

УДК 599.323:591.2

ВЗАИМОСВЯЗЬ ЗАРАЖЕННОСТИ ИНФЕКЦИОННЫМИ, ИНВАЗИОННЫМИ ЗАБОЛЕВАНИЯМИ И ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ЕНИСЕЙСКОГО КРЯЖА

Е. В. Екимов, А. Н. Борисов, А. С. Шишкин

*Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН
663060, Красноярск, Академгородок 50/28*

E-mail: sibowl@rambler.ru, borisov@ksc.krasn.ru, shishikin@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 01.08.2016 г.

Исследовали взаимосвязь динамики численности мелких млекопитающих и доли зараженных животных в выборках из локальных популяций на вырубках темнохвойных лесов Енисейского кряжа. Факт заражения устанавливали на основе вычисления индекса селезенки, руководствуясь ранее установленными нормальными размерами, не превышающими 5 %. Предполагали, что инфекционные и инвазионные заболевания в районе сбора материалов являются основным фактором, регулирующим численность. Обнаружено, что в большей степени зараженность инфекционными заболеваниями характерна для многочисленных видов: группы лесных (*Myodes*) и серых (*Microtus*) полевков, в меньшей – для землероек рода *Sorex*. В этих двух группах выявлена сильная статистически значимая связь между колебаниями численности и вариацией доли зараженных животных. Выявлено, что в темнохвойных лесах колебания численности и доли зараженных полевков синхронизированы, тогда как на вырубках разного возраста они происходят асинхронно и с запаздыванием по сравнению с фоновыми местообитаниями. Синхронизация прироста численности с заболеваемостью объясняется увеличением частоты контактов как между животными, так и зверьков с инфекционными материалами – экскрементами, пищевыми остатками, эктопаразитами. Фоновые леса являются источником распространения зоонозных инфекций в популяциях мелких млекопитающих в зоне рубок. У бурозубок увеличение доли зараженных животных происходило синхронно с подъемами численности во всех типах местообитаний. На этом основании сделано предположение о специфичности фактора, вызывающего увеличение селезенки у бурозубок.

Ключевые слова: *мелкие млекопитающие, динамика численности, регуляция, спленомегалия, инфекционные и инвазионные заболевания.*

DOI: 10.15372/SJFS20170304

ВВЕДЕНИЕ

Периодические колебания численности мелких млекопитающих в природных популяциях представляют собой многогранную проблему, которая давно является объектом пристального внимания. Однако по мере исследований динамики численности как отдельных видов, так и сообществ мелких млекопитающих число спорных вопросов и точек зрения о причинности и механизмах этого явления, пожалуй, только увеличивается (Batzli, 1992; Лидикер, 1999).

Несмотря на значительный интерес к этому явлению и большое число публикаций, посвященных динамике численности мелких млекопитающих, причинность ее периодических колебаний до настоящего времени остается спорной. Все большее число исследователей склоняется к тому, что в отдельных ситуациях колебания численности и их периодичность обусловлены не единичным фактором (Кривошеев, 1980; Hestbeck, 1987; Жигальский, Бернштейн, 1990). В качестве естественных регуляторов численности мелких млекопитающих чаще всего рассма-

© Екимов Е. В., Борисов А. Н., Шишкин А. С., 2017

триваются состояние кормовых ресурсов (Tast, Kalela, 1971; Hansson, 1979; Jarwinen, 1987; Добринский и др., 1994; Schweiger, Boutin, 1995) и климатические факторы (Жигальский, 1994). Доказано влияние стресс-фактора, при высокой плотности населения обуславливающего приостановку процессов размножения и увеличение смертности (Башенина, 1963; Краснощеков, 1975; Myllymaki, 1975; Geller, Christian, 1982; Шилов, 1982; Бенесон, 1984; Евсиков и др., 1999). Существуют гипотезы внутривидовой регуляции численности на основе генетически обусловленных этологических механизмов (Tamarin, Sheridan, 1987). Многократно осуществлены попытки оценить влияние хищников на популяции мелких млекопитающих (Erlinge et al., 1984; Klemola et al., 1999). В недавнее время опубликованы результаты наблюдений, указывающие на сбой в периодичности колебаний численности некоторых видов в течение последних 20–30 лет, предположительно обусловленных глобальными изменениями климата (Захаров и др., 2011). На вырубках видовая структура населения и динамика численности отдельных видов вызваны сукцессионными изменениями кормовых и защитных условий (Шишкин и др., 2014).

Повышение смертности от инфекционных и инвазионных заболеваний подтверждает анализ распространения инфекционных заболеваний животных и человека. Однако влияние этого фактора на изменение численности мелких млекопитающих исследовано существенно меньше (Бернштейн и др., 1987). Особую ценность представляют работы с популяциями на постоянных мониторинговых участках в конкретных географических условиях, на вырубках различного возраста и сукцессионного состояния.

Цель данной работы – оценка связи между динамикой относительной численности и встречаемостью в популяциях мелких млекопитающих со спленомегалией в темнохвойных лесах, пройденных рубкой.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Подход к решению поставленной задачи заключался в выявлении зараженных животных путем оценки размеров и относительной массы селезенки. Этот способ широко используется в ветеринарии и в эпидемиологической практике при выявлении источников зоонозов.

Основные причины, вызывающие спленомегалию, рассмотрены в предыдущей статье

(Екимов и др., 2015), в которой приведены доказательства того, что в районе исследований массовость этого явления обусловлена заражением инфекционными и инвазионными заболеваниями. Выявление конкретных возбудителей не входило в задачи работы, поскольку причинность массовой встречаемости спленомегалии ясна, к тому же любое животное может быть носителем более одного вида возбудителя заболеваний.

Исследования осуществляли ежегодно в период 2007–2014 гг. на вырубках темнохвойных лесов Енисейского края. Основу древесной растительности на плакорах и водоразделах составляют кедрово-пихтовые чернично-зеленомошные леса. В пойменных местообитаниях преобладание пихты снижается и существенную долю в древостое составляют ель и кедр. Значительная часть территории района исследований представляет собой разновозрастные лесосеки, на которых процессы восстановления древесной растительности происходят по «лиственному типу» с последующей сменой березы на темнохвойные породы. Действие техногенных факторов на экосистемы в районе исследований исключено, кроме лесозаготовки и сопутствующих ей изменений. Результаты исследования населения частично опубликованы ранее (Шишкин и др., 2014).

Учетные работы осуществляли в пострепродуктивный период (в конце августа – начале сентября) на восьми пробных площадях (ПП), в том числе на шести разновозрастных вырубках и двух площадях, заложенных в фоновых темнохвойных лесах (табл. 1).

На каждой ПП ловушки выставляли в 5 линий по 10 шт. по схеме 10 × 10 м на 3–5 сут в зависимости от плотности населения и вылова животных. Результаты учетов переводили в общепринятый показатель относительной численности мелких млекопитающих (далее численность) – число особей на 100 ловушко-суток (л.-сут).

Долю животных с увеличенной селезенкой рассчитывали на основе определения массы селезенки и тела с последующим расчетом индекса. В качестве нормальных размеров принимали индекс селезенки не более 5 % от общей массы животного (Оленев, Пасичник, 2003; Екимов и др., 2012).

Для оценки связи между численностью и встречаемостью спленомегалии у отловленных животных использовали ранговый коэффициент корреляции Спирмена. Расчеты осуществляли

Таблица 1. Краткая характеристика местообитаний (2014 г.)

№ ПП	Тип леса, стадия вырубki	Возраст, лет
1	Кедрово-елово-пихтовый чернично-зеленомошный*	180–250
2	Кедрово-пихтовый папоротниково-чернично-зеленомошный **	180–250
3	Травяная вырубка	6
4	То же	8
5	Травяная, с 2012 г. березовый молодняк	11
6	Травяной березовый молодняк	18
7	Травяной березовый жердняк	38
8	Разнотравно-зеленомошный пихтовый жердняк	39

Примечание. * – в пойме; ** – на водоразделе.

с учетом общепринятых рекомендаций в программной среде Statistica 6.0.

Кроме анализа связи между численностью и встречаемостью спленомегалии среди мелких млекопитающих осуществлена оценка в трех группах с разной встречаемостью спленомегалии. В первую включили четыре вида полевок: полевку экономку *Microtus oeconomus*, красную *Myodes rutilus*, красно-серую *M. rufocanus* и рыжую *M. glareolus*, для которых спленомегалия – обычное явление. В отдельную группу выделили насекомоядных – землероек рода *Sorex* и сибирского крота *Talpa sibirica*, увеличение селезенки которых встречается часто, но причины и механизмы их спленомегалии отличаются от таковых у животных первой группы, что может повлиять на показатели искомой связи. В третью группу вошли, как правило, малочисленные виды, у которых спленомегалия не наблюдалась в период исследований: восточноазиатская *Apodemus peninsulae* и полевая *A. agrarius* мыши, азиатский бурундук *Tamias sibiricus*, лесной лемминг *Myopus schisticolor* и др. Всего отловлено 1503 животных, относящихся к 16 видам.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

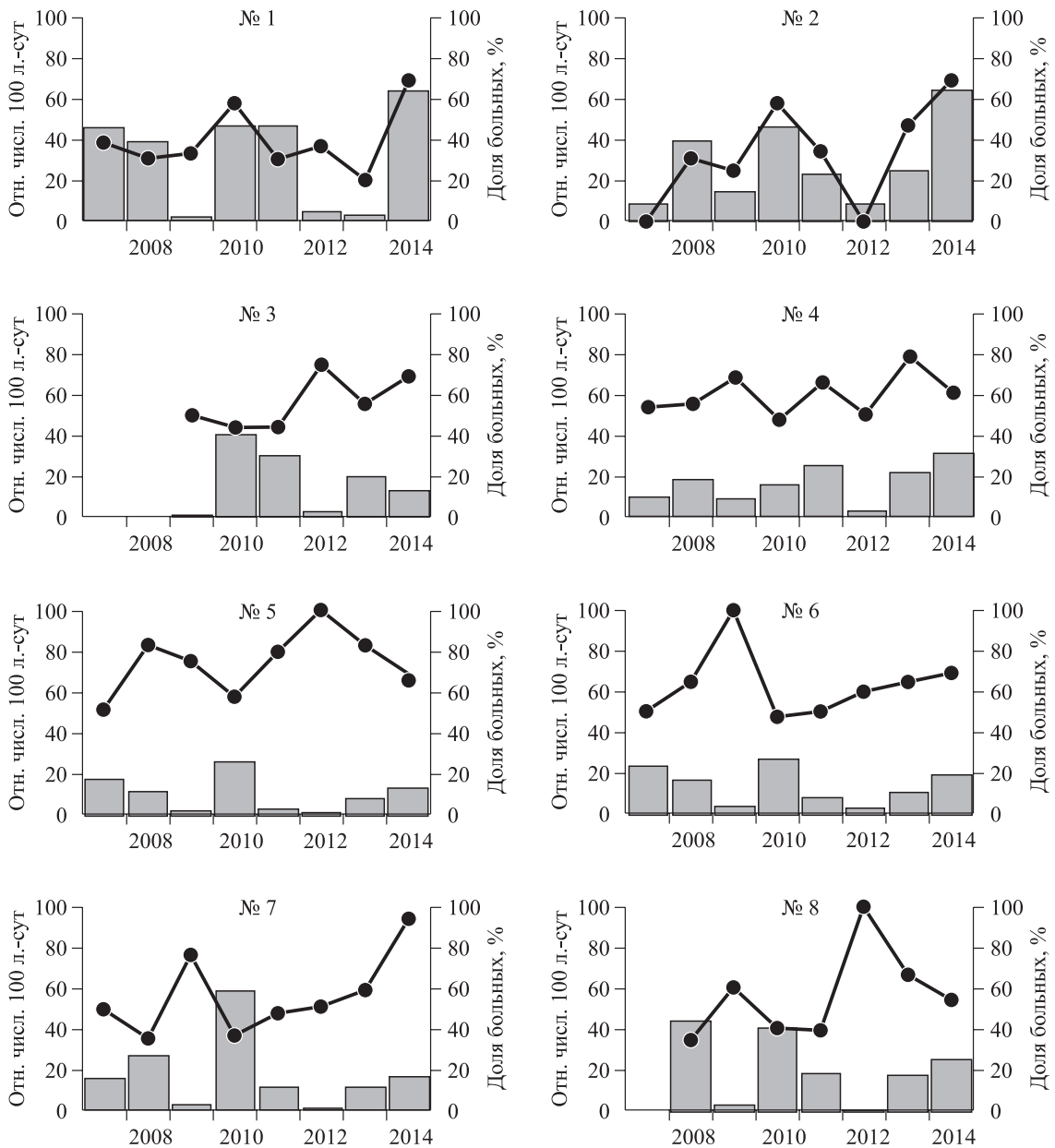
Общеизвестно, что рост численности должен сопровождаться увеличением доли зараженных животных в популяции. Реализация этого механизма основана на повышении числа контактов животных как внутри- и межвидовых, так и с источниками инфекций – экскрементами, пищевыми остатками, различными эктопаразитами, переносящими инфекционный материал.

Результат сопоставления динамики общей численности мелких млекопитающих с уровнем инфекции оказался неоднозначным. В фоновых пойменных кедрово-пихтовых и водораздельных пихтовых насаждениях колебания численности

и доли животных со спленомегалией оказались синхронизированы (см. диаграммы 1–2 на рисунке). При этом пойменные местообитания ежегодно заливаются паводковыми водами, и таким образом проводится их стерилизация. Следует отметить, что подавляющая часть населения мелких млекопитающих лесных местообитаний во все годы представлена лесными полевыми при небольшой доле (10–15 %) бурозубок и других видов.

На вырубках, наоборот, динамика общей численности мелких млекопитающих находилась в «противофазном» состоянии со встречаемостью спленомегалии (см. диаграммы 3–8 на рисунке), что противоречит теоретическим представлениям о развитии эпизоотий. Наибольшая доля зараженных животных отмечена в фазы депрессии как общей численности, так и численности отдельных видов, в том числе массовых полевок, относящихся к первой группе по интенсивности заражения. Из этого различия в синхронности роста следует, что основными носителями заболеваний являются красная и красно-серая полевки и очагами инфекций для них следует считать фоновые местообитания, а вырубки – стерильными. Оценка связи между ростом численности и долей животных, зараженных эндопаразитами макроскопических размеров – плоскими и круглыми червями, показала, что этот фактор в районе исследований не играл роли регулятора межгодовой динамики.

При парной оценке высокие и достоверные коэффициенты связи получены между общей численностью и встречаемостью больных полевок всех четырех видов (II), а также между суммарной численностью полевок и долей больных животных только в этой группе (III) (табл. 2). Как и ожидалось, для полевок на вырубках различного возраста наблюдается незначительная или отрицательная связь с плотностью их на-



Динамика общей численности мелких млекопитающих (особей/100 л.-сут) и встречаемости (%) зверьков с увеличенной селезенкой в фоновых местообитаниях (диаграммы 1, 2) и на разновозрастных вырубках (диаграммы 3–8) за 2007–2014 гг.

селения. Это дает еще большее основание полагать, что инфекционный фактор численности в зоне вырубок специфичен в первую очередь для всех растительных полевков.

В отличие от полевков в группе насекомоядных наблюдается устойчивая положительная связь между численностью и больными зверьками на вырубках и в фоновых местообитаниях, а их динамика синхронизирована в соответствии с правилами развития эпизоотий.

Таким образом, получен оригинальный материал, позволяющий выделить группу мелких млекопитающих (полевков) со специфической

реакцией на инфекционное заражение в условиях вырубков. Механизмы такой реакции не известны и требуют дальнейшего изучения. По сукцессионной характеристике население мелких млекопитающих вырубков в стадии жердняка приближается к таковому фоновых насаждений (Шишкин и др., 2014). В последние 4 года в сомкнутом молодняке (ПП6) и листовном жердняке (ПП7) уже наблюдается синхронность численности и встречаемости спленомегалии, что служит дополнительным показателем «зрелости» насаждения и окончания прохождения восстановительных стадий вторичных сукцессий.

Таблица 2. Коэффициенты связи между численностью и долей больных мелких млекопитающих. Номера соответствуют табл. 1.

№ ПП	I		II		III		IV		V	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
1	0.527	0.018	0.503	0.204	0.452	0.260	0.548	0.158	0.755	0.030
2	0.922	0.001	0.309	0.456	0.067	0.875	0.210	0.616	0.565	0.145
3	-0.657	0.156	-0.912	0.011	-0.912	0.011	0.116	0.827	0.203	0.699
4	0.428	0.289	0.333	0.420	0.283	0.570	-0.071	0.866	0.115	0.786
5	-0.682	0.062	-0.826	0.011	-0.754	0.031	0.634	0.091	0.859	0.006
6	-0.431	0.286	-0.229	0.586	-0.387	0.342	0.659	0.076	0.638	0.089
7	-0.446	0.268	-0.723	0.042	-0.850	0.007	0.555	0.153	0.625	0.100
8	-0.929	0.002	-0.810	0.027	-0.773	0.058	0.218	0.638	0.600	0.116

Примечание. I – общая численность – общая встречаемость больных особей; II – общая численность – встречаемость больных полевок; III – численность полевок – встречаемость больных полевок; IV – общая численность – встречаемость больных бурозубок; V – численность бурозубок – встречаемость больных бурозубок. Жирным шрифтом выделены достоверные коэффициенты (*r*) для принятого уровня значимости (*P*).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Интенсивность зараженности инфекционными заболеваниями является действенным фактором регуляции численности мелких млекопитающих. Как и ожидалось, в наибольшей степени заражению подвержены массовые виды – основной состав населения. Рост численности и увеличение доли зараженных животных в естественных популяциях оказались взаимосвязанными. Синхронность роста обоих показателей дает основание предположить, что фоновые местообитания являются природным очагом заражения полевок и нормальным признаком функционирования. В результате рубки древостоев и формирования травянистой вырубki, а затем молодняков и жердняков происходит сдвиг синхронности плотности населения и распространения инфекционных материалов, в связи с чем заражение животных на вырубках происходит с запаздыванием на один год. Показатели связи при этом характеризуются значимыми отрицательными коэффициентами. Можно предположить, что нарушается механизм сохранения и распространения инфекции. Основное различие вырубki и насаждения – отсутствие на первой лесной подстилки, которая, очевидно, и выполняет основную роль в динамике заболеваний. Эффект запаздывания регулирующих численность факторов – известное явление, в основном связанное непосредственно с объектом заражения и проявляющееся на вырубках.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бенесон И. Е. Плотностнозависимая регуляция и колебания численности полевок // Математи-

ческие методы в медицине и биологии. Свердловск, 1984. С. 121–123.

Башенина Н. В. Значение теории стресса для понимания механизмов динамики численности мелких грызунов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1963. Т. 68. № 6. С. 5–13.

Бернштейн А. Д., Апекина Н. С., Копылова Л. Ф., Мясников Ю. А., Гавриловская И. Н. Сравнительная эколого-эпизоотологическая характеристика лесных полевок (*Clethrionomys*) Среднего Предуралья // Зоол. журн. 1987. Т. 66. № 9. С. 1397–1407.

Добринский Л. Н., Добринский Н. Л., Кряжмский Ф. В., Малафеев Ю. М. Экспериментальное изучение влияния кормовых ресурсов на динамику населения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Schreber, 1780) // Экология. 1994. № 3. С. 50–59.

Евсиков В. И., Мошкин М. П., Герлинская Л. А. Популяционная экология водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в Западной Сибири. Стресс и воспроизводство в популяционном цикле // Сиб. экол. журн. 1999. № 1. С. 78–88.

Екимов Е. В., Борисов А. Н., Шишикин А. С. Диапазон варибельности и «границы нормы» относительной массы селезенки мелких млекопитающих из природных популяций // Экология. 2012. № 3. С. 229–235.

Екимов Е. В., Шишикин А. С., Борисов А. Н. О причинах массовой спленомегалии в природных популяциях полевок // Экология. 2015. № 2. С. 149–155.

Жигальский О. А. Зональные и биотопические особенности влияния эндо- и экзогенных факторов на население рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Shreber, 1780) // Экология. 1994. № 3. С. 50–59.

- Жигальский О. А., Бернштейн А. Д. Оценка влияния внутрипопуляционных и внешних факторов на динамику рыжей полевки // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51. № 4. С. 469–475.
- Захаров В. М., Шефтель Б. И., Дмитриев С. Г. Изменение климата и популяционная динамика: возможные последствия (на примере мелких млекопитающих в Центральной Сибири) // Успехи совр. биол. 2011. Т. 131. № 5. С. 435–439.
- Краснощеков Г. П. Гипотеза эндокринной регуляции численности популяции // Материалы по экологии мелких млекопитающих Субарктики. Новосибирск, 1975. С. 34–52.
- Кривошеев В. Г. Факторы регуляции численности мышевидных грызунов и хищных млекопитающих тайги Колымской низменности // Экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири. М., 1980. С. 61–81.
- Лидикер В. Популяционная регуляция у млекопитающих: эволюция взгляда // Сиб. экол. журн. 1999. № 1. С. 5–15.
- Оленев Г. В., Пасичник Н. М. Экологический анализ феномена гипертрофии селезенки с учетом типов онтогенеза цикломорфных грызунов // Экология. 2003. № 3. С. 208–219.
- Шилов И. А. Популяционный гомеостаз у животных // Бюл. МОИП. Сер. биол. 1982. Т. 87. № 4. С. 23–32.
- Шишкин А. С., Екимов Е. В., Орешков Д. Н., Углова Е. С. Население мелких млекопитающих на вырубках темнохвойных лесов Енисейского края // Лесоведение. 2014. № 6. С. 56–61.
- Batzli G. O. Dynamics of small mammal populations: a review // Wildlife 2001: Populations / D. R. McCullough and R. H. Barrett (Eds.). London: Elsevier Appl. Sci. U.K., 1992. P. 831–850.
- Erlinge S., Goransson G., Hogstedt G., Jansson G., Liberg O., Loman J., Nilsson I. N., von Schantz T., Sylven M. Can vertebrate predators regulate their prey? // Amer. Natur. 1984. V. 123. N. 1. P. 125–133.
- Geller M. D., Christian J. J. Population dynamics, adrenocortical function, and pathology in *Microtus pennsylvanicus* // J. Mammal. 1982. V. 63. N. 1. P. 85–95.
- Hansson L. Food as a limiting factor for small rodent numbers: test of two hypotheses // Oecologia. 1979. V. 37. N. 3. P. 297–314.
- Hestbeck J. B. Multiple regulation states in population of small mammals: a statetransition model // Amer. Natur. 1987. V. 129. P. 520–532.
- Jarwinen A. Microtine cycles and plants production: what is cause and effect? // Ibis. 1987. V. 49. N. 3. P. 352–358.
- Klemola T., Koivula M., Korpimäki E., Norrdahl K. Prédation and food drive population cycles of voles: experiments in large enclosures // 3 Wold European Congress of Mammalogy: Progr. & Abstr. Jyväskylä, 1999. P. 142.
- Myllymäki A. Social mechanisms in the population control of Microtine rodents // Ecol. Bull. 1975. N. 19. P. 241–254.
- Schweiger S., Boutin S. The effects of winter food addition on the population dynamics of *Clethrionomys rutilus* // Can. J. Zool. 1995. V. 73. P. 419–426.
- Tamarin R. H., Sheridan M. Behavior-genetic mechanisms of population regulation in microtine rodents // Amer. Zool. 1987. V. 27. P. 921–927.
- Tast J., Kalela O. Comparison between rodent cycles and plant production in Finnish Lapland // Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. AIV. Biol. 1971. V. 186. P. 1–14.

THE RELATIONSHIP BETWEEN TRANSMISSION OF INFECTIOUS DISEASES AND SMALL MAMMAL POPULATION DYNAMICS IN NATURAL POPULATIONS OF THE YENISEI RIDGE

E. V. Ekimov, A. N. Borisov, A. S. Shishikin

Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch – Solitary Unit V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation

E-mail: sibowl@rambler.ru, borisov@ksc.krasn.ru, shishikin@ksc.krasn.ru

Interrelations between the dynamics of populations of small mammals and percent of the infected animals was investigated in selections from local populations in harvest areas of the coniferous forests of the Yenisei ridge. Previously, it was found that for normal spleen its index does not exceed 5 ‰. Therefore, it was considered infected individuals who have discovered exceeding this threshold. It was assumed that infectious and invasion diseases in the district of collection of materials is a basic factor, regulative a numbers. It was found that the greatest degree of contamination of infectious diseases is typical for many species groups of the forest (*Myodes*) and gray (*Microtus*) voles, lesser in shrews of the genus *Sorex*. These two groups showed a strong, statistically significant relationship between the dynamic of number and variation of percent of the infected animals. It is educed that the fluctuations in the number and proportion of infected voles synchronized in dark coniferous forests. On the cutting areas of different age, they take place asynchronously and with a delay as compared to base-line biotopes. Synchronization of increase of number of small mammals with morbidity is explained by the increase of frequency of contacts, both between animals at all and animals infected by materials – excrements, food bits and pieces, external parasites. The asynchronicity of dynamic of number and infection for harvest areas is explained in that the process of distribution of infections in harvest areas takes place after increases in animals number and subsequent migrations of patients of animals and moving through cutting areas. This means that the base-line forests are a source distribution of zoonotic infections in the populations of small mammals. For shrews the increase of part of the infected animals took place synchronously with dynamic of number in this group in all types of biotopes. On that basis, supposition about specificity of factor, defiant the increase of spleen for shrews is done.

Keywords: *small mammals, population dynamics, regulation, splenomegaly, infectious and invasive diseases.*

How to cite: *Ekimov E. V., Borisov A. N., Shishikin A. S.* The relationship between transmission of infectious diseases and small mammal population dynamics in natural populations of the Yenisei ridge // *Sibirskij Lesnoj Zurnal* (Siberian Journal of Forest Science). 2017. N. 3: 40–46 (in Russian with English abstract).