

ДОВГОТРИВАЛІ ФЛУКТУАЦІЇ ПОПУЛЯЦІЙ ЛІСОВИХ ГРИЗУНІВ У КАНІВСЬКОМУ ПРИРОДНОМУ ЗАПОВІДНИКУ

На основі матеріалів 13-річних спостережень за популяціями рудої нориці та жовтогорлої миші Канівського заповідника розглянуто зміни показників, які характеризують інтенсивність популяційних процесів. Відмічені основні тенденції скорочення чисельності видів та дестабілізації їх динаміки.

*Main characteristic changes of population processes intensity in *Myodes glareolus* and *Apodemus flavicollis* in Kanev Nature Reserve were observed during 13 year term. Principal tendencies of along decrease in numbers and destabilization of population dynamics were noted.*

Вступ. Пристосування до змінного середовища супроводжується переходом популяцій з одного стану в інший. Цей процес має коливальний (флуктуаційний) характер, оскільки передбачає повторюваність окремих стадій – фаз – упродовж певного проміжку часу [4, 8, 10]. Дуже часто існує тенденція у поняття "флуктуацій" вкладати негативний зміст, підкреслюючи випадковість цього процесу, його залежність від зовнішніх порушуючих чинників. Останнє уявляється не зовсім правомірним. Дійсно, флуктуації можуть мати ознаки більшої або меншої правильності змін, характеризуватися певними рисами циклічності. Проте зміни характеру флуктуацій, їх закономірностей, самі певною мірою свідчать про здійснення пристосування популяції до середовища.

Існує велика кількість різноманітних підходів для оцінювання стану популяції, проте більшість з них базуються на аналізі тих параметрів, які прийнято називати статичними (чисельність, щільність, різні типи популяційної структури). Останнє пояснюється тим, що визначити такі параметри відносно нескладно у разі будь-якого комплексного популяційного дослідження. Методичні труднощі вивчення динамічних показників – народжуваності, виживання і смертності – обумовлюють їх обмежене використання у роботах такого роду. Проте саме вони є результативними показниками усіх демографічних процесів в популяціях. Скласти хоча би опосе-

редковане уявлення про зазначені аспекти функціонування популяцій можна лише на підставі систематичних і довготривалих моніторингових спостережень.

Об'єкт та методи досліджень. Дана робота є частиною комплексних досліджень особливостей змін щільності населення рудої нориці (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) та жовтогорлої миші (*Apodemus flavicollis* Melchior, 1834) на території грабової діброви Канівського природного заповідника (Черкаська об-ласть, Україна). Довготривалий моніторинг, який проводиться у заповіднику, дає можливість визначати стан популяцій лісових гризунів за багатьма параметрами та відстежувати їх зміни у часі. Результати дослідження базуються на матеріалах 13-річних спостережень за популяціями зазначених видів. В основу роботи покладені дослідження, які були проведені протягом першої половини літа 1998–2010 рр. Збір, оброблення матеріалу та аналіз основних популяційних показників проведені за допомогою загальноприйнятих методик.

Результати та їх обговорення. Розглядаючи отримані дані слід пам'ятати, що результати являють собою своєрідний ряд "моментальних фотографій" щільності населення видів, які дають уяву лише про наслідки довготривалих популяційних процесів, а не сам перебіг подій під час багаторічної динаміки.

Зміни щільності населення кожного виду мають свої специфічні риси упродовж періоду дослідження. Так, для популяції жовтогорлої миші характерне майже правильне чергування років збільшення й зниження щільності, що зумовлює кілька невисоких піків протягом відносно короткого часу. Вихід на пік та досягнення депресії відбувається протягом кількох років. Це зумовлює хвилеподібну конфігурацію кривої динаміки. На відміну від цього щільність рудої нориці характеризується стрибкоподібними нестабільними змінами: катастрофічний спад щільності настає одразу ж після досягнення максимальних значень.

Найсуттєвіші зміни середнього рівня щільності упродовж періоду досліджень спостерігаються у рудої нориці, його значення майже в 1,7 рази менше аналогічного показника, який був зафіксований у 90-і роки минулого століття. У жовтогорлої миші масштаби зниження дещо менші (1,4). Скорочення рівня щільності призвело до зсуву в область менших значень показників в усі роки, особливо під час депресій. Звузився і діапазон, в якому здійснювалися дані коливання, його верхня межа знизилась практично в два рази. Співвідношення статей є різними упродовж окремих фаз динаміки. Проте завжди в популяції нориці кількісно переважають самці. На відміну від цього, для жовтогорлої миші характерне переважання самок на всіх фазах динаміки, за виключенням депресії. Не викликає сумніву, що зсуви співвідношення статей на різних фазах динаміки, пов'язані з різною активністю та загибеллю самців і самок;

впливом умов життя на виживання молодняка обох статей; відмінностями фізіологічного стану і різною стійкістю особин до впливу несприятливих умов. Із збільшенням кількості самок підвищуються темпи відтворення, проте можливо знижується життєздатність молодняка.

Для всіх видів у періоди невисокої щільності популяції зафіксовані відмінності у представленості групи самок, що розмножуються. У такі роки інтенсифікація розмноження може забезпечуватися не тільки збільшенням індивідуальної плодючості, але й за рахунок широкого залучення самок у ці процеси. В популяції миші на фазі росту чисельності розмноження швидко набирає оберти і до початку літа більшу частину особин складають ювенільні гризуни із весняних виводків. У нориці в аналогічний період ювенільних тварин майже в два рази менше, ніж здатних до розмноження самок. Частка ялових самок досить невелика, хоча й складає в окремі періоди 3-4%. Не можна стверджувати, що прохолостання самок здатне впливати на загальний хід динаміки чисельності, ймовірно на успіх розмноження більше впливає резорбція ембріонів [9].

Порядок чергування й тривалість фаз, амплітуда, розмах коливань, ступінь варіювання та рівень щільності характеризують тип динаміки популяції. У разі прямого порівняння популяцій різних видів завжди можна визначити ступінь стабільності (або, навпаки, нестабільності) багаторічних змін населення [3, 6]. Наведені показники свідчать про зміну типу динаміки щільності популяцій різних видів (табл. 1).

Таблиця 1. Характеристики змін щільності популяцій упродовж різних фаз динаміки

	<i>Apodemus flavicollis</i>				<i>Myodes glareolus</i>		
	Фаза динаміки				Фаза динаміки		
	ріст	пік	спад	депресія	ріст	пік	депресія
Амплітуда коливань (max/min)	3,0	1,48	1,78	2,15	2,2	2,53	2,44
Розмах коливань (max-min)	17,0	6,9	5,8	5,3	32,0	75,7	8,8
Сv, %	46,7	20,9	39,8	43,1	28,4	53,6	44,6

Аналіз особливостей чергування етапів приросту й скорочення щільності, а також часу виходу на пік і досягнення фази депресії, дає змогу відзначити суттєві відмінності динаміки щільності лісових популяцій протягом окремих циклів динаміки у різних видів. Вищезазначені особливості надають динаміці популяції рудої нориці абсолютно своєрідний характер на відміну від більш "передбачуваних" змін чисельності жовтогорлої миші. Його специфіка полягає у тому, що темпи наростання щільності в окремі періоди знижуються, а в останні роки це супроводжується ще й протилежною тенденцією – підвищенням інтенсивності зниження щільності [6, 7].

Скласти уявлення про характер динаміки популяції можна також за рахунок порівняння величин інтенсивності приросту та скорочення щільності (тобто, швидкості багаторічних коливань). У середньому за всі роки, показник зниження щільності населення перевищує показник збільшення. У рудої нориці ця різниця досить суттєва – 7,60 (скорочення щільності) та 2,35 (приріст); у жовтогорлої миші – відповідно 1,98 та 1,88. Тобто швидкість скорочення завжди перебільшує швидкість збільшення популяції. Аналіз співвідношення приросту та скорочення щільності в межах кожного із досліджуваних циклів динаміки виявив схожу тенденцію. У двох видів гризунів у ході трьох циклів швидкість скорочення популяції поступово падає і в останньому з них показник приросту чисельності переважає у жовтогорлої миші на 26%, тоді як у рудої нориці – аж на 77%. Результатом є набуття кривої динаміки у миші порівняно плавного вигляду, тоді як у нориці переважають різкі хвилеподібні перепади.

Відомо, що інтенсивність та успішність розмноження визначається і контролюється поточною щільністю населення. В умовах нормального функціонування популяції регуляторні механізми запобігають надмірному перенаселенню в період піка чисельності. Під час депресій реалізація цих механізмів, навпаки, не дає досягти певної нижньої межі, після якої відновлення чисельності може стати проблематичним. В якості узагальнюючих параметрів, які характеризують швидкість та успішність відтворення, доцільно використовувати коефіцієнти продуктивності. Аналіз останніх надав підстав для висновку, що багаторічні зміни чисельності популяцій лісових гризунів визначаються не дією регуляторних механізмів, які базуються на принципі зворотного зв'язку, а стохастичною смертністю. Виявлено, що продукування біомаси в популяціях відбувається досить інтенсивно і за своїми показниками мало відрізняється від попередніх двох десятиків років, коли чисельність була більшою. Проте реалізація цих процесів знаходиться на значно меншому рівні, причиною чого, на нашу думку, є низьке виживання. Найбільшою мірою це стосується термінальних фаз циклів багаторічної динаміки – піка та депресії. На прикладі нориці визначено, що під час першої фази коефіцієнт продуктивності в групі самок на 25-30% менший, ніж у самців, проте під час депресії ситуація змінюється на діаметрально протилежну. Однак чистий "вихід", на який можна було б очікувати на підставі поточних показників, в обох випадках незначний. Іншими словами, ступінь реалізації процесів продукування біомаси не відповідає вихідному популяційному потенціалу.

Доказом визначаючого впливу смертності на динаміку популяції може слугувати показник, який зазвичай застосовують для аналізу успіху розмноження. Останній є співвідношенням між репродуктивним потенціалом популяції і його реальним втіленням. Так, у рудої норичі у роки депресії населення цей показник складає 45-47%, що не дозволяє зробити висновок про успішну реалізацію стратегії на відновлення чисельності популяції. Це незначно відрізняється від такого ж показника в роки піка (53%). Даний факт ставить під сумнів існування регуляторних механізмів, які узгоджують інтенсивність відтворення з рівнем щільності населення. Не менш правомірним виглядає й наступний тезис: вказані регуляторні механізми існують, проте успіх їх реалізації невеликий завдяки дії антропогенних факторів, пристосування до яких є проблематичним.

Проблема закономірності змін чисельності дрібних ссавців залишається досить дискусійною й у наш час. Незважаючи на велику кількість зусиль у цьому напрямку, єдиної загальноприйнятої теорії динаміки чисельності не існує [1, 2, 5]. У динаміці населення мишоподібних гризунів у свій час було запропоновано розрізняти масові розмноження, які проходять зазвичай один раз на десятиліття, залучають всі види і охоплюють величезні території ("великі хвилі") і більш часті місцеві підйоми чисельності одного чи двох видів на невеликих площах ("малі хвилі") [3, 8]. Ця теза багаторазово емпірично підтверджена, проте в основному на прикладі степових і польових видів гризунів, в той же час для лісової зони існування "великих та малих хвиль" залишається й досі не доведеним. Це ускладнює виділення "зон подібної динаміки чисельності" і диференціацію циклів на "великі" та "малі". На підставі наших результатів можна стверджувати наявність циклічності змін населення популяцій. Проте визначити основні закономірності досить складно, оскільки сам процес модифікований зовнішніми впливами антропогенного характеру [6, 7].

Висновки. У ході багаторічних досліджень популяцій рудої норичі і жовтогорлої миші виявлено зміну характеру флуктуацій щільності населення. Крім зниження середнього рівня щільності населення, зафіксовані

риски дестабілізації динаміки, які виявляються у прискоренні коливальних процесів і порушенні порядку чергування окремих фаз. Показано, що щільність популяції більшою мірою визначається стохастичною смертністю, ніж регульованою інтенсивністю відтворення. Виявлено, що продукування біомаси в популяціях відбувається досить інтенсивно і за своїми показниками мало відрізняється від попередніх двох десятиків років, коли чисельність була більшою. Проте реалізація цих процесів знаходиться на значно меншому рівні, причиною чого, на нашу думку, є низьке виживання. Найбільшою мірою це стосується термінальних фаз циклів багаторічної динаміки – піка та депресії. Така ситуація призводить до порушення попередніх закономірностей динаміки і свідчить про перехід популяцій у новий стан. Обґрунтовано припущення, що зафіксовані явища обумовлені антропогенною трансформацією середовища.

1. Гайдученко Е.С. Численность и репродуктивные особенности европейской рыжей полевки лесных формаций Юго-Востока Белорусского Полесья // Вісн. Донец. ун-ту. – 2010. – вип. 1. – С. 217-221.
2. Гапонов С.П., Транквилевский Д.В. Динамика численности мышевидных грызунов в Воронежской и его окрестностях в 2001–2007 гг. // Вестн. Нижегородского ун-та им. Н.И.Лобачевского. – 2009. – №1. – С. 67-72.
3. Ивантер Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада РСФСР. – Л.: Наука, 1975.
4. Межжерин В.А., Емельянов И.Г., Михалевич О.А. Комплексные подходы в изучении популяций мелких млекопитающих. – К.: Наукова думка, 1991.
5. Мухачев И.С. Методика комплексной оценки состояния сообществ и популяций доминирующих видов или видов-индикаторов мелких млекопитающих, амфибий. – Тюмень: ТюмГУ, 2005.
6. Мякушко С.А. Изменение динамики популяций и сообщества грызунов в результате антропогенного воздействия на заповедную экосистему // Вестн. зоол. – 1998. – том 32, № 4. – С. 76-85.
7. Мякушко С. А., Задыра С. В. Многолетние изменения состояния популяции желтогорлой мыши (анализ по фазам динамики численности) // Зоологічна наука у сучасному суспільстві: Матер. Всеукраїнської наукової конференції, присвяченій 175-річчю заснування кафедри зоології. – К.: Фітосоціоцентр, 2009.
8. Садыков О.Ф., Бененсон И.Е. Динамика численности мелких млекопитающих: концепции, гипотезы, модели. – М.: Наука, 1992. – 191 с.
9. Gliwicz J., Glowacka B. Differential responses of Clethrionomys species to forest disturbance in Europe and North America // Can. J. Zool. – 2000. – Vol. 78, № 8. – P. 1340-1348.
10. Mazurkiewicz M. Population dynamics and demography of the bank vole in different tree stands // Acta theriol. – 1991. – Vol. 36, № 3-4. – P. 207-227.

Надійшла до редколегії 07.10.11