



На правах рукописи

Ямборко Алексей Владимирович

**ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ
ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК (род *CLETHRIONOMYS*)
СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ**

03.02.08 – экология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Владивосток – 2015

Работа выполнена в лаборатории экологии млекопитающих Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук

Научный руководитель: доктор биологических наук
Докучаев Николай Евгеньевич

Официальные оппоненты: **Сафронов Валерий Михайлович**,
доктор биологических наук, ФГБУН Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, главный научный сотрудник лаборатории зоологических исследований

Антонов Александр Леонидович,
кандидат биологических наук, ФГБУН Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, ведущий научный сотрудник лаборатории экологии животных

Ведущая организация: ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва

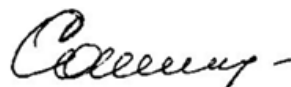
Защита состоится «26» февраля 2016 г. в 10 часов на заседании диссертационного совета Д 005.003.03 на базе Федерального государственного бюджетного учреждения науки Биолого-почвенный институт ДВО РАН по адресу: 690022, г. Владивосток, пр-т 100-летия Владивостока, 159.

Факс: 8 (423) 231-01-93; e-mail: info@biosoil.ru

С диссертацией можно ознакомиться в Центральной научной библиотеке ДВО РАН и на официальном сайте института – <http://www.biosoil.ru>

Автореферат разослан «____» декабря 2015 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Е. М. Саенко

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Лесные полевки рода *Clethrionomys* (Tilesius, 1850) (= *Myodes*) представляют большой интерес для популяционно-экологических исследований в связи с их широким распространением и многочисленностью в таежной зоне Голарктики. Актуальность исследования определяется их большим хозяйственным значением и важной ролью в природных экосистемах. В Северо-Восточной Азии (далее СВА) обитают два вида рода с симпатричными ареалами – красная (*Clethrionomys rutilus* (Pallas, 1779)) и красно-серая (*Cl. rufocanus* (Sundevall, 1846)) полевки.

Многие стороны экологии красной и красно-серой полевок СВА освещены в сводках по млекопитающим региона (Юдин и др., 1976; Чернявский, 1984; Костенко, 2000; Чернявский, Лазуткин, 2004). Однако указанные труды по большей части основаны на материалах, собранных либо при проведении краткосрочных рекогносцировочных исследований, либо полученных из небольшого числа пунктов, что не позволяет экстраполировать имеющиеся результаты на всю территорию региона. Учитывая существование географической и многолетней изменчивости популяционных характеристик у мелких млекопитающих, можно заключить, что в настоящее время остаются неосвещенными некоторые стороны экологии лесных полевок, как в градиенте природных условий, так и с учетом существования у последних ярко выраженной многолетней популяционной динамики.

Причины колебаний численности животных и феномен популяционных циклов, в частности у грызунов, остаются центральными вопросами современной экологии. Исследования популяционной динамики лесных полевок СВА, охватывающие более одного популяционного цикла, проводились только в южной части региона (Чернявский, Лазуткин, 2004). Данные по многолетней динамике численности и изменчивости популяционно-демографических показателей у лесных полевок в других районах СВА, в частности в бассейне Верхней Колымы, отсутствуют, что ставит проведение таких исследований в разряд актуальных.

Цель исследования: выявить сезонные и многолетние временные тренды основных популяционных показателей красной и красно-серой полевок на территории СВА и оценить их зависимость от локальных экологических факторов.

Задачи исследования:

1. Определить особенности биотопического распределения и питания двух видов лесных полевок в регионе.

2. Исследовать сезонную, возрастную, половую и географическую изменчивость репродуктивных и популяционно-демографических показателей у красной и красно-серой полевков в СВА.

3. Провести анализ многолетней динамики численности двух видов лесных полевков в бассейне Верхней Колымы (р. Буюнда) и оценить степень изменчивости сопутствующих ей популяционно-демографических показателей.

4. Оценить роль кормового, погодно-климатических и иных внешних факторов в регуляции численности каждого вида полевков.

Научная новизна. Впервые проведено сравнение основных репродуктивных параметров и демографической структуры популяций красной и красно-серой полевков в градиенте природно-климатических условий СВА, выполненное на основе многолетних данных, что позволило избежать погрешностей, связанных с межгодовой и сезонной изменчивостью популяционных характеристик. Предложен новый способ сравнения продолжительности периода размножения у лесных полевков, основанный на популяционном подходе и анализе комплекса репродуктивных показателей. Показано, что популяции двух видов лесных полевков в бассейне р. Буюнда (Верхняя Колыма) демонстрируют 3-летние циклы численности с высокой степенью сезонной и межгодовой синхронии как показателей относительного обилия, так и других демографических показателей.

Теоретическое и практическое значение. Красная и красно-серая полевки как наиболее многочисленные виды микромаммалий в таежной зоне СВА составляют основу кормовой базы ценных пушных зверей, главным образом лисицы и соболя. В процессе исследования выявлены популяционно-демографические показатели, изменение которых сопутствует циклам численности лесных полевков, что может быть использовано при составлении краткосрочных прогнозов обилия этих видов. Лесные полевки могут быть использованы как виды индикаторы при мониторинге природных экосистем. Описанные популяционные характеристики могут применяться в качестве фоновых показателей для оценки экологических рисков при осуществлении горнодобывающих работ в регионе. Результаты проведенного исследования могут использоваться при разработке учебных программ по экологии.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Ведущими факторами, определяющими биотопическое распределение двух видов лесных полевков в СВА, являются особенности их питания.

2. Низкая численность лесных полевков в районах с более суровыми климатическими условиями обусловлена снижением репродуктивного потенциала в этих популяциях.

3. В формировании популяционных циклов у лесных полевок СВА участвуют внутривидовые механизмы, регулирующая роль которых проявляется в изменении интенсивности размножения и показателях смертности и определяется уровнем численности животных.

Личный вклад автора. Сбор материала в бассейне Верхней Колымы (р. Буянда) (2001-2010 гг.) и его камеральная обработка проводились при непосредственном участии автора. Систематизация материалов, хранящихся в лаборатории экологии млекопитающих (карточки вскрытия зверьков), создание на их основе электронной базы данных, а также дальнейший анализ и обобщение полученных результатов проводились автором самостоятельно.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 19 работ, в том числе 3 в изданиях, рекомендованных ВАК РФ.

Степень достоверности полученных результатов, приведенных в диссертации, обеспечивается использованием популяционного подхода с применением метода полевых исследований и наблюдений, а также сравнительного эколого-географического метода. В основе работы лежат обширные многолетние материалы, собранные в семи пунктах СВА (около 20 тыс. экземпляров двух видов лесных полевок) и продолжительный временной ряд (10 лет), содержащий наблюдения за динамикой численности красной и красно-серой полевок в бассейне Верхней Колымы (р. Буянда). Выбор статистических методов (критериев) осуществлялся исходя из задач исследования и типа данных.

Апробация работы. Результаты исследования были представлены на XVI, XVII, XVIII Региональных конференциях аспирантов, соискателей и молодых ученых «Идеи, гипотезы, поиск...» (Магадан, 2009-2011), II, III, IV Межрегиональных конференциях молодых ученых «Научная молодежь – Северо-Востоку России» (Магадан, 2008, 2010, 2012), Дальневосточных региональных конференциях, посвященных памяти А.П. Васьковского и в честь его 95- и 100-летия (Магадан, 2006, 2011), Всероссийских научных конференциях «Чтения памяти академика К.В. Симакова» (Магадан, 2007, 2009), Всероссийской конференции молодых ученых «Экология: теория и практика» (Екатеринбург, 2013).

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 4 глав, выводов и списка литературы. Работа изложена на 202 страницах, содержит 42 таблицы, 25 рисунков. Список литературы включает 505 работ, в том числе 158 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность научному руководителю д.б.н. Н.Е. Докучаеву за неоценимую помощь и поддержку на всех этапах

исследования. Полевые и камеральные работы были проведены при непосредственном участии и под руководством к.б.н. А.Н. Лазуткина, которому автор выражает особую благодарность. Искренне признателен коллегам к.б.н. Е.Г. Владимировой, к.б.н. Е.А. Дубинину и С.В. Киселеву за ценные советы и критические замечания при подготовке рукописи.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ № 07-04-00069, № 08-04-10013к, № 09-04-10015к, № 09-04-00035-а, № 12-04-00018а, № 14-04-10048к и ДВО РАН № 2007-2008-Р1-Гр0-СО6.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В основу работы положены материалы, собранные при участии автора в среднем течении р. Буюнда (бассейн Верхней Колымы) в 2001-2010 гг. Учеты относительной численности зверьков производились методом безвозвратного изъятия: 50 или 25 ловушек Геро (давилок) с приманкой выставлялись в линию с дистанцией между ними в 5 метров (Кучерук, 1962). Учеты проводились в бесснежное время (июнь-сентябрь). В работе использованы данные относительной численности, усредненной по основным биотопам, в которых проводился отлов. Суммарно в бассейне р. Буюнда было отработано около 31500 давилко-суток. Кроме давилок, применялись ловчие конуса без заборчиков, наполовину заполненные водой. За указанный период отработано 12555 конусо-суток.

С целью анализа демографической структуры и выявления особенностей размножения в локальных популяциях лесных полевок из других пунктов региона, привлекались данные карточек вскрытия, хранящиеся в лаборатории экологии млекопитающих ИБПС ДВО РАН. Эти материалы были собраны в разное время сотрудниками лаборатории в шести пунктах СВА, которые трансектой пересекают регион от побережья Охотского моря (Снежная Долина и Челомджа), через бассейны р. Колыма (Кулу, Буюнда и Омолон) и р. Анадырь (Анадырь) до побережья Чаунской губы Восточно-Сибирского моря (Чаун) (рис. 1; таблица).

Видовая принадлежность лесных полевок устанавливалась по окраске меха и строению 3-го верхнего коренного зуба (Павлинов, 2002). Отловленных зверьков вскрывали по общепринятой методике (Новиков, 1953). У них определяли возраст и генеративное состояние. Возраст лесных полевок устанавливали по развитию корней зубов, состоянию генеративной системы и наличию вилочковой железы (Кошкина, 1955; Тупикова, 1964; Тупикова и др., 1970). Сроки начала и окончания размножения

рассчитывались, исходя из возраста эмбрионов у беременных самок, определяемого по методу Н.В. Тупиковой и И.М. Медведевой (1956). Самки считались половозрелыми или размножающимися при наличии признаков эструса, беременности и послеродовых пятен; самцы – по степени развития семенников: половозрелыми считали особей со средней массой одного семенника более 100 мг, в сомнительных случаях - при наличии в мазках из семенных придатков зрелых сперматозоидов. Смертность лесных полевок оценивали косвенным путем: отношением июньской численности перезимовавших полевок к численности сеголеток в сентябре минувшего года, выраженным в процентах. Оценка относительной продуктивности зимовавших самок и самок-сеголеток производилась путем подсчета нормально развитых эмбрионов и плацентарных пятен у всех размножающихся самок и выражалась для соответствующей возрастной группы в процентах. При анализе демографической структуры популяции использовались данные по зверькам, добытым в давилки.

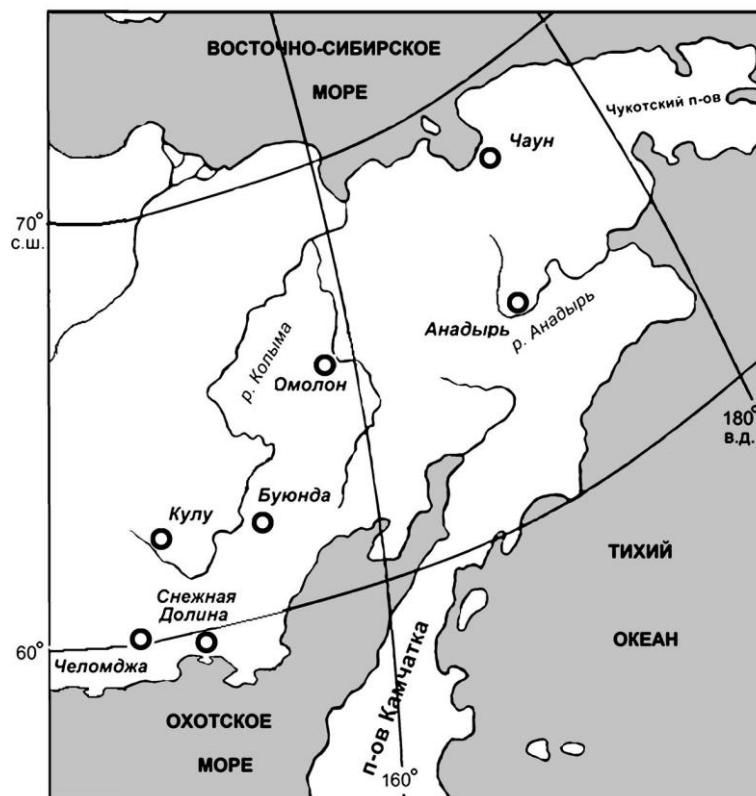


Рис. 1. Пункты исследований лесных полевок в Северо-Восточной Азии

Для изучения питания лесных полевок анализировали содержимое желудков зверьков. Химус фиксировался на предметных стеклах с помощью раствора желатина в глицерине. Материал разбирался под микроскопом с использованием эталонов кормов, которые были получены в результате перетирания в ступке частей растений, предположительно являющихся кормом. Дополнительно использовали препараты химуса от полевок, содержащихся в неволе и употреблявших определенный вид

корма в течение суток (Смирнов, 1971). При анализе учитывали частоту встречаемости определенного корма в желудках, выражаемую в процентах. Урожайность основных видов кормов (ягод, семян и грибов) оценивалась глазомерно по шкале В.Г. Каппера (1930). При анализе биотопической приуроченности лесных полевков рассчитывался коэффициент верности биотопу (Ердаков и др., 1978).

**Объем материала и координаты пунктов исследований лесных полевков
в Северо-Восточной Азии**

<i>Пункт</i>	<i>Географические координаты</i>	<i>Годы учетов</i>	<i>Объем материала, экземпляров</i>	<i>Источник данных</i>
Снежная Долина	59°44' с.ш. 150°52' в.д.	1980-1987	1500 / 1600*	Курышев, 1985, 1987; Курышев, Курышева, 1988
Челомджа	60°17' с.ш. 147°37' в.д.	1980-1990	3204 / 2659	Лазуткин, 1997; карточки вскрытия
Кулу	61°47' с.ш. 146°00' в.д.	1981-1985	394 / 119	Кривошеев, Гутин, 1985; карточки вскрытия
Буюнда	62°26' с.ш. 153°20' в.д.	2001-2010	3481 / 2291	Наши данные
Омолон	66°05' с.ш. 159°10' в.д.	1972-1976	2688 / 279	Чернявский, Короленко, 1979; Лазуткин, 1981; Чернявский, Лазуткин, 2004; карточки вскрытия
Анадырь	64° 55' с.ш. 168°34' в.д.	1986-1990	565 / 329	Кривошеев, Проскурина, 1987; Кривошеев, Кривошеева, 1988, 1993; Кривошеева и др., 1989; Кривошеева, 1990, 1991; карточки вскрытия
Чаун	68°46' с.ш. 170°46' в.д.	1969 - 1980	432 / -	Юдин и др., 1976; Кривошеев и др., 1980; Кривошеев, Цветкова, 1981; карточки вскрытия

Примечание: * - в числителе красная, в знаменателе - красно-серая полевка.

Данные о погодно-климатических условиях в бассейне р. Буюнда предоставлены А.Н. Лазуткиным. Синхронная регистрация температуры окружающего воздуха и под снегом велась непрерывно с октября по апрель. Высота снежного покрова получена по данным ближайшей метеостанции в пос. Сеймчан Магаданской области.

При статистической обработке данных использован пакет прикладных программ STATISTICA 10 (StatSoft, USA). Для определения наличия периодичности во временных рядах использовался спектральный анализ Фурье. В работе применялись свободные от типа распределения непараметрические методы. При сравнении относительных частот в двух группах использовалось угловое преобразование Фишера (φ), в трех и более группах проводился анализ таблиц сопряженности с использованием критерия Пирсона (χ^2). При сравнении независимых групп по количественному признаку, в случае с двумя группами: применяли критерий Манна-Уитни; тремя и

более - дисперсионный анализ Краскела-Уоллиса. О наличие связи между показателями судили по величине коэффициента корреляции Спирмена (r_{sp}). Различия считались достоверными при уровне статистической значимости не более 5% ($p < 0,05$).

Глава 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

В главе описываются особенности рельефа, климата и растительности пунктов исследования. Такие показатели, как средняя температура воздуха, годовая амплитуда температуры воздуха, сумма эффективных температур (свыше 10°C), продолжительность безморозного периода и годовая сумма осадков в пределах региона имеют выраженный градиент к снижению при продвижении на север и северо-восток региона. Более суровые климатические условия характерны и для горного района на Кулу (Справочник по климату..., 1966, 1968).

Глава 3. ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК

3.1. Распространение и численность

Судя по учетным данным, показатели относительной численности лесных полевок в рассматриваемых пунктах СВА различаются. Численность красной полевки наиболее высоких значений достигает в приохотских районах - на Снежной Долине (Курышев, Курышева, 1988) и Челомдже (Лазуткин, 1997), а также в бассейне Верхней Колымы – на Буюнде. Низкий уровень численности лесных полевок отмечен в горной местности с достаточно суровыми климатическими условиями – на Кулу (Кривошеев, Гутин, 1985). В трех пунктах Чукотки – на Омолоне (Чернявский, Короленко, 1979; Лазуткин, 1981), Анадыре (Кривошеев, Кривошеева, 1993) и Чауне (Юдин и др., 1976; Кривошеев и др., 1981) - численность вида значительно ниже, чем на юге Магаданской области.

Красно-серая полевка в приохотских районах является содоминантом красной полевки, хотя в отдельные годы может и превосходить ее в численности. В континентальных районах СВА обилие красно-серой полевки, как правило, невысоко. На Кулу, Омолоне и Анадыре (Чернявский, Лазуткин, 2004) этот вид встречается в незначительном количестве, а на Чауне эта полевка и вовсе редка (Юдин и др., 1976).

3.2. Биотопическое распределение

В условиях как долинных, так и горно-таежных ландшафтов красная полевка – типичный эвритоп. При этом из всех биотопов она предпочитает различные типы лиственничников – от пойменных высокоствольных до разреженных редколесий на

высоких террасах и горных склонах. В пойменных ивово-тополево-чозениевых лесах этот вид также может достигать высокой численности, занимая даже доминирующее положение (Лазуткин, 1997; Лазуткин и др., 2012). Заселяет красная полевка и горные местообитания, вплоть до гольцового пояса (Кривошеев, Гутин, 1985). В условиях Анадырского плоскогорья вид многочислен и в горных тундрах (Кривошеев, Кривошеева, 1993). Проникая в тундровую зону, красная полевка занимает интразональные местообитания, предпочитая кустарниковые заросли по берегам рек и ручьев. При сезонном повышении численности выселяется в типичную тундру (Юдин и др., 1976).

Красно-серая полевка в СВА, в сравнении с красной, более стенотопна. Среди предпочитаемых ею биотопов – ленточные пойменные ивово-тополево-чозениевые леса (часто с примесью лиственницы) в непосредственной близости от русел рек и ручьев (Лазуткин, 1997; Лазуткин и др., 2012). В годы высокой численности она заселяет различные типы лиственничников (как пойменные, так и горные). В Охотско-Колымском нагорье отмечена вплоть до подгольцовья (Кривошеев, Гутин, 1985). В Анадырском плоскогорье заселяет все высотные пояса, хотя по мере увеличения высоты численность вида снижается (Кривошеев, Кривошеева, 1993). Впрочем, даже в условиях горно-таежного ландшафта, красно-серая полевка тяготеет к пониженным увлажненным участкам.

3.3. Питание

Установлено, что красная и красно-серая полевки в СВА используют в пищу вегетативные части растений, ягоды, семена, мхи, грибы и лишайники. Красная полевка в большей мере потребляет семена, ягоды и лишайники, а красно-серая – преимущественно зеленоядна. В бассейне р. Буюнда хлорофиллсодержащие части растений встречались более чем в половине исследованных желудков красно-серой полевки, составляя при этом значительную часть их содержимого (рис. 2).



Рис. 2. Спектры питания лесных полевков в бассейне р. Буюнда (в среднем за вегетационный сезон): n - количество исследованных желудков

3.4. Размножение

Показано, что сроки начала размножения обоих видов лесных полевок в различных пунктах СВА варьируют в пределах одной-трех декад. Самые ранние для региона сроки начала размножения лесных полевок отмечены на Челомдже, Кулу, Буюнде и Омолоне (третья декада апреля – первая декада мая).

В более поздние сроки процесс репродукции начинается на Чукотке – на Анадыре и Чауне. Изменчивость сроков начала размножения лесных полевок в пределах региона косвенно подтверждается временем перехода молодых зверьков к самостоятельной жизни. Доля молодых полевок, по сравнению с перезимовавшими, в июньских уловах в различных пунктах заметно различается (рис. 7). Судя по материалам, такая ситуация складывается в связи с особенностями течения репродуктивного процесса, в частности, с более ранним его началом. Подтверждением тому можно считать рассчитанное процентное соотношение перезимовавших самок с первой и последующими беременностями в июне (рис. 3).

Во всех пунктах СВА зверьки заканчивают размножение в августе-сентябре. Межгодовые колебания сроков окончания репродукции колеблются в больших пределах, нежели ее начало, и составляют в различных пунктах от 10 до 54 дней. На Челомдже, Буюнде и Омолоне период размножения растягивается вплоть до второй декады сентября. На Кулу и Анадыре этот период несколько короче. В тундровой популяции красной полевки на Чауне размножение заканчивается в августе. Таким образом, общая длительность репродуктивного периода у лесных полевок в СВА в среднем составляет 4,5 месяца. В горной местности (Кулу), а также с продвижением на северо-восток (Анадырь) и особенно в Чаунской тундре (Чаун) период размножения укорачивается.

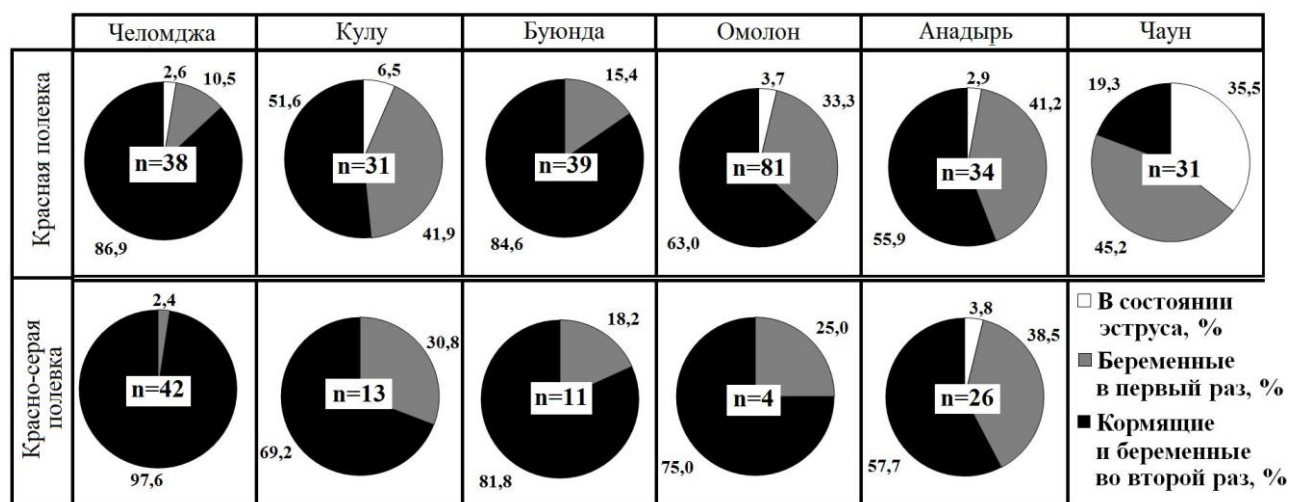


Рис. 3. Соотношение перезимовавших самок лесных полевок в состоянии эструса, с первой и последующими беременностями в июне в различных пунктах Северо-Восточной Азии: n – количество обследованных самок

В пределах СВА наблюдается снижение доли участвующих в размножении сеголеток лесных полевков при продвижении на север. Причем в большей мере это характерно для прибылых самцов (рис. 4).

На Челомдже зимовавшие самки лесных полевков, а нередко и самки-сеголетки, за репродуктивный период приносят по три выводка. В горном районе на Кулу число выводков, как у зимовавших самок, так и у прибылых, ограничивается в основном двумя. На Буюнде, Омолоне и Анадыре количество пометов у перезимовавших самок лесных полевков исчисляется тремя, а у молодых – двумя. На Чауне число беременностей как у перезимовавших, так и у молодых самок красной полевки в значительной мере лимитировано. За сезон размножения первые обычно приносят два помета; вторые – один помет, в редких случаях также два.

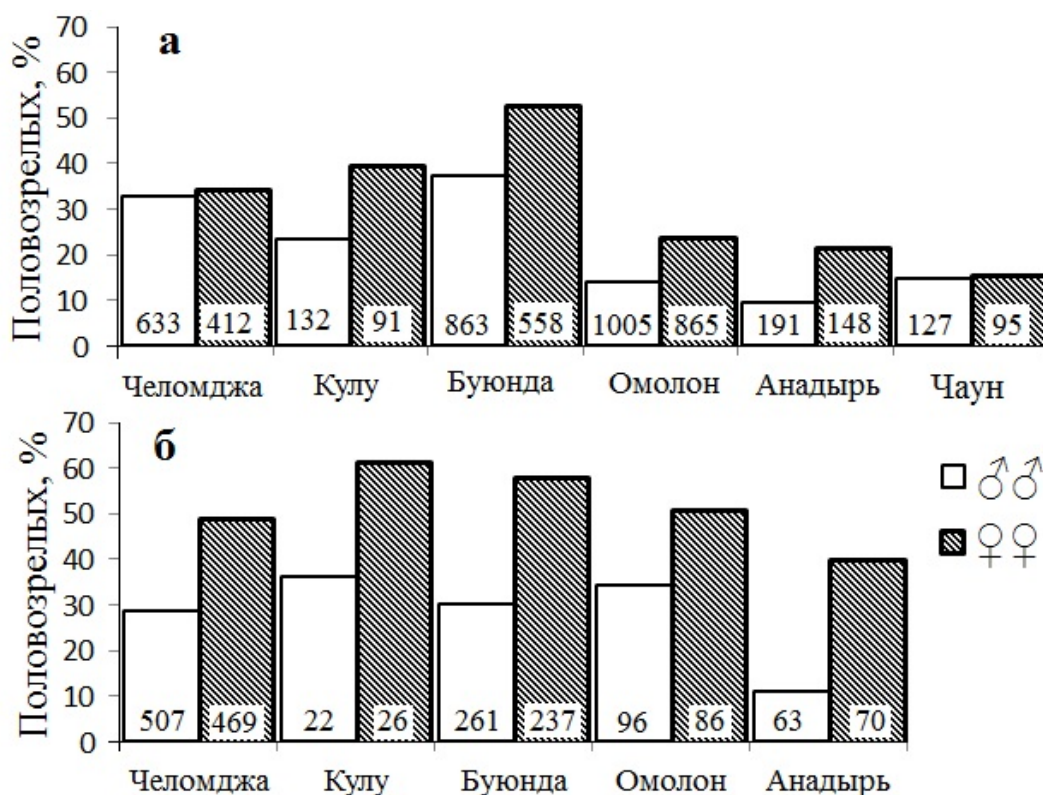


Рис. 4. Степень участия в размножении сеголеток красной (а) и красно-серой (б) полевков в различных пунктах Северо-Восточной Азии: в столбцах приведено количество обследованных сеголеток

Географические отличия плодовитости хорошо выражены у красной полевки, а установленная тенденция подчиняется «правилу Ренша»: рост величины выводка при продвижении в высокие широты (рис. 5). При сравнении выборок (критерий Краскела-Уоллиса) у красной полевки выявлены статистически значимые различия ($H(5, n=1933)=48,67; p<0,01$), а у красно-серой – тенденция к таковым ($H(4, n=1258)=8,37; p=0,0788$).

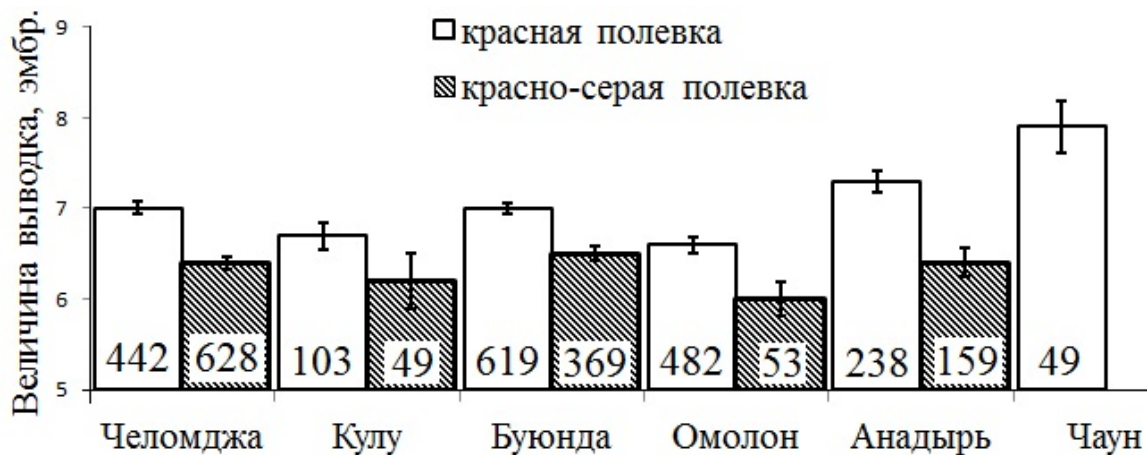


Рис. 5. Средняя плодовитость лесных полевок в различных пунктах Северо-Восточной Азии: в столбцах приведено количество исследованных выводков

При этом в рассматриваемых популяциях обнаружены статистически значимые различия в частоте встречаемости резорбирующихся эмбрионов, что подтверждается сравнением по критерию Пирсона: у красной ($\chi^2 = 10,32$; $df=5$; $p < 0,05$) и красно-серой ($\chi^2 = 23,9$; $df=4$; $p < 0,01$) полевок. Из представленных данных можно видеть, что смертность эмбрионов после имплантации у беременных самок существенно возрастает при продвижении на север и северо-восток региона (рис. 6).



Рис. 6. Показатели резорбции эмбрионов у беременных самок лесных полевок в различных пунктах Северо-Восточной Азии: над столбцами приведено количество эмбрионов у беременных самок

Полученные результаты показывают, что повышение интенсивности репродукции наблюдается только в отношении средней величины выводка, которая у красной полевки возрастает при продвижении на север и северо-восток региона. Тем не менее, максимальные различия средней величины выводка в разных популяциях не превышают значение в один эмбрион на самку, что в целом незначительно. Судя по остальным репродуктивным параметрам, у лесных полевок интенсификации раз-

множения не наблюдается. Более того, в ряде случаев отмечается обратная тенденция. В пунктах, с наиболее суровыми климатическими условиями наблюдается: сокращение периода размножения, сокращение количества выводков, задержка полового созревания сеголеток, повышение эмбриональной смертности.

3.5. Половозрастная структура

Выявлено, что скорость смены поколений и, как следствие, формирование возрастной структуры популяций в различных пунктах СВА имеет некоторые отличия, обусловленные сдвигом в них сроков начала размножения. Несмотря на различия в темпах смены поколений у красной и красно-серой полевков, во всех пунктах региона к осени население практически полностью обновляется (рис. 7).

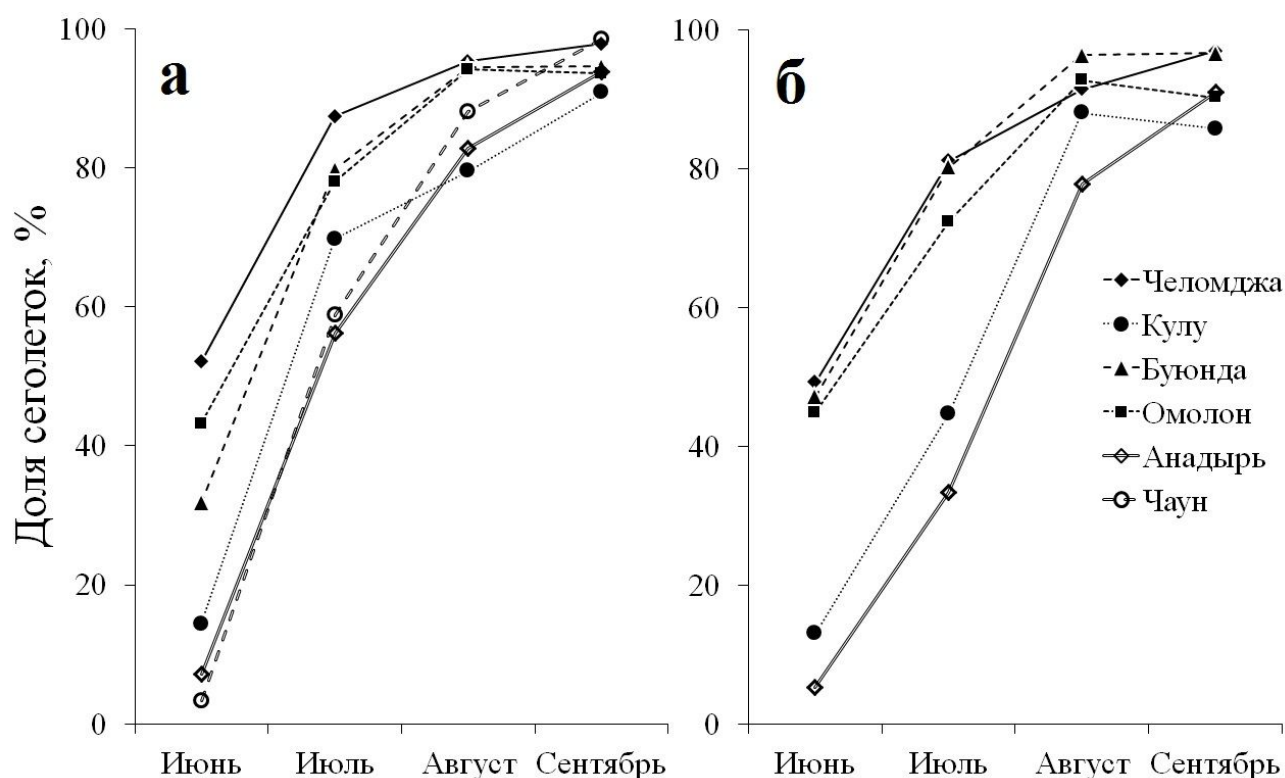


Рис. 7. Изменение возрастного состава населения у красной (а) и красно-серой (б) полевков по месяцам в различных пунктах Северо-Восточной Азии

Изменения в соотношении полов среди перезимовавших зверьков двух видов лесных полевков в СВА от начала репродуктивного сезона к его концу в целом протекают по следующему сценарию. Весной и в первой половине лета в населении среди старых зверьков преобладают самцы. В сентябре (а в некоторых пунктах уже в августе) наблюдается смещение диспропорции в сторону самок.

Половозрелые сеголетки лесных полевков, в связи с участием в размножении, по подвижности близки к когорте перезимовавших. В некоторой степени сходно в этих двух группах происходит и сезонная перестройка половой структуры. В этой репродуктивно-возрастной группе к концу лета всегда доминируют самки. В группе

неполовозрелых сеголеток в первой половине лета доля самцов невысока, но постепенно возрастает, что является отражением снижения интенсивности процесса полового созревания особей мужского пола. Однако этот рост происходит до определенного предела, а затем соотношение полов становится практически паритетным либо наблюдается некоторое снижение доли самцов.

Глава 4. ПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИНАМИКА

4.1. Динамика численности

Анализ публикаций и собственные материалы позволяют заключить, что лесные полевки в СВА демонстрируют 3–5-летние циклы (Чернявский, Лазуткин, 2004; Ямборко, 2010). Динамика численности красной и красно-серой полевок в бассейне р. Буюнда представлена на рис. 8.

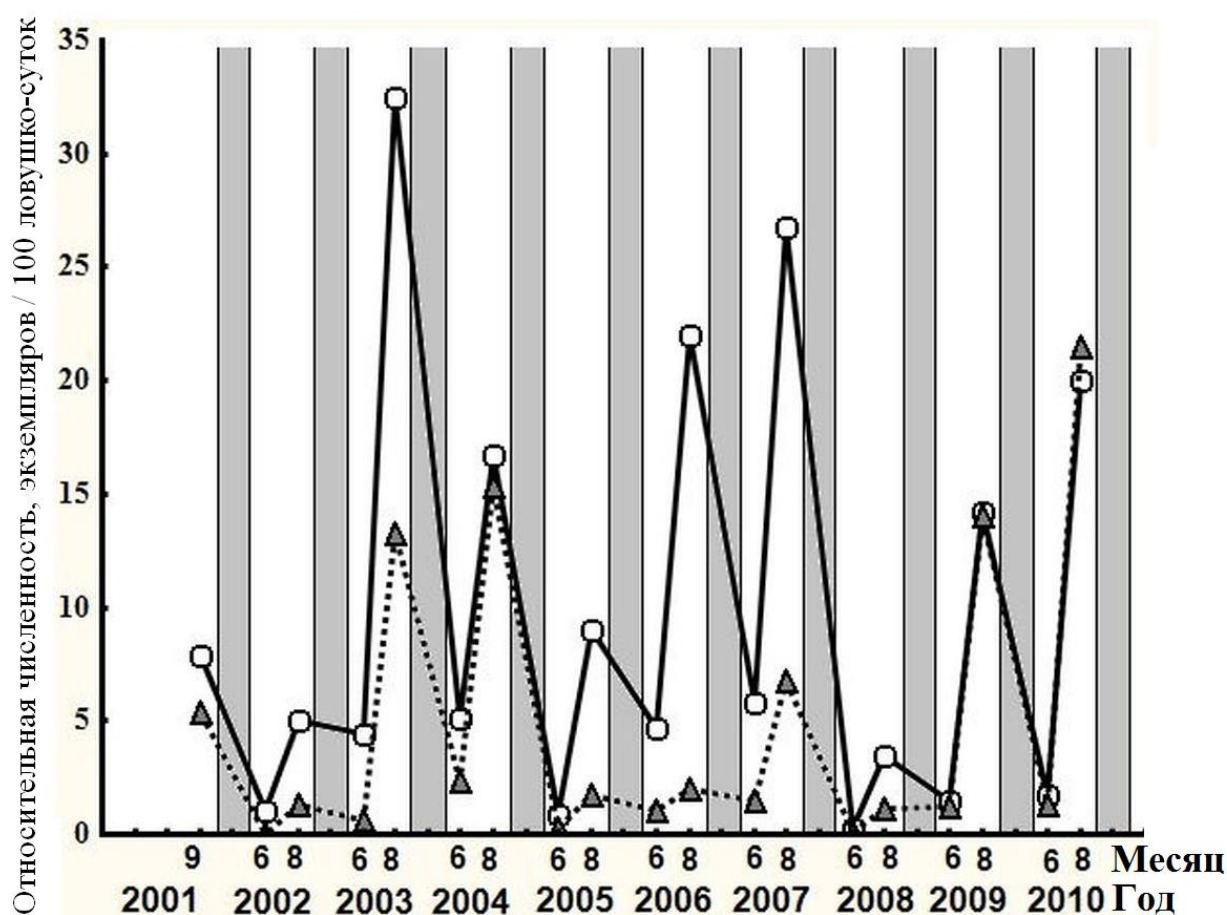


Рис. 8. Динамика численности лесных полевок в бассейне р. Буюнда: круги и сплошная линия – красная полевка, треугольники и пунктирная линия – красно-серая полевка.

Спектральный анализ временных рядов показал, что самые мощные гармонические составляющие у обоих видов лесных полевок приходятся на период в 3 года, т. е. изменения численности в этом пункте происходят с аналогичной периодичностью (рис. 9). Структура популяционных циклов двух видов лесных полевок складывается из сменяющих друг друга фаз «депрессии», «роста» и «пика» численности.

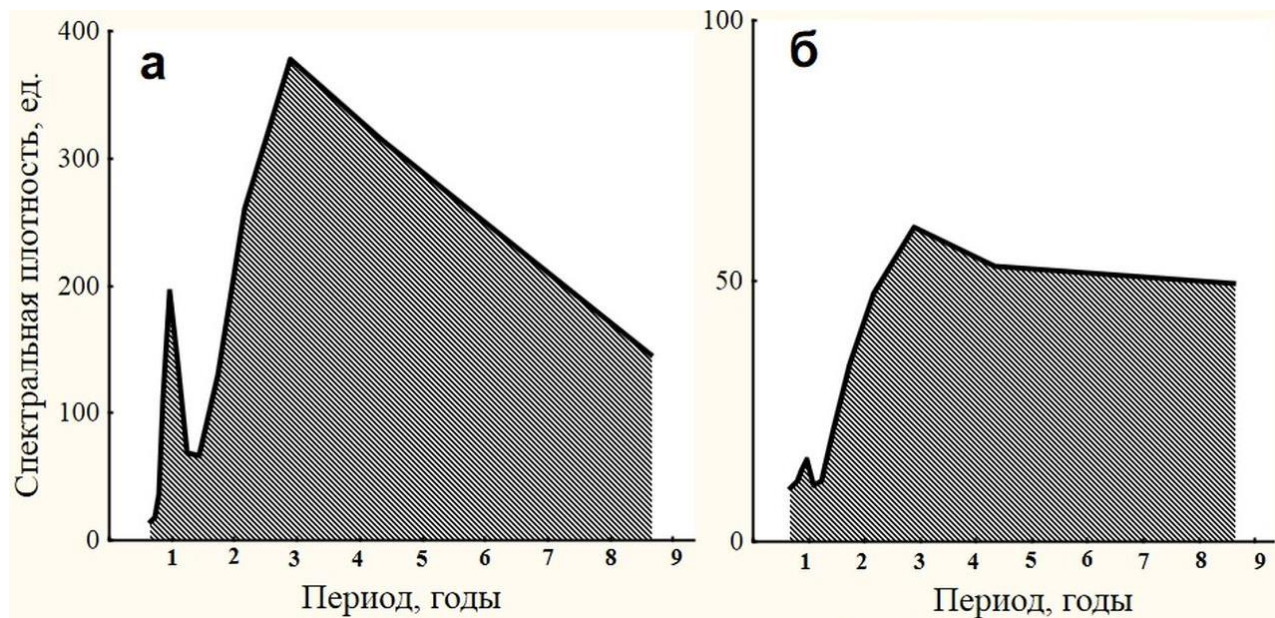


Рис. 9. Спектры мощности временных рядов численности красной (а) и красно-серой (б) полевки в бассейне р. Буюнда

4.2. Изменчивость демографических показателей

Установлено, что относительно синхронно с динамикой численности у обоих видов лесных полевки изменяются и другие демографические показатели (Чернявский и др., 2007; Лазуткин и др., 2012). В годы высокой численности сокращается продолжительность периода размножения (позднее начало и раннее окончание) и снижается доля участвующих в размножении сеголеток (рис. 10). Для самцов красной и красно-серой полевки коэффициенты корреляции составили соответственно: $r_{sp}=-0,87$; $n=9$; $p<0,05$ и $r_{sp}=-0,80$; $n=9$; $p<0,05$; для самок красно-серой полевки: $r_{sp}=-0,67$; $n=9$; $p<0,05$. Отрицательная, но недостоверная связь отмечена только в одном случае: между долей участвующих в размножении самок красной полевки и относительным обилием этого вида – $r_{sp}=-0,57$; $n=9$; $p>0,05$.

Статистически значимые различия средней величины выводка при межгодовом сравнении обнаружены лишь у перезимовавших самок красной полевки ($H(8, n=363)=21,46$; $p<0,05$). Однако, как у прибылых самок этого вида ($H(8, n=247)=13,87$; $p=0,0852$), так и у самок обеих возрастных групп красно-серой полевки тенденция к различиям присутствует ($H(8, n=170)=13,91$; $p=0,0842$ и $H(8, n=200)=15,35$; $p=0,0527$ соответственно).

Посредством корреляционного анализа установлена статистически значимая отрицательная связь между показателями плодовитости перезимовавших ($r_{sp}=-0,85$; $n=9$; $p<0,05$) и прибылых самок красной полевки ($r_{sp}=-0,80$; $n=9$; $p<0,05$), а также у самок-сеголеток красно-серой ($r_{sp}=-0,75$; $p<0,05$) с обилием зверьков в начале лета. При этом у перезимовавших самок красно-серой полевки, такая связь не обнаружена ($r_{sp}=-0,02$; $p>0,05$) (рис. 11).

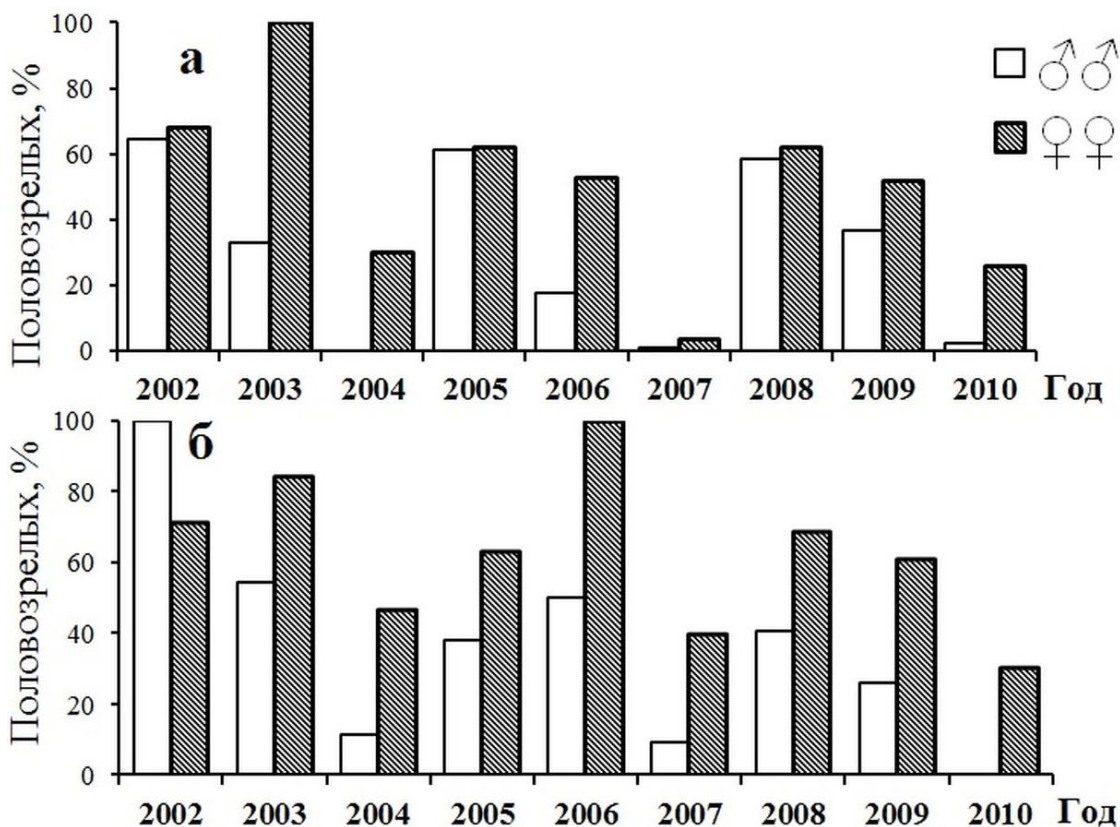


Рис. 10. Изменение доли участвующих в размножении сеголеток красной (а) и красно-серой (б) полевок в бассейне р. Бунда

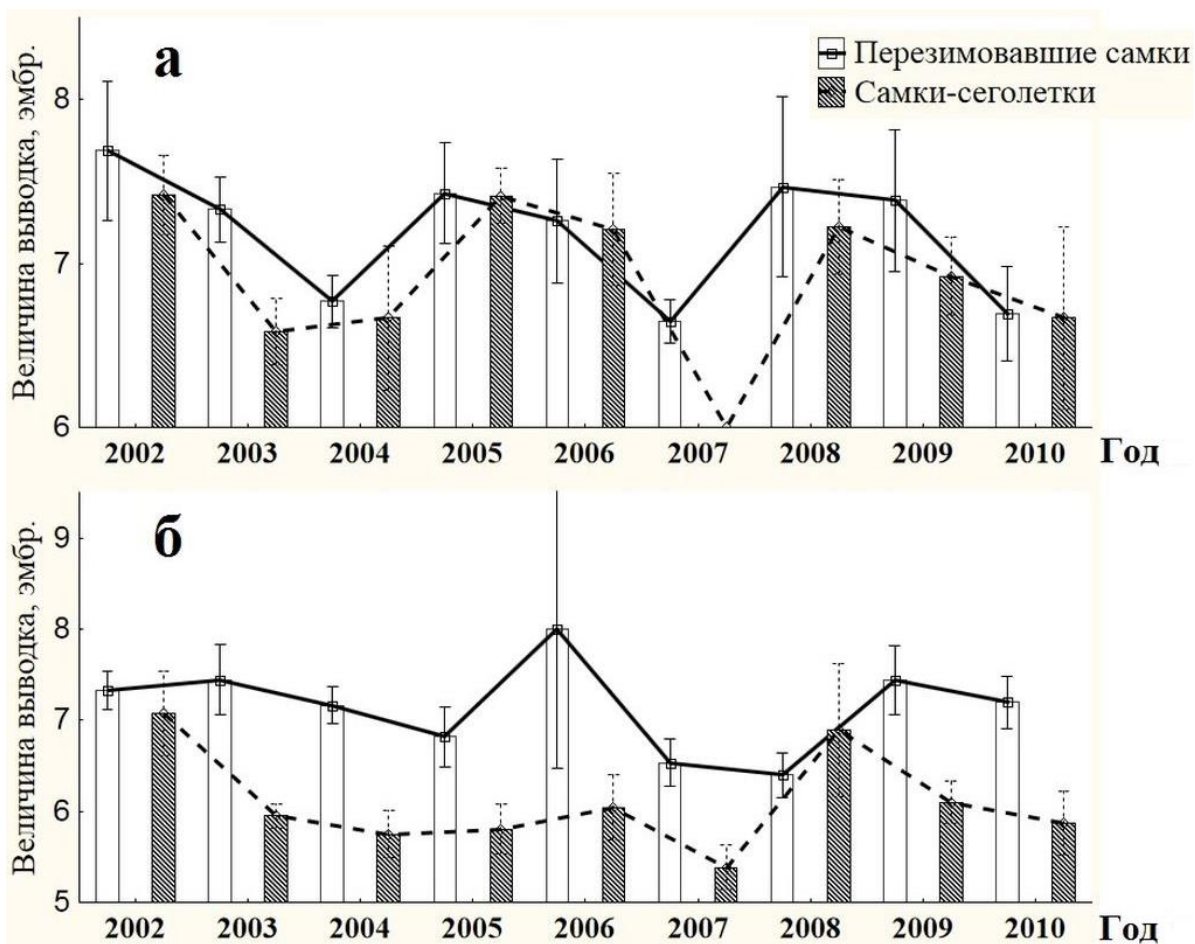


Рис. 11. Изменение средней величины выводка у самок красной (а) и красно-серой (б) полевок в бассейне р. Бунда

Регулирующей роли половой структуры в «торможении» репродукции лесных полевков не установлено. Доля участвующих в размножении самок-сеголеток в годы «пика» численности, напротив, возрастала (рис. 12). Судя по данным отловов зверьков в конусах, в годы повышенной численности миграционная активность красно-серой полевки возрастала, а красной – снижалась.

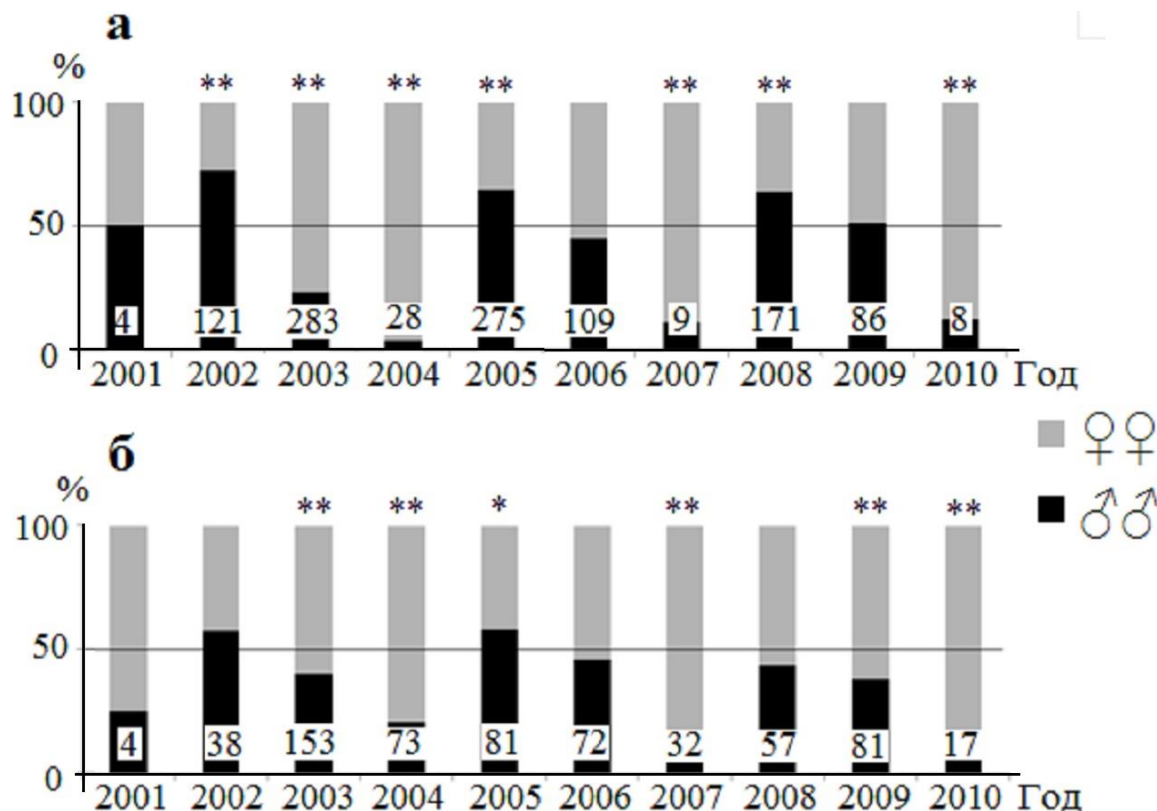


Рис. 12. Изменение соотношения полов у размножающихся сеголеток красной (а) и красно-серой (б) полевки в бассейне р. Буюнда: в столбцах приведены объемы выборок; звездочками обозначен уровень значимости ϕ -критерия : * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$

Общее снижение интенсивности размножения за счет «блокировки» репродукции у молодняка и снижения плодовитости отражается на величине вклада разных возрастных групп в прирост численности населения (рис. 13). В годы высокой численности основная продукция популяции производится перезимовавшими зверьками.

4.3. Роль внешних факторов в регуляции численности

Влияния урожайности наиболее важных кормов (ягоды и семена) на формирование популяционных циклов у лесных полевков в бассейне р. Буюнда не обнаружено. Погодно-климатические условия подснежного периода оказывали определенное воздействие на показатель смертности лесных полевков (Лазуткин и др., 2012). Низкие зимние температуры при малой высоте снежного покрова увеличивают зимнюю смертность полевков, хотя высокая смертность отмечалась и при относительно благоприятных усло-

виях подснежного существования зверьков. При этом максимальный уровень смертности всегда наблюдался после лет с высокой численностью и определенной демографической структурой населения.



Рис. 13. Зависимость доли потенциального потомства, приносимого самками сеголетками лесных полевок, от численности населения в начале репродуктивного сезона в бассейне р. Буюнда.

4.4. Синхронность изменений численности

Установлено, что в СВА два вида лесных полевок могут демонстрировать как синхронную, так и несопряженную во времени межгодовую динамику численности (Ямборко, 2010). У красной и красно-серой полевок в бассейне р. Буюнда в значительной мере коррелированными оказались показатели численности в начале лета ($r_{sp}=0,80$; $n=9$; $p<0,01$). Там же отмечены синхронные с лесными полевыми изменения численности землероек-бурозубок (Ямборко, Киселев, 2009).

ВЫВОДЫ

1. Красная полевка в регионе населяет весь спектр биотопов, однако в большей степени тяготеет к различным типам лиственничников, где численно доминирует. Красно-серая полевка более стенотопна и максимальной численности достигает в пойменных смешанных лесах, представленных в регионе интразональными фитоценозами ленточного типа.

2. Летними кормами лесных полевок в регионе являются зеленые части растений, ягоды вересковых кустарничков, семена, лишайники и грибы. Основу питания красной полевки составляют зелень, ягоды, семена и лишайники; красно-серая полевка, как и в других частях ареала, преимущественно зеленоядна. Отмеченная

биотопическая приуроченность лесных полевок в регионе во многом обусловлена особенностями их питания.

3. В пунктах с более суровыми климатическими условиями у лесных полевок наблюдается сокращение периода размножения, сокращение количества выводков, задержка полового созревания сеголеток, повышение частоты нарушений течения беременности (резорбция эмбрионов). При этом средняя величина выводка при продвижении на север и северо-восток региона у красной полевки, напротив, возрастает. Низкая численность лесных полевок в ряде пунктов региона обусловлена не только повышенной смертностью, но и ограничением репродуктивного потенциала зверьков.

4. Выявлено, что смена поколений у лесных полевок в пунктах, где отмечена невысокая интенсивность размножения, протекает более плавно, чем в местах с активной репродукцией. Между тем во всех пунктах к концу периода размножения население лесных полевок практически полностью обновляется.

5. Соотношение полов у перезимовавших зверьков и неполовозрелых сеголеток обоих видов лесных полевок в целом смещено в сторону самцов. В группе половозрелых сеголеток, напротив, преобладают самки. Анализ изменения половой структуры от начала репродуктивного периода к его концу показал, что доля самцов в населении в группе перезимовавших зверьков и сеголеток закономерно снижается. Отмеченная временная изменчивость половой структуры определяется протекающими в популяциях процессами размножения и смертности, вклад которых в трансформацию половой структуры различен в зависимости от возраста и репродуктивного состояния зверьков.

6. Динамика численности красной и красно-серой полевок в бассейне р. Буюнда демонстрирует 3-летние популяционные циклы. Обнаружена отрицательная связь между рядом репродуктивных показателей (сроки начала и окончания размножения, участие в репродукции сеголеток и величина выводка) и уровнем относительной численности лесных полевок. Проведенная оценка влияния внешних факторов (погода, корма и пр.) показала, что они не могут выступать в качестве причины циклических колебаний численности.

7. Популяции красной и красно-серой полевок в бассейне р. Буюнда показали высокую степень синхронии многолетней динамики численности, как показателей относительного обилия, так и других популяционно-демографических показателей.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных ВАК РФ:

1. **Чернявский, Ф.Б.** Динамика и демография популяций лесных полевок (р. *Clethrionomys*) в таежной зоне правобережья Колымы / Ф.Б. Чернявский, А.Н. Лазуткин, **А.В. Ямборко** // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2007. – № 2. – С. 107–111.
2. **Ямборко, А.В.** Значение трофического фактора в регуляции численности рыжих лесных полевок (р. *Clethrionomys*) в таежной зоне правобережья Колымы / **А.В. Ямборко** // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2008. – № 1. – С. 72–76.
3. **Лазуткин, А.Н.** Популяционная динамика лесных полевок (р. *Clethrionomys*) верховьев Колымы (р. Буюнда) / А.Н. Лазуткин, **А.В. Ямборко**, С.В. Киселев // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2012. – № 4. – С. 66–74.

Статьи, опубликованные в периодических изданиях:

4. **Ямборко, А.В.** О синхронности флуктуаций лесных полевок (*Clethrionomys*, Rodentia) и землероек-бурозубок (*Sorex*, Insectivora) / **А.В. Ямборко**, С.В. Киселев // Вестник СВГУ. – 2009. – Вып. 11. – С. 94–95.

Работы, опубликованные в материалах международных, всероссийских и региональных конференций:

5. **Докучаев, Н.Е.** Бурозубки (*Sorex*, Insectivora) Сеймчано-Буюндинской впадины / Н.Е. Докучаев, А.Н. Лазуткин, **А.В. Ямборко**, А.Ф. Чернявский // Геология, география и биологическое разнообразие Северо-Востока России: материалы Дальневост. регион. конф., посвящ. памяти А.П. Васьковского и в честь его 95-летия (Магадан, 28–30 ноября 2006 г.). – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2006. – С. 338–340.
6. **Лазуткин, А.Н.** Динамика численности лесных полевок и землероек Верхней Колымы / А.Н. Лазуткин, **А.В. Ямборко**, С.В. Киселев // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териолог. о-ва): материалы междунар. совещ. (Москва, 31 января – 2 февраля 2007 г.). – М.: Товарищество науч. изданий КМК, 2007. – С. 249.
7. **Ямборко, А.В.** Сравнение экологических ниш лесных полевок р. *Clethrionomys* в таежной зоне Верхней Колымы / **А.В. Ямборко**, А.Н. Лазуткин // Чтения памяти академика К.В. Симакова: тезисы докл. Всерос. науч. конф. (Магадан, 25–27 ноября 2007 г.). – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2007. – С. 193–194.
8. **Ямборко, А.В.** Различия в показателях численности лесных полевок (р. *Clethrionomys*) в зависимости от способа отлова / **А.В. Ямборко** // Научная молодежь

– Северо-Востоку России: сб. материалов II Межрегион. конф. молодых ученых (Магадан, 29–30 мая 2008 г.). – Магадан: СВКНИИ ДВО РАН, 2008. – С. 217–220.

9. **Ямборко, А.В.** Пространственная и трофическая дифференциация экологических ниш лесных полевок рода *Clethrionomys* в таежной зоне Магаданской области / **А.В. Ямборко**, А.Н. Лазуткин // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: материалы IX Междунар. науч. конф. посвящ. 100-летию с начала Камчатской экспедиции ИРГО, снаряженной на средства Ф.П. Рябушинского (П.–Камчатский, 25–26 ноября 2008 г.). – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2008. – С. 359–361.

10. **Ямборко, А.В.** Общий механизм регуляции численности популяций лесных полевок (*Clethrionomys*, Rodentia) и землероек-бурозубок (*Sorex*, Insectivora) / **А.В. Ямборко** // Фундаментальные и прикладные исследования в биологии: материалы I Междунар. науч. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых (Донецк, 23–26 февраля 2009 г.). – Т. 1. – Донецк, 2009. – С. 269–270.

11. **Ямборко, А.В.** Анализ динамики численности лесных полевок (р. *Clethrionomys*) в долине р. Буюнда (бассейн Верхней Колымы) / **А.В. Ямборко** // Идеи, гипотезы, поиск...: сб. ст. по материалам науч. конф. аспирантов, соискателей и молодых исследователей (Магадан, 14–15 апреля 2009 г.). – Вып. 16. – Магадан: Изд-во СВГУ, 2009. – С. 93–96.

12. **Ямборко, А.В.** Трофические связи лесных полевок (р. *Clethrionomys*) в верхнеколымской тайге / **А.В. Ямборко** // Чтения памяти академика К.В. Симакова: тезисы докл. Всерос. науч. конф. (Магадан, 25–27 ноября 2009 г.). – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2009. – С. 264–265.

13. **Ямборко, А.В.** Синхронность колебаний численности лесных полевок (*Clethrionomys*, Rodentia) на Северо-Востоке Азии / **А.В. Ямборко** // Научная молодежь – Северо-Востоку России: Материалы III Межрегион. конф. молодых ученых (Магадан, 27–28 мая 2010 г.). – Магадан: СВКНИИ ДВО РАН, 2010. – С. 164–168.

14. **Ямборко, А.В.** Циклы лесных полевок (р. *Clethrionomys*) на Северо-Востоке Азии: структура и периодичность / **А.В. Ямборко** // Идеи, гипотезы, поиск...: сб. ст. по материалам науч. конф. аспирантов, соискателей и молодых исследователей. – Вып. 17. – Магадан: Изд-во СВГУ, 2010. – С. 120–122.

15. **Ямборко, А.В.** К вопросу о трофических взаимоотношениях близкородственных видов на примере лесных полевок (р. *Clethrionomys*) / **А.В. Ямборко** // I Международные Беккеровские чтения: сб. науч. тр. по материалам конф. (Волгоград, 27–29 мая 2010 г.). – Ч. 2. – Волгоград: ВолГУ, 2010. – С. 349–350.

16. **Ямборко, А.В.** Изменения демографической структуры у лесных полевок в ходе популяционного цикла / **А.В. Ямборко** // Идеи, гипотезы, поиск ...: сб. ст. по материалам науч. конф. аспирантов, соискателей и молодых исследователей. – Вып. 18. – Магадан: Изд-во СВГУ, 2011. – С. 129–131.

17. **Ямборко, А.В.** Структура популяционных циклов лесных полевок (*Clethrionomys*) на Северо-Востоке Азии / **А.В. Ямборко** // Геология, география, биологическое разнообразие и ресурсы Северо-Востока России: материалы Дальневост. регион. конф., посвящ. памяти А.П. Васьковского и в честь его 100-летия (Магадан, 22–24 ноября 2011 г.). – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2011. – С. 176–177.

18. **Ямборко, А.В.** Биотопическое распределение лесных полевок (*Clethrionomys*) на Северо-Востоке Азии / **А.В. Ямборко** // Научная молодежь – Северо-Востоку России: материалы IV Межрегион. конф. молодых ученых (Магадан, 24–25 мая 2012 г.). – Магадан: СВКНИИ ДВО РАН, 2012. – С. 143–148.

19. **Ямборко, А.В.** Размножение лесных полевок (*Clethrionomys*) на Северо-Востоке Азии / **А.В. Ямборко** // Актуальные проблемы современной териологии: тезисы докл. (Новосибирск, 18–22 сентября 2012 г.). – Новосибирск: СибрегионИнфо, 2012. – С. 138.

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Ямборко Алексей Владимирович

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ
ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК (род *CLETHRIONOMYS*)
СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

Подписано в печать __.12.2015 г. Формат 60×84/16. Бум. Clover. Гарнитура Time Roman.
Печать офсетная. Усл. печ. л. ____. Уч.-изд. ____. Тираж 100. Заказ ____.
Сверстано и отпечатано в СВНЦ ДВО РАН: 685000, г. Магадан, ул. Портовая, 16. Тел. 63-08-02.