рыжая полевка. Колебания величины выводка по годам и сезонам у рыжей полевки выражены отчетливо и в разных точках ареала играют разную роль (Европейская рыжая полевка, 1981). Как следует из наших данных, плодовитость перезимовавших самок рыжей полевки (в среднем за сезон) несколько превышает таковую у сеголеток, но не обнаруживает достаточно четкой зависимости от плотности популяции, различия средних значений по годам лишены статистической достоверности (см. табл. 4). Имеющиеся данные, следовательно, не позволяют считать изменчивость плодовитости фактором, играющим существенную роль в регуляции численности исследованной популяции рыжей полевки. Вопрос об изменчивости плодовитости рыжих полевок на разных стадиях цикла продолжает оставаться дискуссионным. Н.В. Тупикова и Э.А. Коновалова (1971) не обнаружили существенных колебаний этого показателя в ходе цикла. В то же время Т.В. Кошкина (1966) показала, что величина выводка у представителей рода *Clethrionomys* в северной части ареала увеличивается в фазе подъема численности. Биотопические отличия в величине выводков в основных биотопах – в пойменном лесу и лесополосе – отсутствуют. В размножении принимают участие практически все перезимовавшие самки, принося в среднем за сезон 1.4 – 2.6 помета. Сеголетки размножаются в годы с различной плотностью населения, при этом процент участия в репродукции меняется незначительно. Обычно в размножение вступают не более 30% самок. Четких признаков авторегуляторных механизмов численности, свойственных роду *Clethrionomys*, нами не выявлено. Ведущая роль данного фактора в регуляции численности лесных полевок в других регионах доказана (Тупикова, Коновалова, 1971; Ивантер, 1975 и др.). У рыжих полевок соотношение числа самцов и самок в популяции близко к 1:1 (Европейская рыжая полевка, 1981), что вполне согласуется с нашим материалом. Однако в годы с высокой численностью среди прибылых особей преобладают молодые самцы.

Серый хомячок имеет достаточно крупные пометы, однако провести сравнительную характеристику изменчивости величины выводка по годам, сезонам нет возможности из-за малой величины выборки (см. табл. 4), так как в уловах наблюдается постоянное преобладание самцов. Среднее число эмбрионов, приходящееся на одну самку, в разных регионах варьирует от 4.8 до 6.0 (Башенина, 1951). Величина выводка мышовки Штранда при увеличении плотности популяции вида в 2008 г. составила 5.0 ± 0.3 ($n = 5$).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Видовое разнообразие мелких млекопитающих в естественных и антропогенных биотопах в степной зоне Правобережья в нижнем течении р. Чардым достаточно богатое и имеет типичный набор видов, характерный для данного ландшафта. Свойственная для Приволжской возвышенности мозаичность природно-территориальных комплексов и трансформированных местообитаний создает благоприятную среду для обитания мелких млекопитающих различных фаунистических комплексов. Уменьшение пастбищной нагрузки в ковыльно-типчаковой степи способствует созданию новых экологических ниш. Эти факторы, несомненно, благоприятны для обитания мелких млекопитающих, так как разнообразие условий окружающей среды позволяет популяциям мелких млекопитающих увеличивать свою численность и широко расселяться по территории, что и наблюдается в последние годы.

Периодические колебания численности с определенной долей цикличности свойственны фоновым видам грызунов, обитающим в данном районе. Высокая численность мышевидных грызунов наблюдалась в 2004 г. и 2007 – 2008 гг. Колебания численности лесной, полевой мыши, рыжей полевки происходят синхронно. У обыкновенной полевки подъемы и депрессии численности выражены наиболее отчетливо по сравнению с другими видами, наблюдается резкое падение численности в год высокой плотности популяции. Увеличение уровня численности фоновых видов влияет на биотическое распределение. Доминирующее положение видов определяется уровнем численности и меняется по годам и сезонам. Бесспорным доминантом, определяющим уровень численности и характер распределения мелких млекопитающих, начиная с 2006 г., является лесная мышь.

Самыми многочисленными видами являются лесная и полевая мышь, которые характеризуются высокой экологической толерантностью, широким освоением разнообразных биотопов. В годы высокой численности лесная и полевая мышь могут доминировать в одном биотопе, как это было отмечено в пойменном лесу в 2007 г., могут разделить среду обитания. В 2008 г. лесная мышь главенствовала в пойменном лесу, полевая мышь доминировала в оврагах.

Обыкновенная полевка по обилию занимает не последнее место в сообществе, в некоторые годы и сезоны даже доминирует. На участках типичной ковыльной степи при умеренном выпасе она является постоянным монодоминирующим видом, в оврагах содоминирует полевой мыши. На полях вид редок. Домовая мышь менее других видов приспособлена к обитанию в природных местообитаниях, значительной численности вид достигает в антропогенных биотопах, в частности на залежи. В природных биотопах вид появляется только в год высокой плотности популяции. Рыжая полёвка обитает в природных биотопах преимущественно в пойменном лесу, в нагорной дубраве, где может занимать доминирующие позиции, из антропогенных биотопов для постоянного обитания использует лесополосы. При высокой численности лесной мыши рыжая полевка покидает пойменный лес и расселяется в несвойственные для нее биотопы – овраги. Серый хомячок наиболее комфортно существует на сельскохозяйственных полях.

Анализ демографической, половой и возрастной структуры популяций фоновых видов показывает, что основные популяционные показатели стабильны и соответствуют видовым нормам. Сходство в репродуктивном процессе отмечено у лесной и полевой мыши. Оба вида имеют большой выводок, высокий репродуктивный потенциал, позволяющий им за один или два репродуктивных сезона увеличивать плотность популяций, а удерживать ее на высоком уровне помогает высокая емкость среды обитания. Демографическая структура слабо зависит от уровня численности, антропогенного воздействия, биотопической приуроченности и внешних факторов среды. Соотношение самцов и самок во всех возрастных группах практически равнозначно, что также говорит о стабильности в популяциях. У рыжей полевки отмечена высокая интенсивность размножения, изменчивость величины выводка по годам и сезонам не является фактором, влияющим на регуляцию численности. Обыкновенной полевке свойственно наличие внутривидовых механизмов регуляции численности. В годы высокой плотности вида в популяции преобладают разновозрастные самцы. Домовая мышь способна к интенсивному размножению и быстрому нарастанию численности, имеет высокую величину выводка, соотношение полов равнозначно.

На данной территории в настоящее время достигнуто равновесие между ресурсами среды и плотностью ее обитателей. Совместное обитание видов обуславливается, вероятно, не конкурентными отношениями, а разделением жизненного пространства сообразно биологическим особенностям каждого вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барабаш-Никифоров И.И.* Звери юго-восточной части Черноземного центра. Воронеж: Кн. изд-во, 1957. 370 с.
- Башенина Н.В.* Экология серого хомячка (*Cricetulus migratorius* (Pall.)) Европейской части СССР // Фауна и экология грызунов. М.: МОИП, 1951. Вып. 4. С. 157 – 183.
- Большаков В.Н., Кубанцев Б.С.* Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. М.: Наука, 1984. 232 с.
- Давидович В.Ф.* Фауна млекопитающих и динамика численности некоторых грызунов в Саратовской области // Зоол. журн. 1964. Т. 43, вып. 9. С. 1366 – 1372.
- Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. 351 с.
- Ивантер Э.В.* Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1975. 246 с.
- Карасева Е.В.* Влияние распахки целины на образ жизни и территориальное распределение мышевидных грызунов в северном Казахстане // Зоол. журн. Т. 40, вып. 5. 1961. С. 768 – 773.
- Карасева Е.В., Телицина А.Ю.* Методы изучения грызунов в полевых условиях: Учеты численности и мечение. М.: Наука, 1996. 228 с.
- Котенкова Е.В.* Синантропные и дикоживущие мыши надвидового комплекса *Mus musculus* s.l.: систематика, распространение, образ жизни, механизмы изоляции и эволюция. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2000. 55 с.
- Кошкина Т.В.* О периодических изменениях численности полевок на Кольском полуострове // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 71, вып. 3. 1966. С. 14 – 26.
- Кулик И.Л.* Сравнительный анализ фаунистических комплексов млекопитающих лесной части Северной Евразии // Териология. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1974. Т. 2. С. 151 – 162.

- Кучерук В.В. Антропогенная трансформация окружающей среды и грызуны // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81, № 2. С. 5 – 19.
- Ларина Н.И., Голикова В.Л. Размножение лесных мышевидных грызунов в Саратовской и Воронежской областях в 1955 г. // Науч. ежегодник Саратов. гос. ун-та за 1955 г. Отд. биол. 1958. С. 105 – 107.
- Литвинов Ю.Н., Сенотрусова М.М., Демидович П.А. Общие параметры организации лесостепных сообществ грызунов // Зоол. журн. 2006. Т. 85, № 11. С. 1362 – 1369.
- Мэггаран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 166 с.
- Неронов В.И., Хляп Л.А., Тушикова Н.В., Варшавский А.А. Изучение формирования сообществ грызунов на пахотных землях Северной Евразии // Экология. 2001. № 3. С. 355 – 363.
- Обыкновенная полевка: виды-двойники *Microtus arvalis* Pallas, 1779, *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1928. М.: Наука, 1994. 459 с.
- Окулова Н.М. Биологические взаимосвязи в лесных экосистемах (на примере природных очагов клещевого энцефалита). М.: Наука, 1986. 248 с.
- Окулова Н.М., Антонец Н.В. Сравнительная характеристика экологии мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) Днепровско-Орельского заповедника // Поволж. экол. журн. 2002. №2. С. 108 – 128.
- Опарин М.Л. Изменение населения грызунов типичных и сухих степей Заволжья в XX столетии // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 306. Систематика, палеонтология и филогения грызунов. 2005. С. 82 – 101.
- Опарин М.Л., Опарина О.С., Цветкова А.А. Выпас как фактор трансформации наземных экосистем семиаридных регионов // Поволж. экол. журн. 2004. № 2. С. 183 – 199.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суров В.А., Опарин М.Л., Богомолов П.Л. Ковальская Ю.М. Экологическая характеристика фоновых видов грызунов степей в низовьях Волги и Дона // Поволж. экол. журн. 2005. № 3. С. 281 – 291.
- Тушикова Н.В. Изучение размножения и возрастного состава популяций мелких млекопитающих // Методы изучения природных очагов болезней человека. М.: Медиздат, 1964. С. 154 – 191.
- Тушикова Н.В., Коновалова Э.А. Определитель возраста лесных полевок в южнотаежных лесах Вятско-Камского междуречья // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1971. Вып. 10. С. 145 – 171.
- Тушикова Н.В., Хляп Л.А., Варшавский А.А. Грызуны полей Северо-Восточной Палеарктики // Зоол. журн. 2000. Т. 79, № 4. С. 480 – 494.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
- Цветкова А.А. Численность и сезонные изменения в распределении мелких млекопитающих в саратовском Правобережье // Поволж. экол. журн. 2008. № 4. С. 368 – 374.
- Цветкова А.А., Обидина В.А. Биотопическое распределение мышевидных грызунов в пойменных лесах и степях Прихоперья // Поволж. экол. журн. 2009. № 4. С. 351 – 356.
- Цветкова А.А., Опарин М.Л., Опарина О.С. Зимнее распространение и численность землероек в саратовском Поволжье // Млекопитающие как компонент аридных экосистем (ресурсы, фауна, экология, медицинское значение и охрана): Сб. тез. Междунар. совещ. / Ин-т проблем экологии и эволюции РАН. М., 2004. С. 160 – 161.
- Цветкова А.А., Опарин М.Л., Опарина О.С. Особенности распространения и демографические показатели мелких млекопитающих в степных природных комплексах саратовского Поволжья // Поволж. экол. журн. 2005. № 3. С. 305 – 315.

СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ, ЧИСЛЕННОСТЬ

Цветкова А.А., Опарин М.Л., Опарина О.С. Роль мелких млекопитающих в природных и антропогенных ландшафтах саратовского Правобережья // Экология. 2008. №2. С. 134 – 140.

Шляхтин Г.В., Ильин В.Ю., Опарин М.Л., Беляченко А.В., Быстракова Н.В., Ермаков О.А., Завьялов Е.В., Захаров К.С., Кайбелева Э.И., Кошкин В.А., Курмаева Н.М., Лукьянов С.Б., Мосолова Е.Ю., Опарина О.С., Семихатова С.Н., Смирнов Д.Г., Сонин К.А., Табачишин В.Г., Титов С.В., Филипьев А.О., Хучраев С.О., Якушев Н.Н. Млекопитающие севера Нижнего Поволжья: В 3 кн. Кн. I. Состав териофауны. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2009. 248 с.

Щепотьев Н.В. Мышевидные грызуны железнодорожных снегозащитных лесных полос Нижнего Поволжья // Грызуны и борьба с ними. 1957. Вып. 5. С. 155 – 166.

Щепотьев Н.В. О структуре популяций лесной мыши *Apodemus sylvaticus* в некоторых биотопах Нижнего Поволжья // Зоол. журн. 1972. Т. 51, вып. 7. С. 1054 – 1063.

Щепотьев Н.В. Очерк распространения и стациального размещения некоторых видов мышевидных грызунов в Нижнем Поволжье // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1975. Вып. 12. С. 62 – 97.

Chitty D. Population processes in the voles and their relevance to general theory // Can. J. Zool. 1960. Vol. 38, № 1. P. 99 – 113.