

5. Шилейко А.А. Наземные моллюски надсемейства Helicoidea // Фауна СССР. Моллюски. – Л.: Наука, 1978. – Т. 3. – Вып. 6. – 384 с.
6. Снегин Э.А., Сычев А.А. Оценка жизнеспособности популяций особо охраняемого вида *Helicopsis striata* Müller (*Mollusca, Gastropoda: Pulmonata*) в условиях юга Среднерусской возвышенности // Теоретическая и прикладная экология. – 2011. – № 2. – С. 83–92.
7. Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. – 1978. – Vol. 89. – P. 583–590.
8. Биология охраны природы / под ред. М.Э. Сулей, Б. Уилкокс. – М.: Мир, 1983. – 430 с.
9. Crow J.F., Morton N.E. Measurement of gene frequency drift in small population // Evolution. – 1955. – Vol. 9. – P. 202–214.
10. Сычев А.А., Снегин Э.А. Изменчивость индивидуальной плодовитости и эффективная численность *Helicopsis striata* (*Gastropoda, Pulmonata, Helicoidea*) в условиях Среднерусской возвышенности // Тобольск научный – 2011: мат-лы VIII всерос. науч.-практ. конф. – Тобольск: Полиграфист, 2011. – С. 72–74.



УДК 575.17:591.15:599.323.4

М.И. Чепраков

СУТОЧНАЯ АКТИВНОСТЬ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА РАЗНЫХ ФАЗАХ ПОПУЛЯЦИОННОГО ЦИКЛА ВИДА, ДОМИНИРУЮЩЕГО В СООБЩЕСТВЕ*

В статье представлены результаты исследований по выявлению фазовых компонентов изменчивости суточной активности особей рыжей (*Clethrionomys glareolus*) и красной (*Cl. rutilus*) полевков. Установленные плотностно-зависимые изменения ритмов суточной активности, по мнению авторов, связаны с изменениями пространственной структуры популяции, происходящими в ходе динамики численности.

Ключевые слова: суточная активность, рыжая полевка, мелкие млекопитающие, фазы популяционного цикла.

М.И. Чепраков

THE SMALL MAMMAL DAILY ACTIVITY IN THE POPULATION CYCLE DIFFERENT PHASES OF THE SPECIES DOMINATING IN THE COMMUNITY

The research results on the variability phase component identification of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) and northern red-backed vole (*Cl. rutilus*) specimen daily activity are presented in the article. The established density-dependent changes of the daily activity rhythms, according to the authors' view, are connected with changes of population spatial structure, occurring during the number dynamics.

Key words: daily activity, bank vole, small mammals, population cycle phases.

Введение. Суточная активность мелких млекопитающих, в частности, полевков, является полифазной. В ее основе лежит суточный многофазный ритм обмена веществ с периодом около 3 ч [1, 13]. Поведенческая активность полевков в течение суток может быть подвержена влиянию погодных условий [11, 12]. Хищничество, межвидовая конкуренция и динамика популяционного обилия в той или иной форме также могут оказывать воздействие на равномерность распределения суточного бюджета двигательной и кормовой активности [10, 14–16]. Изучение разнообразных процессов, происходящих в ходе межгодовых изменений популяционной численности, способствует пониманию механизмов, лежащих в их основе, что может быть использовано при разработке способов регуляции и управления размерами популяций живых организмов.

* Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 11-04-01369).

Цель исследований. Изучение изменчивости суточной активности мелких млекопитающих на разных фазах популяционного цикла доминирующего вида с целью выявления влияния популяционной плотности на этот показатель.

Материалы и методы исследований. Межгодовую изменчивость суточной активности членов сообщества мелких млекопитающих исследовали на особях из природных популяций. В период с 1999 по 2012 г. раз в сезон во второй половине июля брались выборки из сообщества мелких млекопитающих. Отлов животных проводился живоловками на полуизолированном участке леса площадью около 12 га с доминированием ели, на котором обитает исследуемое сообщество. Ловушки проверяли 3 раза в сутки: утром, днем и вечером. Отлов ловушками, в том числе живоловками, один из распространенных способов оценки суточной активности мелких млекопитающих [1, 13]. Эту активность оценивали количеством отловленных животных за каждый из трех периодов суток: ночь-утро – 22:00–10:00 ч, день – 10:00–16:00, вечер – 16:00–22:00 ч. Темное время суток в изучаемом районе в период исследований наступает между 22:30–23:00 ч и заканчивается между 5:30–6:00 ч, что составляет около 60 % периода ночь-утро. Для оценки популяционного обилия использовали показатели попадаемости на 100 ловушко-суток в первые два дня отлова. Оценки относительной численности доминирующего вида – рыжей полевки – были преобразованы в оценки плотности в соответствии с рекомендациями [2]. Данные по годам группировались в три категории плотности: низкую (до 20 ос/га, спад, депрессия), среднюю (20–40 ос/га, подъем) и высокую (более 40 ос/га, пик). Средние значения плотности популяции рыжей полевки были следующими: на подъеме – $30 \pm 4,6$ ос/га, в периоды пиков – $86 \pm 11,3$, в годы спадов – $12 \pm 2,0$ ос/га. Понятия “плотность” и “численность” использованы в работе в широком смысле как синонимы обилия, так как за каждым годом среднего обилия следовал год высокой плотности, что позволило считать их фазами подъема (роста). Годы низкого обилия следовали за пиковыми годами либо один за другим, это позволило относить их к фазе спада (депрессии). Возраст рыжих полевок оценивался по наличию и размерам корней у второго верхнего зуба. Репродуктивный статус полевок определялся по состоянию генеративной системы. К половозрелым относили беременных и рожавших самок, имеющих плацентарные пятна и/или эмбрионы в матке, и самцов с массой семенника более 150 мг с развитыми придатками и выраженным сперматогенезом. К взрослым относили перезимовавших животных и половозрелых сеголеток.

В изучаемом сообществе мелких млекопитающих рыжая полевка занимает доминирующее положение. В оценках обилия по первым трем дням отлова она составляет в среднем $0,63 \pm 0,02$. В роли субдоминанта ($0,16 \pm 0,01$) выступает красная полевка. К подчиненным ($0,03–0,06$) компонентам относятся малая лесная мышь (*Apodemus uralensis*), красно-серая полевка (*Cl. rufocanus*), представители родов серых полевок (*Microtus*) и землероек (*Sorex*). Редкими ($<0,01$) являются полевая мышь (*Ap. agrarius*), лесной лемминг (*Myopus schisticolor*) и домовая мышь (*Mus musculus*). Общее количество пойманных животных составило 984 особи. Из них 619 ос. – рыжие полевки, 157 – красные полевки, 60 – малые лесные мыши, 55 – представители родов серых полевок, 57 – землеройки, 28 – красно-серые полевки. Другие методические аспекты сбора материала и его обработки описаны ранее [3]. При статистической обработке данных был использован пакет программ Statistica 6.0 (лог-линейный анализ, статистика χ^2). Понятия “значимо”, “достоверно” использовались также как синонимы. Когда данные представлены в виде $M \pm m$, то это среднее значение и его ошибка.

Результаты исследований и их обсуждение. Изменчивость суточной активности (3 периода) рыжей полевки в зависимости от пола и репродуктивного статуса (4 группы), дня отлова (1, 2 и 3 день) и фазы популяционного цикла (3 градации) исследовали, используя лог-линейный анализ. Влияние пола и участия в размножении на изменения суточной активности не установлено ($\chi^2=2,3$, $df=6$, $p>0,80$), также как и влияние очередности дня отлова ($\chi^2=1,7$, $df=4$, $p>0,70$). Фазовые изменения ритма суточной активности статистически значимы ($\chi^2=19,7$, $df=4$, $p<0,001$). В период высокой плотности рыжие полевки попадают в ловушки в любое время суток с одинаковой частотой (с 22:00 до 10:00 ч – $0,47 \pm 0,03$, с 10:00 до 16:00 – $0,24 \pm 0,02$, с 16:00 до 22:00 ч – $0,29 \pm 0,02$). Отличие от теоретически ожидаемых частот (2:1:1) при условии равномерного распределения частоты поимок по периодам суток недостоверно ($\chi^2=2,8$, $df=2$, $p>0,20$). Принципиально похожая ситуация наблюдается при среднем уровне плотности (с 22:00 до 10:00 ч – $0,52 \pm 0,05$, с 10:00 до 16:00 – $0,19 \pm 0,04$, с 16:00 до 22:00 ч – $0,29 \pm 0,04$, $\chi^2=2,8$, $df=2$, $p>0,20$). При низкой плотности уменьшена пропорция дневной активности ($0,07 \pm 0,02$) и повышена доля ночной и утренней активности ($0,64 \pm 0,04$) при прежнем уровне вечерней – $0,29 \pm 0,04$. Отличие от теоретически ожидаемых частот (1:2:1) достоверно ($\chi^2=26,6$, $df=2$, $p<0,001$). Проверка на однородность годовых выборок внутри фаз плотности по частотам периодов суточной активности с помощью лог-линейного анализа показала, что эти выборки гомогенны ($0,06 < p < 0,41$). Количество рыжих полевок, пойманных в первые три дня отлова, в зависимости от времени суток и плотности популяции представлено в табл. 1.

Количество рыжих полевков, пойманных в первые три дня отлова, в зависимости от времени суток и плотности популяции этого вида

Годовые значения плотности популяции рыжей полевки, ос/га	Время суток, ч		
	22:00-10:00	10:00-16:00	16:00-22:00
4,6	13	1	5
12,3	24	0	8
14,3	26	3	8
18,7	15	6	10
19,1	17	0	12
26	39	9	16
29,2	10	5	5
34,1	10	7	12
51,7	25	4	2
70,6	43	17	26
94,2	41	26	24
101,6	35	18	22
110,9	24	22	29

У красной полевки выделялись 3 половозрастные группы: взрослые самцы, взрослые самки и молодые особи. Так что все четыре переменные, используемые в лог-линейном анализе, имели по 3 градации. Параметры суточной активности этого вида показали недостоверное взаимодействие как с очередностью дней отлова ($\chi^2=7,0$, $df=4$, $p=0,14$), так и с изменениями половозрастного состава выборок ($\chi^2=2,9$, $df=4$, $p=0,57$). Зато активность красных полевков в течение суток значимо менялась в зависимости от фазы популяционной плотности рыжей полевки ($\chi^2=10,2$, $df=4$, $p=0,04$). Если использовать переменную «фазы популяционного цикла вида-доминанта» с двумя градациями, то есть объединить значения для средней и высокой плотности, то уровень значимости этого взаимодействия возрастает ($\chi^2=9,9$, $df=2$, $p<0,01$). Как и рыжие, красные полевки в период высокой и средней плотности популяции рыжей полевки попадают в ловушки в любое время суток с одинаковой частотой (с 22:00 до 10:00 ч – $0,49\pm 0,06$, с 10:00 до 16:00 – $0,28\pm 0,05$, с 16:00 до 22:00 ч – $0,23\pm 0,05$). Отличие от теоретически ожидаемых частот при условии равномерного распределения в соответствии с длиной выделяемых периодов суток недостоверно ($\chi^2=0,6$, $df=2$, $p>0,70$). При низкой плотности вида-доминанта пропорция вечерней активности ($0,18\pm 0,05$) красной полевки уменьшена ($p<0,03$), еще в большей степени понижена ($p<0,001$) дневная активность ($0,10\pm 0,05$) и повышена доля ночной и утренней активности ($0,72\pm 0,06$). Отличие от теоретически ожидаемых частот (1:1:2) достоверно ($\chi^2=15,2$, $df=2$, $p<0,001$).

На примере полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) – вида, доминирующего в многовидовом сообществе, было показано, что полевки существенно более активны в течение дня в годы высокой плотности популяции, чем при низкой плотности [8]. Доля дневной активности рыжей полевки – субдоминантного в этом сообществе вида – положительно коррелирована с плотностью доминирующего вида – полевки-экономки, а не с ее собственной плотностью [8]. В нашем случае бюджет суточной активности доминантного вида (рыжей полевки) и субдоминантного вида (красной полевки) также изменяется в зависимости от фазы популяционного цикла вида-доминанта: доля дневной активности уменьшается в годы низкой плотности. Степень доминирования рыжей полевки, рассчитанная по первым 3 дням отлова, наименьшая при низкой плотности (0,45, $p<0,01$) и сходная ($p>0,10$) при высокой (0,71) и средней (0,76). Доли красной полевки, малой лесной мыши и землероек в сообществе существенно ($p<0,01$) увеличиваются (в среднем до 0,22; 0,16; 0,10 соответственно) в годы низкой численности рыжей полевки. Следовательно, в нашем случае у субдоминантного вида – красной полевки – существует отрицательная связь между пропорцией дневной активности и ее долей в сообществе. Известно, что полевка-экономка более активна ночью во фрагментированных местообитаниях, чем в более однородных, и что степень синхронизации суточной активности особей в популяции выше в однородных местообитаниях, чем в фрагментированных [11]. Как показывает наш опыт, в условиях низкой плотности доминирующего вида особи популяции распределены по изучаемой территории более неоднородно, чем при более высокой плотности. Таким образом, в основе фазово-зависимых изменений суточной активности доминирующего и субдоминирующего в сообществе видов могут лежать существенные изменения пространственной структуры популяции, происходящие в ходе популяционного цикла доминирующего вида.

Для подчиненных компонентов изучаемого сообщества, таких, как малая лесная мышь, красно-серая полевка, представители родов серых полевок и землероек, фактор «фазы популяционного цикла рыжей полевки» не оказывает значимого влияния на изменчивость ритма суточной активности ($0,13 < p < 0,78$). Другие влияния также отсутствуют. Для малой лесной мыши характерна суточная активность с преимущественно ночной и утренней активностью (с 22:00 до 10:00 ч – $0,86 \pm 0,04$). Тогда как доля дневной и вечерней активности существенно ниже (с 10:00 до 16:00 ч – $0,07 \pm 0,03$, с 16:00 до 22:00 ч – $0,07 \pm 0,03$, $\chi^2=32,3$, $df=1$, $p < 0,001$). Подобный характер активности по периодам суток обнаружен у представителей рода *Sorex* (с 22:00 до 10:00 ч – $0,72 \pm 0,06$, с 10:00 до 16:00 ч – $0,12 \pm 0,04$, с 16:00 до 22:00 ч – $0,16 \pm 0,05$, $\chi^2=11,1$, $df=2$, $p < 0,01$). Известно, что лесные мыши (*Apodemus sylvaticus*) имеют преимущественно ночной характер суточной активности с одним или двумя пиками и краткосрочные ритмы могут быть обнаружены в пределах этого циркадного ритма [17]. Некоторую дневную активность наблюдали в полевых условиях и у этого вида [4, 9, 17]. Так что малая лесная мышь показывает типичный для лесных мышей характер активности в течение суток. Полифазный характер суточной активности с преобладанием ночной активности с двумя выраженными пиками встречается у землероек, в частности, у обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*), которая доминировала в наших отловах среди представителей землеройковых [5–7]. Соответственно наблюдаемый нами образец активности у представителей рода *Sorex* можно считать обычным для бурозубок. Количество других представителей сообщества, пойманных в первые три дня отлова, в зависимости от времени суток и фазы популяционного цикла рыжей полевки представлено в табл. 2.

Таблица 2

Количество других представителей сообщества, пойманных в первые три дня отлова, в зависимости от времени суток и фазы популяционного цикла рыжей полевки

Фазы популяционного цикла рыжей полевки	Время суток, ч		
	10:00-16:00	10:00-16:00	10:00-16:00
Красная полевка			
Депрессия	52	7	13
Подъем	8	5	3
Пик	34	19	16
Малая лесная мышь			
Депрессия	46	3	3
Подъем	1	1	0
Пик	5	0	1
Представители рода землероек			
Депрессия	22	3	8
Подъем	6	2	0
Пик	13	2	1
Представители рода серых полевок			
Депрессия	10	2	5
Подъем	4	1	2
Пик	17	8	6
Красно-серая полевка			
Депрессия	1	0	0
Подъем	2	0	0
Пик	14	5	6

Красно-серая полевка и представители рода *Microtus* попадают в ловушки в любое время суток с одинаковой частотой (с 22:00 до 10:00 ч – $0,61 \pm 0,09$ и $0,56 \pm 0,07$, с 10:00 до 16:00 ч – $0,18 \pm 0,07$ и $0,20 \pm 0,05$, с 16:00 до 22:00 ч – $0,21 \pm 0,08$ и $0,24 \pm 0,06$). Отличие от теоретически ожидаемого (2:1:1) распределения частот пиков по периодам суток при условии его равномерности недостоверно ($\chi^2=1,4$, $df=2$, $p > 0,50$ и $\chi^2=1,0$, $df=2$, $p > 0,50$). Доля красно-серой полевки в изучаемом сообществе значительно ($p < 0,01$) выше (0,05) в периоды пиков, чем в другие фазы ($< 0,01$) популяционного цикла вида-доминанта. Степень участия серых полевок в

сообществе при разных фазах плотности рыжей полевки изменяется недостоверно ($p > 0,13$). Для полевки полифазный тип суточной активности – наиболее встречаемый образец [13].

Заключение. Выявлены долговременные изменения характера суточной активности рыжей полевки (вида, доминирующего в изучаемом сообществе мелких млекопитающих), происходящие в ходе популяционных циклов. Синхронные изменения происходят в бюджете суточной активности субдоминантного вида – красной полевки. Для подчиненных компонентов изучаемого сообщества, к которым относятся малая лесная мышь, красно-серая полевка, представители родов серых полевки и землероек, долговременных изменений изучаемого показателя не обнаружено. Возможно, что установленные плотностно-зависимые изменения ритмов суточной активности связаны с изменениями пространственной структуры популяции, происходящими в ходе динамики численности.

Литература

1. Башенина Н.В., Окулова Н.М. Эколого-физиологические ритмы, этология // Европейская рыжая полевка. – М.: Наука, 1981. – С. 181–192.
2. Бернштейн А.Д., Михайлова Т.В., Алекина Н.С. Эффективность метода ловушко-линий для оценки численности и структуры популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // Зоол. журн. – 1995. – Т. 74. – № 7. – С. 119–127.
3. Чепраков М.И. Составляющие эффекта Читти // Экология. – 2011. – № 6. – С. 478–480.
4. Baumler W. Activity of some small mammals in the field // Acta Theriol. – 1975. – Vol. 20. – № 3. – P. 365–377.
5. Buchalczyk A. Seasonal variation in the activity of shrews // Acta Theriol. – 1972. – Vol. 17. – № 2. – P. 221–243.
6. Churchfield S. The influence of temperature on the activity and food consumption of the common shrew // Acta Theriol. – 1982. – Vol. 27. – № 3. – P. 295–304.
7. Gebczynski M. Seasonal and age changes in the metabolism and activity of *Sorex araneus* Linnaeus 1758 // Acta Theriol. – 1965. – Vol. 10. – № 3. – P. 303–331.
8. Gliwicz J., Dabrowski M.J. Ecological factors affecting the diel activity of voles in a multi-species community // Ann. Zool. Fenn. – 2008. – Vol. 45. – № 4. – P. 242–247.
9. Halle S. Locomotory activity pattern of wood mice as measured in the field by automatic recording // Acta Theriol. – 1988. – Vol. 33. – № 3. – P. 305–312.
10. Halle S. Diel pattern of predation risk in microtine rodents // Oikos. – 1993. – Vol. 68. – № 3. – P. 510–518.
11. Halle S. Effect of extrinsic factors on activity of root voles, *Microtus oeconomus* // J. Mammal. – 1995. – Vol. 76. – № 1. – P. 88–99.
12. Halle S. Ecological relevance of daily activity patterns // Activity patterns in small mammals – an ecological approach: Ecological Studies. – Berlin: Springer, 2000. – Vol. 141. – P. 67–90.
13. Halle S. Voles—small graminivores with polyphasic patterns // Activity patterns in small mammals – an ecological approach: Ecological studies. – Berlin: Springer, 2000. – Vol. 141. – P. 191–215.
14. Halle S., Lehmann U. Circadian activity patterns, photoperiodic responses and population cycles in voles I. Long-term variations in circadian activity patterns // Oecologia. – 1987. – Vol. 71. – № 4. – P. 568–572.
15. Halle S., Lehmann U. Cycle-correlated changes in the activity behaviour of field voles, *Microtus agrestis* // Oikos. – 1992. – Vol. 64. – № 3. – P. 489–497.
16. Jacob J., Brown J.S. Microhabitat use, giving-up densities and temporal activity as short- and long-term anti-predator behaviors in common voles // Oikos. – 2000. – Vol. 91. – № 1. – P. 131–138.
17. Walton R.J. The activity of free-ranging wood mice *Apodemus sylvaticus* // J. Anim. Ecol. – 1983. – Vol. 52. – № 3. – P. 781–794.

