

УДК 591.526

## Зміни вікової структури популяцій двох видів лісових гризунів під час багаторічної динаміки чисельності

Станіслав Мякушко, Марина Степаненко

**Зміни вікової структури популяцій двох видів лісових гризунів під час багаторічної динаміки чисельності.** — Мякушко С., Степаненко М. — Проаналізовано закономірності перебудови вікової структури популяцій полівки рудої та мишака жовтогрудого. На підставі виділення внутрішньо-популяційних функціонально-фізіологічних угруповань визначено і порівняно їх внесок у зміни чисельності популяцій. Встановлено, що для нориці рудої в умовах депресії спостерігається переважання цьогорічок, які не розмножуються в рік свого народження. Це обумовлює зниження їх смертності і надає змогу популяції в наступному році відновити свою чисельність. Порівняно з норицею рудою, вікова структура популяції мишака є менш лабільною, що пов'язано з більшою тривалістю життя особин, повільнішим дозріванням та більш низькими темпами реалізації репродуктивного потенціалу.

**Ключові слова:** вікова структура, популяції, багаторічна динаміка чисельності, лісові гризуни.

**Адреса:** Кафедра зоології, біологічний факультет, Київський національний університет ім. Тараса Шевченка, вул. Володимирська, 60, м. Київ, 01033, Україна. E-mail: stanislavm@pisem.net.

**Changes in age structure of populations of two species of forest rodents during a long-term dynamics of number.** — Myakushko S., Stepanenko M. — Reorganization mechanisms of age structure of populations of bank vole and yellow-necked mouse were assayed. At the base of separation of interpopulation functional and physiological communities their share into changes of numbers of populations was determined and compared. For bank vole the prevalence of this year animals, which don't breed in year of their birth, in conditions of depression was found. This causes a decrease of their mortality; as well this enables a population to restore its number in the next year. Age structure of population of yellow-necked mouse, in comparison with bank vole's one, is less labile because of longer individual lifetime, slower maturing and lower temps of realization of a breeding potential.

**Key words:** age structure, populations, long-term dynamics of number, forest rodents.

**Address:** Department of Zoology, Biological Faculty, Volodymyrska Str. 60, Kyiv, 01033, Ukraine. E-mail: stanislavm@pisem.net.

### Вступ

Не викликає сумнівів той факт, що вікові відмінності особин в популяціях обумовлюють їх екологічну гетерогенність і, таким чином, збільшують не тільки лабільність останніх, але й здатність підтримувати їх існування невизначено тривалий час. Тобто, підвищується вірогідність того, що у разі значних відхилень екологічних факторів від оптимуму в популяції буде збережена хоча б частина тварин, яка зможе за рахунок відтворення забезпечити подальше її відновлення. Неоднорідна вікова структура виконує роль своєрідного буфера, що перешкоджає вимиранню популяції у разі короточасних несприятливих зовнішніх впливів. Її формування відбувається на основі біологічних властивостей виду і завжди відображає силу і напрямок впливу змінних факторів середовища. Вивчення вікової структури популяцій має не менший інтерес для пізнання механізмів мікро-еволюційного процесу та специфіки індивідуальної і групової мінливості. Саме це обумовлює актуальність досліджень вікової структури особин гризунів на різних стадіях динаміки щільності. Метою даної роботи став аналіз вікової структури представників популяцій нориці рудої (*Myodes glareolus* Schreber, 1780; = *Clethrionomys glareolus* auct.) і мишака жовтогрудого (*Sylvaemus tauricus* Pallas, 1811; = *Apodemus flavicollis* auct.) на різних фазах динаміки щільності.

## Матеріали і методи

Робота проведена на базі Канівського природного заповідника. В її основу покладені матеріали досліджень, проведені упродовж першої половини літа 2002–2004 рр. Цей період охопив три фази багаторічної динаміки щільності населення нориці рудої: 2002 р. — пік, 2003 р. — депресія, 2004 р. — ріст щільності, для популяції іншого виду — мишака жовтогрудого — ці роки характеризувались поступовим зниженням щільності населення до рекордно критичного рівня. Лови тварин проводили за допомогою традиційного методу облікових площадок. За час досліджень проаналізовано більше 200 особин гризунів.

Для виділення однорідних вікових груп проведений аналіз зубної системи ссавців, одночасно з чим визначено й досліджено комплекс краніологічних індексів. Для обох видів визначали відношення загальної довжини черепа до кондиллобазальної ( $I_{Cb}$ ) та відношення довжини лицьової частини черепа до мозкової ( $I_{Ld}$ ). Вікові групи виділяли враховуючи, що при рості та розвитку перший краніометричний індекс зменшується, а другий — збільшується (Кошкина, 1955; Разоренова, 1952). Для нориці рудої вікові групи виділяли за ступенем розвитку кореня зуба (Тупикова, 1964; Tupikova et al. 1968; Perrin, 1978), для мишака жовтогрудого — за ступенем зношування поверхні зубної коронки (Варшавский, Крылова, 1948). Репродуктивний стан особин та їх залучення у розмноження визначали за загальноприйнятими методиками (Свириденко, 1958; Тупикова, 1964).

Під час аналізу матеріалу всі особини розподілено на окремі функціонально-фізіологічні угруповання (ФФУ). Специфіка даного підходу полягає в тому, що при виділенні таких груп за основний критерій приймають функціональний стан, пов'язаний зі специфікою росту, розвитку та єдності репродуктивного стану. Зазвичай в межах конкретного сезону декілька суміжних генерацій характеризуються схожим функціональним навантаженням. Під специфічністю функцій (функціональною особливістю) угруповань, в першу чергу, розуміють участь тварин у розмноженні, що неминуче відбивається на більшості морфофізіологічних показників, використаних в якості індикаторів. Як правило, виділяють три ФФУ, перше (ФФУ–1) — це особини, що перезимували, друге (ФФУ–2) — цьогорічки, які не розмножуються в рік свого народження (перебувають у стані так званої «законсервованої молодості») і третє (ФФУ–3) — цьогорічки, які вступають у відтворення в поточному році (Оленев, 1982; 1991; 2002). Слід зазначити, що наведені у роботі дані отримано впродовж першого місяця літа, і результати являють собою своєрідний зріз вікової піраміди популяції.

## Результати та їх обговорення

У рік піка чисельності нориці рудої (2002 р.) вікова структура її популяції була досить складною — виявлено представників п'яти вікових класів. Переважали особини, які народились в поточному році (цьогорічки), вони склали — 71 % від загальної кількості тварин, частка особин, що перезимували — 29 %. Серед тварин, що перезимували є представники майже всіх генерацій, що свідчить про низьку смертність, а отже, ймовірно, і про сприятливі умови для розвитку та зимівлі в минулому році. Серед цьогорічок виявлено представників трьох генерацій: першої (вік 3–4 місяці), які народились на початку репродуктивного періоду — 5 %; другої (вік 2 місяці), що народились у квітні — 43 % і третьої (вік 1 місяць), народились в травні — початку червня — 23 % (рис. 1). Переважання представників другої генерації можна пояснити встановленням оптимальних умов розмноження і розвитку в середині весни даного року. Причинами незначної представленості представників першої генерації можливо були висока смертність молоді на початку весни та зафіксований факт затримки розмноження після зимівлі. Не можна виключати й впливу надмірної щільності населення, що уповільнило статеве дозрівання цьогорічок (Давыдова, 1998).

На наступний рік (2003 р.) відбувся спад щільності населення, яка зменшилась на 88 %. Останнє обумовило спрощення структури популяції (наявні лише три вікові групи). Частка особин, які перезимували, становила 17 %, що є значно меншим ніж в попередньому році. При чому серед них не лишилось представників весняних генерацій і останніх літніх генерацій, смертність цих генерацій була майже 100 %. Меншу смертність спостерігали серед представників 3–4 генерації. Цьогорічки (83 %) представлені двома генераціями, причому за кількістю друга значно переважала третю, в той час коли перша була відсутня. Проте відомо, що особини 3-ої генерації не приймали участі у відтворенні.

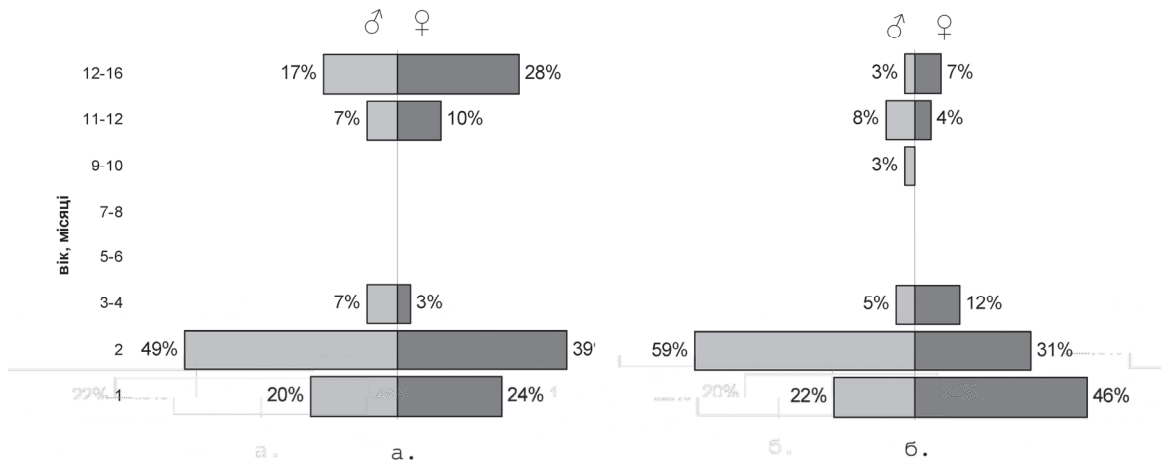


Рис. 1. Статеві-віковий розподіл особин нориці рудої на фазі піка (а) та росту (б) щільності населення

У 2004 р. спостерігали ріст популяції, щільність її зросла майже у 6 разів. Відбулося ускладнення вікової структури (наявні 5 вікових груп). Кількість особин, що перезимували, порівняно з минулим роком не збільшилась і становила — 13 %, цьогорічки за чисельністю значно переважали — 87 %. Особини, що перезимували, не включали представників перших генерацій, але серед них були наявні 4–та і 5–та генерації. Також була зафіксована майже повна відсутність тварин перших генерацій. Група цьогорічок включала представників усіх трьох генерацій (рис. 1). Характер їх кількісного складу свідчить про бурхливе розмноження з початку весни, при цьому основною репродуктивною силою є особини минулого року народження. Кількісне співвідношення самиць і самців у різних вікових групах неоднакове. Частка самиць в генераціях з наближенням літа збільшується, лише в другій генерації виявлено переважання самців. Оскільки співвідношення статей серед новонароджених найчастіше становить 1:1, можна припустити, що таке зміщення обумовлене нерівномірною смертністю серед представників різних статей. Таке явище можливе у разі прискорення статевого дозрівання або напруження фізіологічних процесів в період вагітності та лактації. Участь різних статеві-вікових груп в розмноженні підтверджує попередні результати. Найбільший внесок у збільшення чисельності (на час проведення спостережень) роблять тварини другої генерації. Аналогічне навантаження на початку весни припадало на групу тварин, що перезимували (у більшості самиць знайдені плацентарні плями, лише незначна їх кількість були вагітними).

Виділення на основі отриманих даних функціонально-фізіологічних угруповань (ФФУ), дало можливість виявити їх значні кількісні відмінності залежно від фази чисельності (рис. 2). В рік піка чисельності представленість всіх угруповань майже однакова. Зростання популяції відбувається головним чином за рахунок розмноження цьогорічок ФФУ–3, при цьому частка представників ФФУ–1 є найбільшою за всі роки. В умовах депресії, разом зі спрощенням вікової структури, спостерігали переважання ФФУ–2. Мінімальна чисельність особин ФФУ–3 в такій ситуації найкраще відповідає поточній задачі — збереження наявної молоді. Через це збільшується ймовірність того, що більшість молоді згодом увійде до складу ФФУ–2, перезимуватиме у стані загальмованого дозрівання і наступною весною буде залучена до репродукції. Отже, спрощення вікової структури за таких умов для популяції є найбільш доцільним.

Саме цей збережений репродуктивний потенціал був реалізований в рік росту щільності популяції на першому етапі. Пізніше приплід ФФУ–1 майже в повному складі увійшов до ФФУ–2, активне розмноження якого також підвищило щільність популяції. Але кількість представників ФФУ–1 була найменшою серед досліджуваних угруповань. Це можна пояснити тим, що зазначені особини в ході активного розмноження залишили значну кількість нащадків і відносна частка материнського поголів'я виявилась незначною.

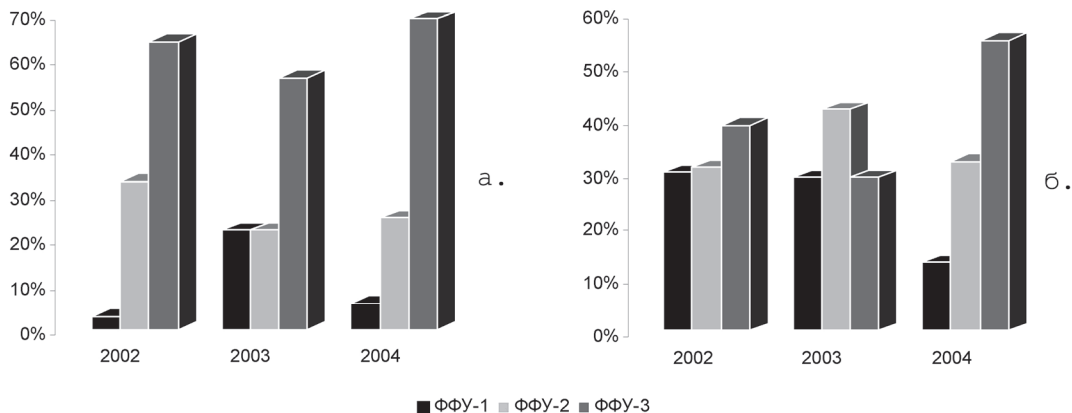


Рис. 2. Представленість різних ФФУ (функціонально-фізіологічних угруповань) в сумарній чисельності нориці рудой (а) та мишака жовтогрудого (б) на різних фазах багаторічної динаміки

Аналіз популяції мишака жовтогрудого показав, що максимальна тривалість життя її особин не перевищувала 16 місяців. Структура вікового розподілу в різні роки тісно пов'язана з коливаннями щільності. Проте були виявлені й риси, які не залежали від змін останнього фактору. По-перше, в усі роки спостерігали стійке переважання особин другої генерації. По-друге, серед групи тварин, які перезимували, завжди зустрічали представників трьох перших минулорічних генерацій. Характерною рисою цього виду є зниження частки гризунів другої генерації під час поступового скорочення щільності населення.

Представленість різних функціонально-фізіологічних угруповань в популяції мишака жовтогрудого суттєво не відрізняється в окремі роки (рис. 2). Особини ФФУ–2 завжди кількісно переважали чисельність інших угруповань, а ФФУ–1 було представлено незначною кількістю тварин (3–6 %). Таким чином, основною репродуктивною силою в популяції мишака жовтогрудого на початку літа були цьогорічки, що є цілком логічним.

Порівняння специфіки вікової структури популяцій досліджуваних видів дало змогу встановити наступне. У разі змін умов середовища у несприятливий бік стратегії популяцій значно відрізняються. Популяція нориці рудой має можливість швидко відновити свою чисельність за рахунок перебудов вікової структури і функціонально-фізіологічного розподілу — представленість тварин ФФУ–2 значно зростає, що дає можливість швидко збільшити чисельність вже в наступному році. Охарактеризувати стратегію популяції мишака жовтогрудого складніше, але можна стверджувати про відсутність наведених вище перебудов. Специфіка популяційної реакції, в даному випадку, полягає в ускладненні вікової структури, що обумовлює відсутність домінування окремих функціонально-фізіологічних угруповань. Лабільність вікової структури виявляється меншою мірою, причинами чого можуть бути відмінності у темпах реалізації репродуктивного потенціалу та різна тривалість життя.

## Висновки

Представленість різних вікових груп в популяціях гризунів залежить від умов існування, в тому числі поточної щільності населення. Зміни вікової структури є популяційною реакцією, яка дає змогу забезпечити необхідну інтенсивність відтворення і, таким чином, запобігти негативному впливу перенаселення або недонаселення. При дослідженні функціонально-фізіологічних угруповань в популяціях гризунів виявлено, що у нориці рудой в умовах депресії чисельності спостерігається переважання цьогорічок, які не розмножуються в рік свого народження. Останнє обумовлює зниження їх смертності і надає змогу в наступному році відновити чисельність популяції за рахунок розмноження представників цієї групи.

В популяції мишака жовтогрудого подібних перебудов вікової структури не виявлено. Порівняно з норичею рудою, вікова структура популяції цього виду мишака є менш лабільною, що обумовлено більшою тривалістю життя особин, повільнішим дозріванням та більш низькими темпами реалізації репродуктивного потенціалу.

### Література

1. *Варшавский С. Н., Крылова К. Т.* Основные принципы определения возраста мышевидных грызунов. 1. Мыши (*Murinae*) // Фауна и экология грызунов. — 1948. — Вып. 3. — С. 179–190.
2. *Давыдова Ю. А.* Особенности демографической структуры популяции европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) в фазе нарастания численности // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии. Материалы конференции молодых ученых-экологов Уральского региона (Екатеринбург, 21–24 апр. 1998 г.). — Екатеринбург, 1998. — С. 236–237.
3. *Кошкина Т. В.* Метод определения возраста рыжих полевок и опыт его применения // Зоологический журнал. — 1955. — Том 34, вып. 3. — С. 631–639.
4. *Оленев Г. В.* Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (экологический анализ) // Экология. — 2002. — № 5. — С. 341–350.
5. *Оленев Г. В.* Роль структурно-функциональных группировок грызунов в динамике ведущих популяционных параметров // Развитие идей академика С. С. Шварца в современной экологии. — Москва: Наука, 1991 — С. 92–108.
6. *Оленев Г. В.* Особенности возрастной структуры, ее изменения и их роль в динамике численности некоторых видов грызунов (на примере рыжей полевки) // Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Сб. статей. — Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982. — С. 9–22.
7. *Разоренова А. П.* Возрастная изменчивость рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus*) // Бюллетень МОИП. Отд. биол. — 1952. — Том 57, вып. 5. — С. 21–28.
8. *Свириденко П. А.* К методике определения величины выводка у грызунов по плацентарным пятнам // Бюллетень МОИП. Отд. биол. — 1958. — Том 63, вып. 2. — С. 49–54.
9. *Тупикова Н. В.* Изучение размножения и возрастного состава популяций мелких млекопитающих // Методы изучения природных очагов болезней человека. — Москва: Медицина, 1964. — С. 154–191.
10. *Тупикова Н. В., Сидорова Г. А., Конавалова Е. А.* A method of age determination in *Clethrionomys* // Acta Theriologica. — 1968. — Vol. 13, № 8. — P. 99–115.
11. *Perrin M. R.* Molar root-length as an indicator of age *Clethrionomys glareolus* // Acta Theriologica. — 1978. — Vol. 23, № 19–30. — P. 423–434.

Надійшло до редакції: 23 листопада 2005 р.