

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОБЛЕМ СЕВЕРА
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи



ЯМБОРКО Алексей Владимирович

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

Специальность 03.02.08 – экология

**Диссертация
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

Научный руководитель:
доктор биологических наук
Н.Е. Докучаев

Магадан – 2015

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
Глава 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	6
Глава 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ.....	10
Глава 3. ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК.....	16
3.1. Распространение и численность.....	16
3.2. Биотопическое распределение.....	17
3.3. Питание.....	25
3.4. Размножение.....	38
3.5. Половозрастная структура.....	80
Глава 4. ПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИНАМИКА.....	93
4.1. Динамика численности.....	93
4.2. Изменчивость популяционно-демографических показателей.....	108
4.3. Роль внешних факторов.....	136
4.4. Синхронность изменений численности.....	155
ВЫВОДЫ.....	160
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	161

ВВЕДЕНИЕ

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, 1976; Чернявский, 1984; Костенко, 2000). 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 в СВА, охватывающие более одного популяционного цикла, проводились только в южной части региона (Чернявский, 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, погодного-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 в СВА участвуют внутривидовые популяционные 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.

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. 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).

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 свою 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.

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). Данные включали зверьков, добытых в течение первых 2-х суток отлова. Учеты проводились в беснежное 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. Эти орудия лова вкапывались в грунт в местах понижения микрорельефа, как правило, линиями по 10 штук с расстоянием между ними в 7-10 метров. За указанный период отработано 12555 конусо-суток. Данные по обилию представлены в виде: экземпляров / 100 ловушко-суток (экз. / 100 лов.-сут.).

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). Возраст лесных полевок определяли по развитию корней зубов, состоянию генеративной системы и наличию вилочковой железы (Кошкина, 1955; Тупикова, 1964, 1970). Сроки начала и окончания размножения рассчитывались исходя из возраста эмбрионов у беременных самок, определяемого по методу Н.В. Тупиковой и И.М. Медведевой (Тупикова, 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.

Показатель смертности лесных полевок оценивали косвенным путем: отношением июньской численности перезимовавших полевок к численности особей-сеголеток в сентябре минувшего года. Рассчитанные таким образом показатели выражались 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.

Для изучения питания лесных полевок анализировали содержимое желудков зверьков. Извлеченный желудок взвешивался, а его содержимое разделялось на фракции. Далее химус

фиксирувался на предметных стеклах с помощью раствора желатина в глицерине. Материал разбирался под микроскопом с использованием эталонов кормов. Эталонные были получены с помощью 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 и семян) оценивалась глазомерно по шкале В.Г. Каппера (Каппер, 1930).

При анализе биотопической приуроченности лесных полевок рассчитывался коэффициент верности биотопу (КВБ) (Ердаков, 1978).

Данные по динамике погодных условий на Буюнде представлены А.Н. Лазуткиным. Регистрация температуры велась пятью электронными датчиками-логгерами, которые позволяли автоматически (с точностью до 0,2 °С) измерять и сохранять в памяти температурные показатели с часовой регулярностью. Синхронная регистрация температуры окружающего воздуха и температуры под снегом с октября по апрель велась непрерывно (Лазуткин, 2008). Высота снежного покрова приведена по данным ближайшей метеостанции в п. Сеймчан Магаданской области.

С целью анализа демографической структуры и выявления особенностей размножения в локальных популяциях лесных полевок из других пунктов региона, привлекались данные из карточек вскрытия, хранящиеся в лаборатории экологии млекопитающих ИБПС ДВО РАН. Эти материалы были собраны в разное время сотрудниками лаборатории в шести пунктах Северо-Восточной Азии, 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. 1.1). Наименование пунктов, объем материала и источники данных приведены в таблице 1.1.

При статистической обработке данных использован пакет прикладных программ STATISTICA 10 (StatSoft, USA). Количественные данные представлены в виде средней арифметической и ее стандартной ошибки ($M \pm m$); относительные величины - в виде процентов (%). Пределы вариации признака обозначали Lim. При отсутствии данных ставился прочерк (–). 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 - критерий Пирсона (χ^2). При сравнении независимых групп по количественному признаку, в случае с двумя группами: применяли критерий Манна-Уитни (Z); тремя и более - дисперсионный анализ Краскела-Уоллиса (H). О наличии связи между показателями судили

по величине коэффициента корреляции Спирмена (r_{sp}). Различия считались достоверными при уровне статистической значимости не более 5% ($p < 0,05$). Для определения наличия периодичности во временных рядах использовался спектральный анализ Фурье. При работе с программным обеспечением применялись специальные руководства (Реброва, 2002; Боровиков, 2003; Мастицкий, 2009).

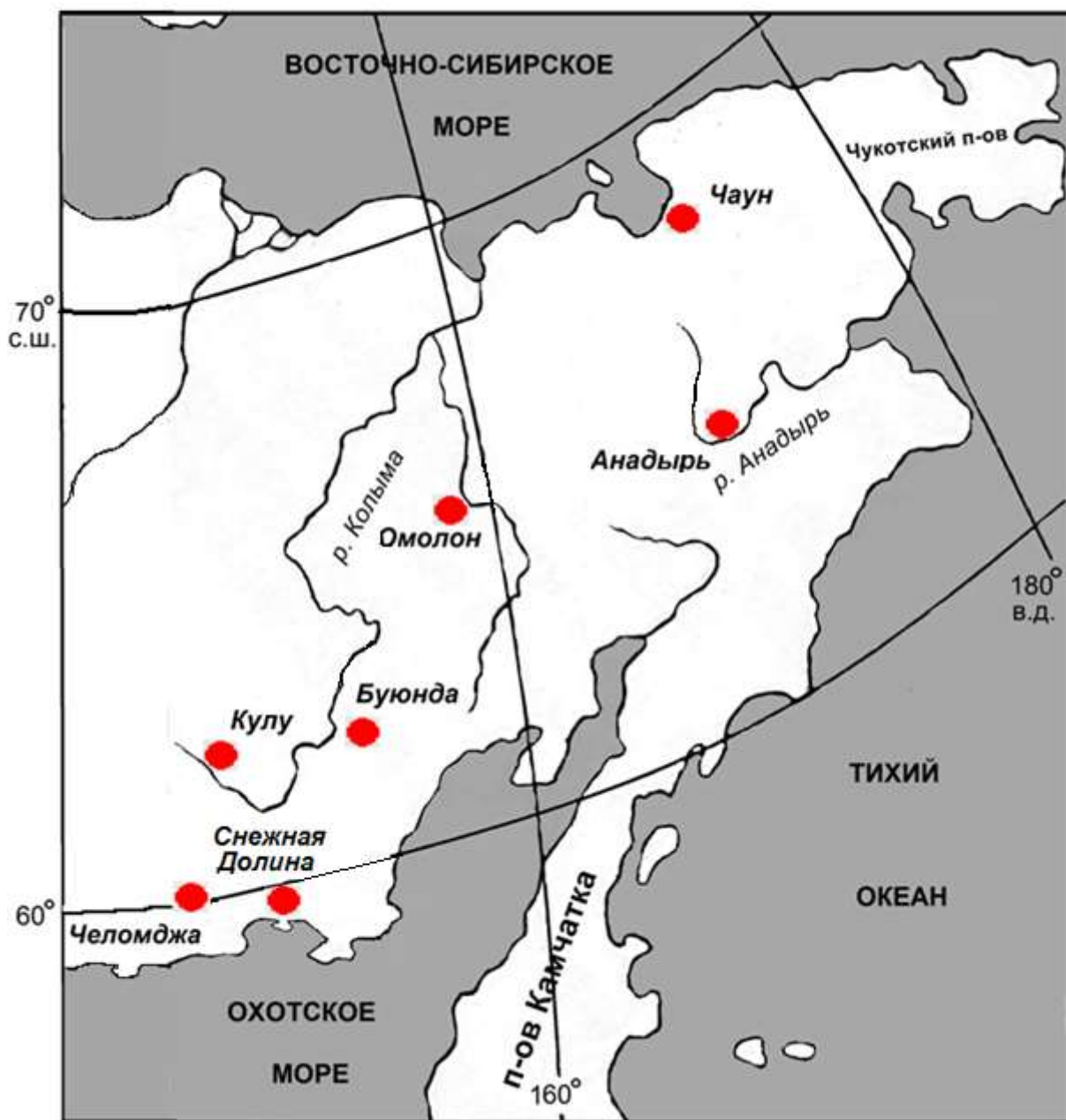


Рисунок 1.1. Пункты исследований лесных полевков на Северо-Востоке Азии.

Таблица 1.1. Объем материала и координаты пунктов исследований лесных полевков на Северо-Востоке 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, 1988 а,в
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, 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, 1979, 2004; Лазуткин, 1981; карточки вскрытия
Анадырь	64° 55' с.ш. 168°34' в.д.	1986-1990	565 / 329	Кривошеев, 1987, 1988а, 1995; Кривошеева, 1989, 1990, 1991; карточки вскрытия
Чаун	68°46' с.ш. 170°46' в.д.	1969 -1980	432 / -	Юдин, 1976; Кривошеев, 1980, 1981б; карточки вскрытия

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

Глава 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Географическое положение территории определяет климатические условия, в свою очередь влияющие на другие природные особенности страны – почву, растительность, животный мир. В связи с суровыми климатическими условиями на территории СВА преобладают ландшафты северотаежных редкостойных лесов и тундры. Распределение их зависит от географической широты и высоты местности над уровнем моря (Щербаков, 1975).

Северное Приохотье. Под этим названием понимается область, протянувшаяся сравнительно широкой полосой (50-100 км) вдоль северного берега Охотского моря (Докучаев, 2013б). Многолетние исследования здесь проводились в двух пунктах.

Пункт «Снежная долина». Отлов лесных полевок проводился в окрестностях г. Магадан (пос. Снежная долина) в долине р. Дукча в условиях среднегорного ландшафта с растительностью, сильно измененной хозяйственной деятельностью человека (зарастающие вырубки) (Чернявский, 2004). Главными климатообразующими факторами здесь являются своеобразные циркуляционные процессы атмосферы, обусловленные сложным взаимодействием Азиатского антициклона и Тихоокеанских циклонов, близость холодного моря и низкогорный рельеф территории. Зима многоснежная, с метелями, длится около 6 месяцев. По термическим условиям зимы климат района можно определить, как умеренно континентальный с умеренно холодной зимой при средней температуре января выше – 32°С. Сильные ветры и малая облесенность территории способствуют формированию неравномерного снежного покрова. В равнинных лесах, на облесенных склонах, в закрытых долинах снежный покров рыхлый и равномерный, мощность его достигает 70-110 см. Лето прохладное и влажное. В то же время, терморегулирующая роль моря обеспечивает сравнительно длительный безморозный период – более 100 дней (Москалюк, 1988).

Главная лесообразующая порода в районе – лиственница Каяндера (*Larix cajanderi*). Самые продуктивные травяные лиственничники занимают приустьевые, хорошо дренированные участки пойменных террас. В подлеске обычны шиповник, ольховник и смородина. Напочвенный покров слагается разнотравьем, различными злаками и хвощами. К подножиям горных склонов и надпойменным террасам в долинах рек приурочены брусничные и зеленомошные лиственничники. Напочвенный покров в этих лесах представлен кустарничками (брусникой, голубикой и др.) и зелеными мхами. Чозениево-тополевые леса произрастают узкими полосами вдоль рек и небольшими рощами (Москалюк, 1988).

Пункт «Челомджа». В 1982 г. здесь был организован государственный заповедник «Магаданский» и этот район оказался не тронутым деятельностью человека. Широкая долина реки обрамлена невысокими (до 1000 м) горными отрогами, ограничивающими с севера Тауйскую равнину. В эту же сторону смещен основной бассейн реки, образованный быстрыми горными притоками. Большую часть долины занимает высокая надпойменная терраса, представленная лесотундровым ландшафтом. Климат изучаемого района умеренно континентальный, и в основном формируется под воздействием циклонов, приходящих со стороны Охотского моря и потоков холодных воздушных масс из внутренних частей материка. Среднезимние температуры в ноябре-марте колеблются от -20°C до -25°C . В отдельные зимы температура воздуха понижается до -52°C . Снежный покров устанавливается, как правило, в первой половине октября. В силу хорошей защищенности горной цепью, от преобладающих зимой северо-восточных ветров, снег в долине распределяется достаточно равномерно, но его среднемесячный уровень изменчив и в разные годы колеблется от 36 до 90 см. Снеготаяние начинается в апреле и заканчивается, обычно в мае, но окончательный сход снега сильно зависит от накопленного за зиму запаса и температурных условий весны. Длительность снежного периода, таким образом, колеблется в пределах 6 - 7,5 месяцев. Последние заморозки приурочены к середине мая. Лето в изучаемом районе умеренно влажное, довольно теплое. Максимальная температура в отдельные годы достигает $+36^{\circ}\text{C}$. Первые заморозки начинаются, как правило, во второй половине августа. Безморозный период, таким образом, составляет около 3 месяцев. Осень кратковременна и длится приблизительно 1,5 месяца (вторая половина августа - сентябрь) (Клюкин, 1970).

Преобладающим типом растительности в этом пункте также являются лиственничные леса. Последние, в свою очередь, подразделяются на высокоствольные леса (21-25 м), которые занимают низкую надпойменную террасу, и невысокие (10-15 м) редкостойные лиственничники, занимающие высокую надпойменную террасу и предгорья вплоть до гольцового пояса. Основообразующими породами островных насаждений, значительно уступающими по площади лиственничникам, являются тополь, несколько видов ив и чозения. Наиболее разнообразен и богат флористически высокоствольный лиственничник. Первый ярус в нем занимает доминирующая среди других деревьев лиственница, а также береза и ольховник. Кустарниковый ярус этого биотопа образован из кедрового стланика, березки Миддендорфа, шиповника, жимолости. Травянистый покров представлен злаками, осоками, разнотравьем, мхами, хвощами и др. Лиственничное редколесье состоит из далеко отстоящих друг от друга зрелых лиственниц и густого подроста молодых лиственниц высотой 2-4 м. Ниже располагаются кустарники из березки Миддендорфа, кедрового стланика, а также кустарнички брусники, голубики, багульника, шикши. Наземный покров составлен преимущественно из разнообразных мхов и лишайников.

Тополево-ивово-чозениевый островной лес, наряду с обильным древостоем, выделяется густыми зарослями из кустов рябинника, шиповника, черной и красной смородины и высоким покровом злаковых и разнотравья (Лазуткин, 1997).

Бассейн р. Колыма. Пункты, в которых выполнялись работы, располагались в долинах крупных притоков р. Колымы.

Пункт «Кулу». Работа проводилась в бассейне р. Кулу в районах ручьев Контактный, Хиниканджа и на Беренджинском хребте между ручьями Некича и Эмпта. Это низкогорный ландшафт, примыкающий к долине среднего и верхнего течения р. Кулу, правого притока р. Колыма, на границе Магаданской области и Хабаровского края. Перепады высот в местах полевых работ составляли от 800 до 1200 м над ур. м. Район исследований расположен на стыке Охотско-Колымского нагорья и хребтов системы Сунтар-Хаята. Горные хребты исследованной территории имеют сглаженные вершины с многочисленными сланцевыми россыпями по склонам. Реже встречаются скалистые выходы кристаллических пород. Район входит в подзону северной лиственничной тайги. Характеризуется резко континентальным климатом, повсеместным распространением многолетней мерзлоты, продолжительной зимой и коротким летом. Галечниковые долины р. Кулу и ее крупных притоков покрыты высокоствольными лиственничниками с участками тополево-чозениевых насаждений, ивняками и заболоченными кочкарниками. По горным склонам редкостойные лиственничные насаждения с кедровым стлаником поднимаются до 1000 м над ур. моря. Субальпийский подгольцовый пояс представлен зарослями кедрового стланика, чередующимися с каменистыми россыпями. Вершины хребтов заняты горными каменистыми тундрами. Обширные площади занимают гари разного возраста. Средняя температура зимы -35°C . Продолжительность безморозного периода 2,5 месяца. Устойчивый снежный покров удерживается с конца сентября – начала октября по май. Высота снежного покрова 30-50 см. Всего осадков выпадает не более 300 мм/год (Кривошеев, 1985).

Пункт «Буюнда». Полевые работы проводились в бассейне р. Буюнда, впадающей в р. Колыму в ее верхнем течении. По Н.К. Клюкину (Клюкин, 1970), Сеймчано-Буюндинская впадина входит в зону резко континентального климата хвойных лесов с умеренно теплым летом и холодной зимой; безморозный период обычно не превышает 60 дней. Средняя температура самого холодного зимнего месяца – января (по данным м/с Сеймчан) составляет $-39,1^{\circ}\text{C}$, а абсолютный минимум -62°C (Справочник..., 1966). Лето теплое, временами стоит жара до $+36^{\circ}\text{C}$. Хотя количество часов солнечного сияния здесь достигает 2000-2100 в год (столько же, как на Черноморском побережье Кавказа), большая часть солнечного тепла отражается снежным покровом, который здесь устанавливается в конце сентября - начале октября и полностью разрушается лишь в конце мая. Высота снежного покрова достигает 70 см. Вследствие относитель-

ной защищенности горными хребтами упомянутая впадина имеет весьма незначительное количество осадков - всего около 200 мм в год (Клюкин, 1970).

В окрестностях стационара река Буонда образует много проток и характеризуется наличием множества меандров. Несмотря на значительную мощность и древность, аллювиальные отложения Сеймчано-Буондинской впадины отличаются чрезвычайной рыхлостью и водопроницаемостью. В них идет масштабная фильтрация грунтовой влаги, и существует уникальный по своим масштабам (крупнейший на Северо-Востоке России) сквозной талик шириной до 19 км, что почти на порядок больше фронта деятельной части речного русла (Михайлов, 2001). Такой характер реки обуславливает разнообразие биотопов и, как следствие, сравнительно богатую флору. На средних и возвышенных уровнях островной части поймы произрастают многоярусные тополево-чозениево-ивовые леса с подлеском из черной смородины, шиповника, свидины и густым травостоем. Приречные террасы заняты лиственничными лесами ленточного типа, в настоящее время в основном вырубленными и находящимися в стадии медленной сукцессии. Лиственница часто растет в смеси с березой. Под пологом лиственниц и берез и на обширных полянах с мощным вейниковым травостоем произрастают жимолость, шиповник, красная смородина, княженика. Далее, в направлении от русла, надпойменные террасы покрыты обширными монотонными редкостойными лиственничными лесами на различных стадиях послепожарной сукцессии. Возраст этих пирогенных лесов, как правило, не превышает 60-70 лет. Наземная поверхность здесь покрыта мхами, лишайниками и брусникой, а подлесок состоит преимущественно из зарослей карликовой березы, кедрового стланика и голубики (Докучаев, 2006).

Пункт «Омолон». Стационар, где проводились исследования, расположен в среднем течении р. Омолон (правый приток р. Колымы) в 50 км выше устья р. Олой. Сложные системы горных хребтов и нагорий в значительной степени изолируют данную территорию от океанического влияния и обуславливают отчетливо выраженный континентальный характер климата. Безморозный период так же, как и на Буонде, не превышает 2-х месяцев. Континентальность климата и, соответственно, годовые суммы осадков, возрастают от верховьев реки к ее низовьям. Среднее количество осадков 200-300 мм. Устойчивый снежный покров ложится, как правило, в начале октября на промерзшую к тому времени землю. Высота его колеблется от 50 до 90 см. Зима морозная – абсолютный минимум может достигать -67°C . Во второй половине мая среднесуточные температуры становятся положительным, что вызывает быстрое исчезновение снегового покрова (Клюкин, 1970). В бассейне р. Омолон господствуют редкостойные лиственничные леса. Для пойм характерны тополево-чозениевые насаждения и ивняки. Хорошо выражен пояс кедрового стланика. Выше 500-800 м над уровнем моря преобладает горная тундра и

осыпи. Подчас наблюдается весьма сложная мозаичность, растительных сообществ, связанная с разнообразием экологических условий (Чернявский, 1979).

Бассейн р. Анадырь. Пункт «Анадырь». Исследования проводились в бассейне верхнего течения р. Анадырь, на левом коренном берегу долины в устье р. Балаганчик. Основные работы проводились на участке шириной до 10 км и протяженностью до 20 км по долине Анадыря и в прилежащих хребтах. Район работ расположен в зоне многолетнемерзлых грунтов (Кривошеев, 1995). Климат района холодный. Сумма температур за период со средней суточной температурой выше 5°C составляет 600-800°. Безморозный период не более 75 дней. Снег стаивает к началу июня, постоянный снежный покров устанавливается в сентябре - начале октября. Средняя температура воздуха в июле составляет 10-13°C (станции Еропол и Марково), а зимой в среднем - 34,2° (станция Еропол). Зима многоснежная (максимальная средняя высота снега на станции Еропол в апреле - 57 см). Количество осадков относительно невелико - 300-400 мм: в основном дожди (Клюкин, 1970).

Растительность района в соответствии с его высокоширотным положением, холодным климатом и горным рельефом характеризуется высотной поясностью и носит смешанный характер из элементов северо-таежной лиственничной тайги, горных кустарниковых и каменисто-лишайниковых тундр и интразональных пойменных фитоценозов. Лесопокрываемые участки и безлесные горные тундры примерно равны по площади. Низкая пойма Анадыря в районе устья р. Балаганчик характеризуется высотной отметкой около 90 м н.у.м. Господствующими ландшафтами являются горные лишайниковые тундры с каменистыми россыпями, склоновые лиственничники с подлеском из кедрового стланика и березки Миддендорфа, долины рек с древостоями из чозении, тополя, березы и лиственницы. В поймах представлены заросли ивняков, ольховника, шиповника, других ягодных кустарников. Многочисленны речные протоки, старицы, песчано-галечниковые косы, заболоченные и луговые участки. По границе гольцового пояса горных тундр и склоновых лиственничников распространены куртины кедрового стланика с березкой Миддендорфа, образующие нечетко выраженный подгольцовый пояс кустарниковой тундры (Кривошеев, 1995).

Заполярье. Пункт «Чаун». Биологический стационар, где проводились комплексные экологические исследования мелких млекопитающих, расположен в нижнем течении р. Чаун. Рельеф района очень однообразен. Это совершенно плоская озерно-аллювиальная равнина, расчлененная множеством русел и представляющая собой дельтовую область рек, текущих с Анойского и Чукотского нагорий. Вся низменность в районе стационара представляет собой широкую речную долину. На западе, юге и востоке Чаунскую низменность обрамляет полого-увалистая равнина с отдельными сопками высотой до 600 м н.у.м (Галанин, 1991).

Чаунская низменность расположена в климатической зоне арктической тундры. Для нее характерен низкоарктический климат - избыточное увлажнение, плотный и неравномерный снежный покров, продолжительная и морозная зима (средняя температура января -35°C) и относительно теплое для данной широты лето (средняя температура июля $+10^{\circ}\text{C}$). Осадков за год выпадает около 200 - 300 мм, причем 100 мм из них в жидком виде. Вегетационный период в среднем длится 3–3,5 месяца (Галанин, 1991). Глубина снегового покрова в середине зимы в среднем ниже 30 см, однако, его распределение по территории неравномерно и зависит от рельефа и микрорельефа (Клюкин, 1970).

Преобладающим типом растительности является полигональная и кочкарная увлажненная осоково-пушицевая моховая тундра с заметным участием карликовых ив и березки. Более возвышенные участки равнины заняты пятнистыми лишайниковыми тундрами с арктоусом, курпаточьей травой, березкой, карликовыми ивами. По берегам рек и их многочисленных проток на дренированных участках прирусловых валов и террас развиты густые заросли высокорослых кустарников нередко достигающими 2-2,5 м. Они слагаются несколькими видами ив, ольховником кустарниковым, красной смородиной, шиповником, багульником. Для нижнего яруса этого интразонального типа растительности характерны разнотравье, злаки и ягодные кустарнички – брусника, шикша, голубика, княженика. На илистых берегах проток густые заросли образуют полевой хвощ и арктофила (Кривошеев, 1975).

Изменение средней температуры воздуха, в пределах региона, имеет выраженный градиент – понижение с юго-запада на северо-восток. Однако наиболее низкие среднемноголетние температуры отмечены в континентальных районах бассейна р. Колымы (Омолон и Буюнда). Годовая амплитуда температуры воздуха в этом направлении снижается, что указывает на меньшее количества тепла (наиболее низкое значение на Чауне). Сумма эффективных температур (свыше 10°C) по пунктам значительно разнится, при этом указанная выше тенденция сохраняется и для этого показателя. Наиболее высокие значения имеются для Буюнды, Челомджи и Кулу. По сравнению с ними на Омолоне и Анадыре суммы температур на 200°C меньше, а на Чауне - почти на 400°C . Безморозный период в северных районах в среднем на две недели - месяц короче. Количество осадков в два раза выше в приохотских пунктах, нежели в континентальных. Наименьшая годовая сумма осадков характерна для Чауна. Это отражается на формировании снежного покрова: самая большая его высота отмечена на Челомдже и Снежной Долине, а самая низкая - на Чауне (Справочник..., 1966, 1968).

Глава 3. ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК

3.1. Распространение и численность

Красная полевка – голарктический вид. По северу и востоку изучаемой территории проходит граница евразийской части его ареала. Повсеместно населяет всю материковую лесную и лесотундровую зоны, за исключением крайней восточной оконечности Чукотского п-ова. В тундровой зоне вид известен с побережья бухты Нольде, обитает в Чаунской низменности, а также обнаружен несколько севернее нее. Здесь красная полевка населяет как кустарниковую, так и типичную тундру (Чернявский, 1984; Позвоночные ..., 1996; Наземные..., 2006).

Красно-серая полевка – палеарктический вид. В пределах СВА, имеет симпатричный ареал с красной полевкой. В отличие от последней, отсутствует в типичных тундрах заполярья, в незначительном количестве проникая лишь в Чаунскую низменность (Чернявский, 1984; Позвоночные ..., 1996; Наземные..., 2006).

Материалы по относительной численности лесных полевок в СВА представлены в таблице 3.1. Судя по данным относительного учета, имеются значительные отличия по уровню численности лесных полевок в различных пунктах СВА. Численность красной полевки наиболее высока в приохотских районах - на Снежной Долине и Челомдже, а также в бассейне р. Колымы - на Буюнде. В пределах СВА, приохотская и верхнеколымская лиственничная тайга и пойменные долины рек являются для красной полевки, своего рода «оптимумом». Невелика численность лесных полевок в горном районе на Кулу, который характеризуется достаточно суровыми климатическими условиями. В трех пунктах на Чукотке численность вида, судя по учетам, значительно ниже. Невысокая плотность красной полевки отмечена в верхнем течении р. Анадырь. На Омолоне и на Чауне, несмотря на суровые климатические условия, обилие зверьков несколько выше.

Численность красно-серой полевки в регионе имеет следующие особенности. В приохотских районах этот вид является содоминантом красной полевки, а в отдельные годы, даже, превосходит последнюю по численности. В континентальных районах СВА, обилие красно-серой полевки обычно невысоко. На Кулу и Омолоне встречается в незначительном количестве, а на Чауне, судя по учетам, этот вид вообще редок. Несколько иная картина отмечается на Анадыре. Красно-серая полевка здесь является содоминантом красной, хотя, в целом, уровень численности обоих видов невысок.

Таблица 3.1. Относительная численность лесных полевок, усредненная по основным местообитаниям (данные на конец лета)

Пункт	Число лет учетов	Красная полевка		Красно-серая полевка	
		Относительная численность,		Относительная численность,	
		экз. / 100 лов.- суток	Соотношение, %	экз. / 100 лов.- суток	Соотношение, %
Снежная Долина	8	6,8±1,98	48,0	9,2±4,40	52,0
Челомджа	11	9,8±1,88	54,6	8,9±2,40	45,4
Кулу	5	2,6±0,22	76,8	0,4±0,20	23,2
Буюнда	10	15,9±2,90	60,3	7,1±2,19	39,7
Омолон	8	4,2±2,77	90,6	0,7±0,23	9,4
Анадырь	5	2,6±0,86	63,2	2,4±1,20	36,8
Чаун	7	4,5±1,10	90,9	0,5±0,42	9,1

3.2. Биотопическое распределение

Лесные полевки в своем распределении по территории тесно связаны с участками, характеризующимися вполне определенным комплексом микроклиматических и флористических условий. Биотопическое распределение лесных полевок хорошо изучено во многих частях ареала. Анализ литературы позволят выявить следующие особенности биотопического распределения двух видов лесных полевок в сопредельных с исследуемым регионом областях.

На обширных просторах Якутии биотопические предпочтения двух видов лесных полевок приведены в обзоре Я.Л. Вольперта и Е.Г. Шадринной (Вольперт, 2002). На всей территории в пределах равнинно-таежного, аласно-таежного и горно-таежного ландшафтов красная полевка отдает предпочтение таежным стациям, в частности лиственничникам-зеленомошникам, а также старым гарям, поросшим молодым лиственничником. Биотопическое распределение красно-

серой полевки несколько меняется по мере продвижения на восток - от Лены до Колымы. Если в долине р. Лены этот вид многочислен в хвойно-лиственных лесах и каменистых осыпях в горно-таежном поясе, то в долине рр. Индигирка и Колыма, красно-серая полевка, в значительной степени, заселяет и пойменные биотопы.

По материалам В.А. Костенко (Костенко, 1976), в Амурской области и Хабаровском крае красная полевка наибольшей численности достигает в горных среднетаежных лиственных лесах. Красно-серая полевка тяготеет к хвойно-широколиственным лесам. На юге Приморья красная полевка наиболее многочисленна в кедрово-широколиственных лесах Сихотэ-Алиня. В этом горном массиве красно-серая полевка населяет долинные смешанные широколиственные леса и практически отсутствует в горных каменистых россыпях (Костенко, 2000).

На Камчатке красная полевка характерна для зон кедрового стланика и ольховника. Обычен этот вид и для всего Корякского нагорья, где заселяет сходные биотопы (Костенко, 1976). Красно-серая полевка на полуострове немногочисленна. Добывали этот вид как в зоне каменноберезовых лесов, так и в зоне кедрового и ольхового стланика, а также на пойменных заливаемых осоково-злаковых лугах. В Корякском нагорье красно-серая полевка заметно тяготеет к горному рельефу; обитает на смешанных участках кустарниковой и горной тундры в субальпийском поясе (Портенко, 1963).

В целом, красная полевка широко распространенный лесной вид, встречающийся как в равнинных, так и горных ландшафтах таежной зоны. Красно-серая полевка в различных частях ареала предпочитает разные биотопы. Так на Урале и в некоторых других горных районах этот вид стенотопен: обитает преимущественно в каменистых россыпях верхних поясов гор. В свою очередь в Сибири и на Дальнем Востоке красно-серая полевка эвритопна, однако заметно тяготеет к широколиственным и хвойно-широколиственным, часто долинным лесам с развитым травянистым покровом. Возможные причины смены биотопических предпочтений этого вида в пределах ареала обсуждены в некоторых работах (Башенина, 1977; Бердюгин, 1984).

Красная полевка, в большей степени, чем красно-серая склонна к синантропии. Этот вид часто встречается в населенных пунктах, где, за отсутствием облигатных синантропов - домашних мышей и серых крыс, селится и размножается в домах и хозяйственных постройках (Беляев, 1967; Меженный, 1975; Вартапетов, 1982; и др.). Во время полевых работ на Буюнде, мы неоднократно регистрировали зверьков, поселившихся в помещении стационара, которые успешно размножились и делали запасы кормов.

Теперь перейдем к рассмотрению особенностей биотопического распределения красной и красно-серой полевок в СВА. Для начала приведем краткую характеристику основных местобитаний.

Биотопы долин рр. Челомджа и Буюнда.

Пойменные лиственничники. Деревья высотой 25-30 м имеют хорошо развитые кроны, регулярно плодоносят. На Челомдже пойменные лиственничные леса занимают довольно большие площади в долине реки и от русла отгорожены полосой тополево-чозениево-ивовых насаждений. Значительную примесь в пойменных лиственничниках здесь составляет береза плосколистная. Из кустарников преобладают жимолость, шиповник иглистый и тупоушковый. Травянистый покров представлен в основном вейниками и хвощом, в напочвенном покрове доминируют зеленые мхи (Докучаев, 1990). В долине р. Буюнда на приречных террасах произрастают высокоствольные лиственничные леса ленточного типа. Однако, в отличие от Челомджи, 50 лет назад эти леса подверглись промышленной рубке, а теперь пребывают в стадии медленной сукцессии (Чернявский, 2007).

Пойменные ивово-тополево-чозениевые леса. Такие интразональные фитоценозы в СВА занимают наиболее дренированные участки поймы в непосредственной близости от русла реки. На Челомдже в этих лесах второй ярус занимают, наряду с ивами, рябина, черемуха и ольха волосистая. Густые заросли в рост человека образует рябинник рябинолистный, шиповник тупоушковый и иглистый, охта. Мощное развитие получает разнотравье (Докучаев, 1990). На средних и возвышенных уровнях островной части поймы р. Буюнда произрастают многоярусные ивово-тополево-чозениевые леса с подлеском из черной и красной смородины, шиповника, свидины и густым травостоем, со значительной долей хвощей (Докучаев, 2006).

Лиственничные редколесья. На Челомдже и Буюнде этот тип биотопа располагается на высокой надпойменной террасе, покрытой монотонными редкостойными лиственничными лесами на различных стадиях послепожарной сукцессии. Наземная поверхность здесь покрыта мхами, лишайниками и брусничкой, а подлесок состоит преимущественно из зарослей карликовой березки, кедрового стланика, голубики и багульника (Докучаев, 1990; Докучаев, 2006). Сходные типы растительных сообществ характерны и для бассейна р. Омолон.

Биотопы горно-таежного ландшафта Охотско-Колымского нагорья и Анадырского плоскогорья.

Учитывая ведущее значение высотной поясности в эколого-географической дифференциации территорий верховий р. Колыма (р. Кулу) и верхнего течения р. Анадырь (р. Балаганчик), все выделенные местообитания объединены в 4 типа в соответствии с их положением на местности: 1) пойма и надпойменные террасы; 2) горные лиственничники на склонах разных экспозиций; 3) заросли кедрового стланика в подгольцовом поясе выше границы горных лиственничников; 4) каменистые горные тундры гольцового пояса по верхним частям склонов и вершинам хребтов (Кривошеев, 1985, 1995).

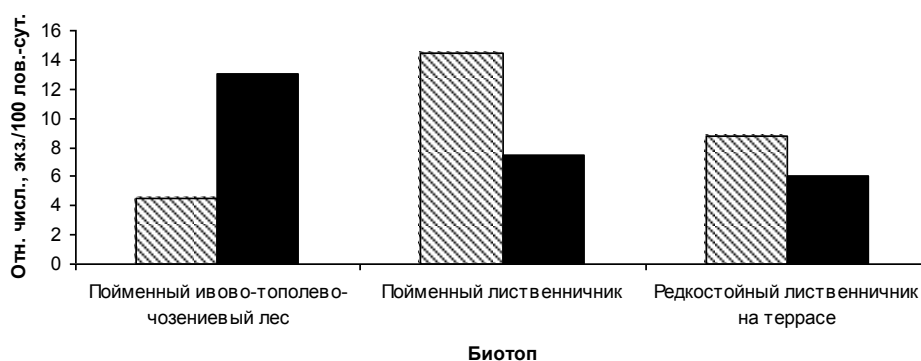
Облесенные и открытые биотопы речных и межгорных долин с различной увлажненностью. Галечниковые долины р. Кулу и ее крупных притоков находятся в интервале высот от 800 до 900 м над уровнем моря. Фитоценозы представлены высокоствольными лиственничниками с участками тополево-чозениевых насаждений, ивняками и заболоченными кочкарниками. Обширные площади занимают гари разного возраста (Кривошеев, 1985). Низкая пойма Анадыря в районе устья р. Балаганчик характеризуется высотной отметкой около 90 м над уровнем моря. Береговая пойма и острова здесь заняты тополево-чозениевыми насаждениями. Встречаются луговые злаково-разнотравные участки, кустарниковые заросли ивняка и ольховника. В подлеске высокоствольных насаждений присутствуют ягодные кустарники – смородина печальная, охта, шиповник. На низких надпойменных террасах распространены высокоствольные лиственничники с примесью березы плосколистной. Нередки безлесные заболоченные мохово-осоковые фитоценозы (Кривошеев, 1995).

Пояс горных лиственничников в нижней части склонов разных экспозиций. Редкостойные лиственничные насаждения с кедровым стлаником поднимаются до 1000 м над ур. моря в районе р. Кулу и до 300-400 м над ур. моря в районе р. Балаганчик. Для этого биотопа характерны выходы скал и каменистых россыпей с петрофильной растительностью и редкими кустами шиповника и смородины печальной. Лиственничный древостой разрежен. В наземном покрове местами много голубики и брусники (Кривошеев, 1985).

Заросли кедрового стланика с каменистыми россыпями (подгольцовый пояс). На высотах от 1000 до 1150 м над уровнем моря в верховьях р. Колыма (Кулу) и от 300-400 до 500 м над уровнем моря в верховьях р. Анадырь расположен подгольцовый пояс, представленный кедрово-стланиковыми зарослями, чередующимися с каменистыми россыпями. По границе с лесным поясом куртины кедрового стланика перемежаются с березкой Миддендорфа, березкой тощей, ольховником, шиповником. Распространены задернованные участки лишайниковой и мохово-осоковой тундры. В более высокогорных условиях Охотско-Колымского нагорья заросли кедрового стланика выше границы леса рассматриваются в качестве самостоятельного подгольцового пояса кустарниковых тундр (Игнатенко, 1979). В Анадырском плоскогорье куртины кедрового стланика выше границы леса обычно изолированы и не образуют непрерывного растительного пояса (Кривошеев, 1995).

Гольцы и горные тундры. Вершины хребтов заняты горными каменистыми тундрами. Это собственно гольцы – каменистые россыпи обломочного материала с накипными и кустистыми лишайниками, разреженной петрофильной растительностью, а также задернованные лишайниковые тундры. Высотные отметки свыше 1150 м над ур. моря для Охотско-Колымского нагорья и свыше 500 м для Анадырского плоскогорья (Кривошеев, 1985, 1995).

Красная полевка на Челомдже населяет весь спектр исследованных биотопов, однако в большей степени отдает предпочтение пойменным лиственничникам (КВБ=0,77). Именно в этом биотопе она достигает наибольшей численности (Рис. 3.1). Вторым по заселению биотопом в этом пункте можно считать лиственничное редколесье, где во все годы численность полевков была относительно высокой (КВБ=-0,13). Пойменные ивово-тополево-чозениевые леса в этом пункте заселены в меньшей степени, а рассчитанный КВБ имеет отрицательное значение (-0,64).



Примечание: заштрихованное – красная полевка, черное – красно-серая полевка.

Рисунок 3.1. Биотопическое распределение лесных полевков на Челомдже (по: Лазуткин, 1997).

Красно-серая полевка в этом пункте наоборот отдает предпочтение пойменным местообитаниям (КВБ=0,42) (Рис. 3.1). Лиственничники - пойменный и редкостойный на террасе - привлекают этот вид значительно меньше (КВБ=-0,24 и -0,18 соответственно).

В равнинном ландшафте на Буюнде лесные полевки выбирают сходный спектр биотопов, однако, с некоторыми отличиями (Рис. 3.2). Красная полевка в этом пункте доминирует в лиственничном редколесье, с мощным развитием вересковых кустарничков и лишайникового покрова (КВБ=0,99). Относительно многочисленна красная полевка и в пойменном ивово-тополево-чозениевом лесу. Однако КВБ=-0,02, указывает на второстепенное значение этого биотопа в расселении вида. Пойменный лиственничник в этом пункте заселен красной полевкой относительно слабо (КВБ=-1,08). В этом биотопе, в отличие от Челомджи, наблюдалась самая низкая численность вида. По КВБ его можно считать и наименее предпочитаемым (-1,08). Это, возможно, связано с тем, что данный фитоценоз сильно изменен в результате промышленной рубки лесов.

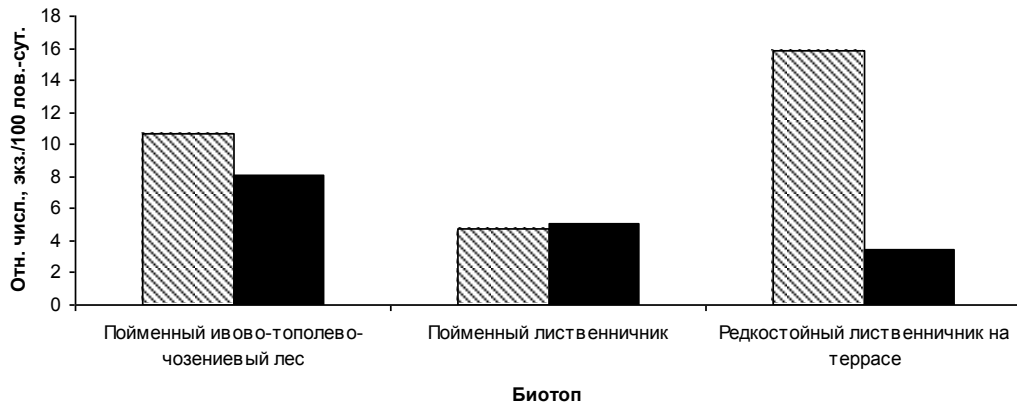


Рисунок 3.2. Биотопическое распределение лесных полевков на Буюнде (наши данные).
Обозначения см. на рис. 3.1.

Как и в долине Челомджи, на Буюнде красно-серая полевка тяготеет к пойменным биотопам. Оптимальным биотопом для нее является пойменный ивово-тополево-чозениевый лес (КВБ=0,66). Здесь, по уровню численности, красно-серая полевка является содоминантом красной. В меньшей степени она заселяет пойменные лиственничники (КВБ=-0,4) и лиственничные редколесья (КВБ=-0,31).

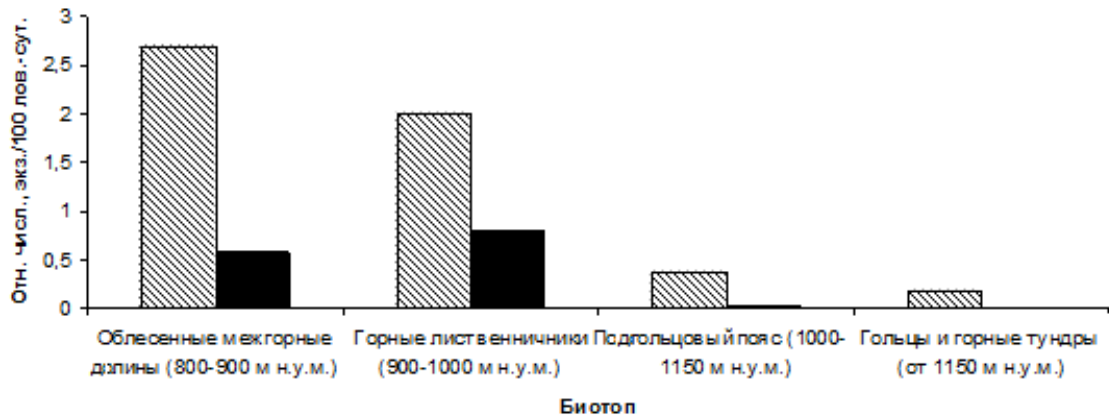


Рисунок 3.3. Биотопическое распределение лесных полевков на Кулу (по: Кривошеев, 1985). Обозначения см. на рис. 3.1.

В горно-таежном ландшафте на Кулу повсеместно доминирует красная полевка (Рис. 3.3). Наибольшей численности она достигает в облесенных межгорных долинах (КВБ=1,21). В горных лиственничниках ее по-прежнему много (КВБ=0,16), но с возрастанием высоты численность неуклонно снижается. В каменистых россыпях в верхней части склонов плотность населения красной полевки низка и этот биотоп уже не является предпочитаемым (КВБ=-0,63). В гольцах и горных тундрах этот вид встречался спорадически и не во все годы (КВБ=-0,74). На

Кулу красно-серая полевка, судя по численности, в большей степени населяет межгорные долины (КВБ=0,76) и горные лиственничники (КВБ=0,72). Выше границы леса в уловах она немногочисленна.

В долине р. Омолон красная полевка отлавливалась в основном в мохово-лишайниково-брусничном лиственничнике и практически не населяла острова. Красно-серая полевка наоборот предпочитала пойменные местообитания (Чернявский, 1984).

В условия плоскогорья на Анадыре наблюдалась несколько иная картина (Рис. 3.4). Высоты здесь имеют более низкие отметки, чем на Кулу, но в связи с суровостью климата этой территории растительные формации распределены по поясам сходным образом (Кривошеев, 1995). Красная полевка здесь отдает предпочтение горным лиственничникам (КВБ=0,7) и в меньшей степени - горным тундрам и гольцам (КВБ=0,57). В пойменной долине (КВБ=-0,44) и подгольцовом поясе (КВБ=-0,72) ее численность ниже. Слабое заселение этим видов подгольцового пояса можно объяснить отсутствием сплошного кедрово-стланикового покрытия на склонах и, как следствие сокращение кормовых и защитных условий. Красно-серая полевка в пойменной долине Анадыря доминирует по численности, и этот биотоп является для нее наиболее оптимальным (КВБ=0,89). Относительно высока ее доля в уловах в горных лиственничниках (КВБ=0,28). Менее интенсивно этот вид заселяет подгольцовый пояс (КВБ=-0,15), а в горных тундрах вообще редок (КВБ=-1,05).

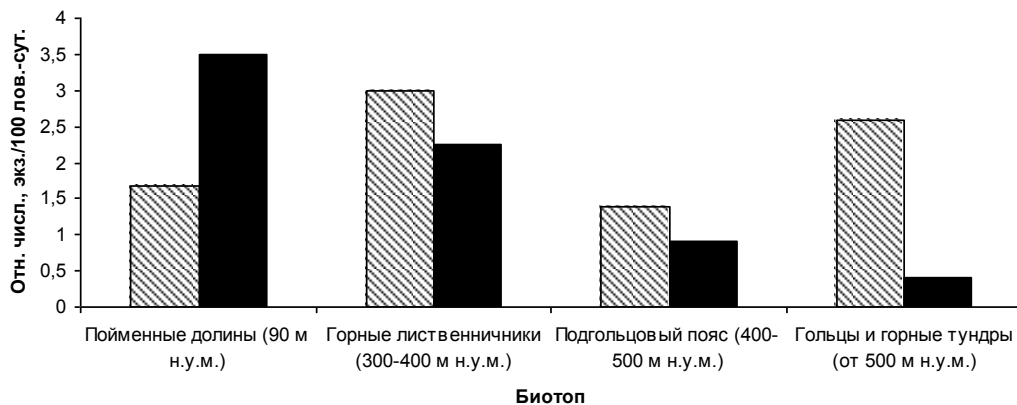


Рисунок 3.4. Биотопическое распределение лесных полевок на Анадыре (по: Кривошеев, 1987, 1988а, 1995; Кривошеева, 1989, 1990, 1991). Обозначения см. на рис. 3.1.

В тундровой зоне на Чауне, красная полевка находится на северном пределе своего распространения и характеризуется спорадическим распределением по местообитаниям (Юдин, 1976). В условиях географической периферии ареала, у красной полевки усиливается тенденция к стенопотности, что можно считать адаптивной стратегией политипических видов (Садыков,

1984). Предпочитаемыми местообитаниями вида в ландшафтах Чаунской низменности являются интразональные кустарниковые заросли, состоящие преимущественно из различных видов ивы и ольховника и занимающие наиболее возвышенные дренированные участки поймы (Рис. 3.5). При высокой численности красная полевка встречается и на водораздельных участках тундры, преимущественно по возвышенным берегам озер. Реже зверьки этого вида отлавливались в зональных тундровых местообитаниях различных типов (Кривошеев, 1981в). Существование устойчивых популяций этого вида в тундровых условиях подтверждается находкой таковых на Ямале (Шварц, 1959, 1963), в Заполярной Якутии (Перфильев, 1968; Меженный, 1975) и тундрах Канадской Арктики (Martell, 1979). Характерными станциями красной полевки в обследованных районах также являются речные долины и берега озер, а при высокой численности и, собственно, тундровые ландшафты. На Чауне, по берегам рек в кустарниковых зарослях ивы и ольховника, селится и красно-серая полевка, однако последняя здесь немногочисленна и никогда не выселяется в зональные тундры (Юдин, 1976; Позвоночные ..., 1996).

На Чукотском п-ове красно-серая полевка встречается в горных тундрах с мощными каменистыми россыпями и зарослях кустарников, однако, как и в других пунктах региона, недалеко от берегов рек (Костенко, 2000).

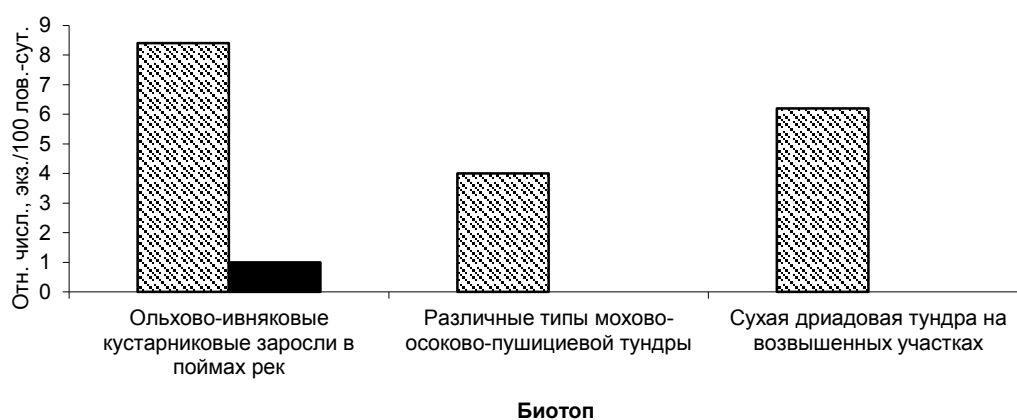


Рисунок 3.5. Биотопическое распределение лесных полевок на Чауне (по: Юдин, 1976; Кривошеев, 1980). Обозначения см. на рис. 3.1.

Обобщая вышеизложенное, мы приходим к заключению, что в условиях как долинных, так и горно-таежного ландшафтов красная полевка типичный эвритоп. Однако из всех биотопов предпочитает различные типы лиственничников: от пойменных низменных, до разреженных редколесий на высоких террасах. Высокой численности этот вид может достигать в пойменных ивово-тополево-чозениевых лесах. Нередко здесь и доминирует. Заселяет красная полевка и горные местообитания, вплоть до гольцового пояса. В условиях плоскогорья вид многочислен и

в горных тундрах. Однако в Колымском нагорье, выше зоны леса (от 1000 м н.у.м.) численность красной полевки невысока. Проникая в тундровую зону заполярья, обитает в интразональных местообитаниях, предпочитая кустарниковые заросли по берегам рек и ручьев.

Красно-серая полевка в СВА более стенотопна (Юдин, 1976). По нашим данным наиболее предпочитаемые для этого вида биотопы - пойменные ивово-тополево-чозениевые леса (часто с примесью лиственницы) в непосредственной близости от русел рек и ручьев. Охотно заселяет пойменные и горные лиственничники, особенно интенсивно в годы высокой численности. В условиях Охотско-Колымского нагорья поднимается в подгольцовье (до 1200 м н.у.м.). В Анадырском плоскогорье заселяет все высотные пояса. Однако по мере увеличения высоты численность ее снижается. Впрочем, даже в условиях горно-таежного ландшафта красно-серая полевка тяготеет к низинным увлажненным участкам.

Биотопические предпочтения лесных полевок СВА, вероятно, обусловлены особенностями их питания. Как будет показано ниже, набор кормов красной полевки в основном включает продукцию таежных стадий - ягоды, лишайники и семена лиственницы. Красно-серая полевка в СВА, как и в других пунктах ареала в значительной степени зеленоядна (встречаемость вегетативных частей растений в желудках более 50 %). В связи с этим, красно-серая полевка тяготеет к увлажненным местообитаниям с обильным развитием разнотравья. В этом отношении, можно считать справедливым утверждение К.И. Бердюгина (Бердюгин, 1984), о том, что красно-серую полевку в пределах своего ареала можно действительно считать типичным гигромезофильным видом. В связи с этим, мы не можем полностью согласиться с выводами Т.А. Андреевой и Н.М. Окуловой (Андреева, 2009), что красно-серая полевка более сухолюбива, нежели красная. Подобная характеристика может быть уместна только в отношении географических особенностей распространения и численности этого вида, но никак не биотопических предпочтений.

3.3. Питание

Питание красной и красно-серой полевок хорошо изучено во многих частях ареала видов. Географические и сезонные особенности питания красной полевки в Карелии рассмотрены Э.В. Ивантером (Ивантер, 1975). Подробные данные имеются по Кольскому полуострову (Кошкина, 1957), Уралу (Ананьина, 1982) и Средней Сибири (Мичурина, 1972, 1974, 1978). В Восточной Сибири и на Дальнем Востоке питание лесных полевок достаточно полно изучено в Якутии (Ревин, 1968; Млекопитающие..., 1971; Сафронов, 1983; Вольперт, 2002), Приморье и Приамурье (Бромлей, 1970; Костенко, 2000), на Сахалине (Реймерс, 1968; Сурков, 1976, 1982а, 1982б). Имеется ряд таких публикаций и по СВА (Короленко, 1979б; Мосин, 1985; Кривошеев, 1993; Ямборко, 2008а; Докучаев, 2009). Независимо от района, все исследователи отмечали ши-

рокую эврифагийность красной полевки. Рацион этого вида включал практически все доступные в тот или иной сезон корма (преимущественно семена и ягоды), в том числе грубые и малопитательные, вроде лишайников. Красно-серая полевка более зеленоядна и значительную долю в кормовом спектре у этого вида занимают вегетативные части растений (Hansson, 1985a). В экспериментах, а также при определении растений на кормовых столиках, установлена многоядность красно-серой полевки в отношении различных кормов, встречающихся в местообитаниях этого вида (Мичурина, 1972; Сурков, 1982б; Ананьина, 1982).

Важной особенностью кормового поведения лесных полевок является их способность к запасанию кормов. Для красной полевки факт запасания корма можно считать установленным (Воронцов, 1956; Сурков, 1982а), в том числе и в СВА (Юдин, 1976; Остров..., 2012; Докучаев, 2013а). Подобные сведения приводятся и для красно-серой полевки (Кошкина, 1957; Чипанин, 1967; Литвинов, 1973; Костенко, 2000; Остров..., 2012). Однако этот вид, запасает в основном зеленые корма, тогда как резервы красной полевки состоят, преимущественно, из более калорийной пищи.

В СВА сведения о питании лесных полевок обобщены в итоговых обзорах по экологии млекопитающих (Юдин, 1976; Чернявский, 1984; Наземные ..., 2006). Наши данные получены в результате многолетнего (2003-2008 гг.) изучения питания двух видов лесных полевок в летний период в таежной зоне бассейна р. Буюнда. Питание лесных полевок, в пределах СВА, помимо видовых, имеет географические, биотопические и сезонные особенности.

Красная полевка. Несмотря на общие черты кормовых спектров в различных пунктах СВА, можно отметить некоторые географические отличия рационов этого вида (Табл. 3.2). Зеленые корма, в связи с широкой распространенностью, доступностью и стабильной урожайностью играют значительную роль в питании красной полевки в регионе. По литературным данным, этот вид может включать в свой рацион широкий набор травянистых и кустарниковых растений (Мичурина, 1972, 1978; Ананьина, 1982). Следует отметить некоторое повышение потребления хлорофиллсодержащих частей растений красной полевкой на Челомдже, Кулу и Чауне. При анализе географической изменчивости спектров питания красной полевки в различных частях ареала, подобную особенность установил Э.В. Ивантер (Ивантер, 1975) для Карелии. Объяснение этому он находит в невысоком урожае некоторых кормов в годы исследований, в частности, грибов и ягод. Однако если обратить внимание на спектры питания красной полевки в районах СВА, то, представляется, что подобное уместно лишь для одного сравниваемого пункта - Чауна, где действительно ягодные корма встречались в желудках зверьков реже остальных. Можно предположить, что увеличение в рационе зеленых кормов у красной полевки в этом пункте связано с флористическими особенностями тундрового ландшафта. Иная ситуа-

ция складывается на Челомдже. Дело в том, что исследования здесь проводились только в одном биотопе - пойменном лиственничнике. Ниже, на примере Буюнды, будет показано, в прирусловых местообитаниях, где в значительной степени развит травянистый ярус, потребление этой группы кормов увеличивается. Со значительной долей уверенности подобное можно заключить и для Кулу. В этом пункте основной материал был собран в долине реки.

Такими концентрированными кормами, как семена, красная полевка питается весьма охотно. Из всех представителей рода, этот вид считается наиболее семеноядным (Hansson, 1985a). Зверьками используются семена травянистых растений, лиственных и хвойных пород деревьев. В экспериментах Л.Р. Мичуриной (Мичурина, 1978) полевки охотно поедали предложенные семена различных травянистых растений. Высока встречаемость этих кормов в желудках красных полевок на Сахалине (Реймерс, 1968; Сурков, 1982a).

Высокая семеноядность красной полевки отмечается повсеместно (Формозов, 1948; Ивантер, 1976; Сурков, 1982a; и др.), в том числе, в интересующем нас регионе (Мосин, 1985; Докучаев, 1988a; Докучаев, 2009). Судя по этим данным, в зависимости от флористических особенностей региона, значительную часть рациона красной полевки, составляют семена ели, пихты, лиственницы, а также кедровые орехи. В то же время, ряд исследователей, особенно в восточной части ареала вида, отводят этим кормам второстепенную роль (Сафронов, 1983). Вероятно в Восточной Сибири, в частности, в Якутии, невысокое потребление семян лиственницы связано со временем их высыпания из шишек. У произрастающей в этом регионе лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii*) семена начинают высыпаться весной на еще лежащий снег. В связи с этим, доступ полевок к этому корму по большей части ограничен, не считая семян, заносимых ветром под укрытия, где они охотно поедаются зверьками (Сафронов, 1983).

В СВА ситуация иная. Здесь основной лесобразующей породой является близкий вид - лиственница Каяндера (*L. cajanderi*). У этого вида высыпание семян происходит значительно раньше, еще до установления снежного покрова (сентябрь-октябрь) (Докучаев, 1990). Это обеспечивает постоянный доступ зверьков к этому виду корма. Полевки имеют возможность поесть семена практически круглый год (Докучаев, 2009). В свою очередь, невысокие показатели встречаемости семян лиственницы в желудках зверьков в других материалах по СВА, по-видимому, являются методической неточностью. Известно, что фрагменты семян в химусе, без специальной подготовки препаратов, определить достаточно сложно (Докучаев, 1988b). В связи с этим, встречаемость этого вида корма в рационе лесных полевок могут быть занижена. Большое значение в питании красной полевки в СВА принадлежит семенам кедрового стланика - широко распространенной хвойной породы. Основываясь на указанных выше фактах, можно заключить, что семена хвойных играют важную роль в питании этого вида в регионе.

Таблица 3.2. Питание красной полевки в различных пунктах СВА (июнь-сентябрь)

Пункт	Встречаемость, %						Животный корм	Источник
	Зелень	Семена	Ягоды	Грибы	Мхи	Лишайники		
Челомджа n=35	62,8	34,3	69,0	46,3	14,9	26,9	0,0	Мосин, 1985
Кулу n=318	36,8	4,1	37,4	30,8	4,7	26,7	5,3	Кривошеев, 1993
Буюнда n=1206	22,3	3,7	30,8	10,3	9,0	19,7	0,7	Наши дан- ные
Омолон n=1100	14,5	19,0	42,2	26,9	15,3	27,2	10,8	Короленко, 1979б
Анадырь n=98	14,3	17,3	7,1	26,5	3,7	13,3	1,0	Кривошеев, 1993
Чаун n=28	33,8	35,0	9,2	40,0	0,0	45,0	0,0	Юдин, 1976

Примечание: n – количество исследованных желудков.

Ягоды кустарников и кустарничков, ввиду своей питательности, для красной полевки в СВА являются излюбленным кормом. Их роль высока в пределах обширного ареала вида (Ивантер, 1976; Мичурина, 1978; Сафронов, 1983; Вольперт, 2002; и др.). Долинные и горно-таежные ландшафты СВА богаты ягодными кормами. Встречаемость ягод в желудках в летние месяцы высока во всех пунктах, за исключением Анадыря и Чауна, где, по-видимому, продуктивность ягодных кустарничков несколько ниже. Красная полевка чаще всего использует в пищу ягоды брусники и голубики - плоды, наиболее широко распространенных и многочисленных на Севере вересковых кустарничков. Так же привлекательным кормом для этого вида служат ягоды спорадически распространенных растений, таких как жимолость, малина, княженика и др. Еще реже в желудках встречаются ягоды красной смородины (Короленко, 1979б), по-видимому, из-за непривлекательности ввиду низкого содержания сахаров. Неохотно эти ягоды красная полевка ест и в неволе (Мичурина, 1974). В пойменных лесах красная полевка включает в свой рацион обильные здесь плоды шиповника. Причем, при опадении лепестков по окончании цветения шиповника, они также весьма охотно поедаются зверьками.

Грибы являются притягательным кормом для красной полевки, особенно во второй половине лета. При обильных урожаях могут занимать значительную часть рациона вида (Bangs, 1984; Мичурина, 1987; Вольперт, 2002). Однако плодоношение грибов сильно зависит от ме-

теоусловий теплого сезона года и поэтому встречаемость этого вида корма может значительно колебаться по годам. В различных пунктах СВА доля грибов в рационе красной полевки составляет от 10,3 % на Буюнде, до 46,3 % на Челомдже. Возможно, это связано с количеством осадков в районах региона, от которых зависит плодоношение грибниц. Наиболее, высокие показатели встречаемости в питании грибов привязаны к пунктам с наибольшим количеством жидких осадков – Челомдже и Чауну. На Буюнде летний период значительно суше, а обильные урожаи грибов здесь случались не каждый год.

На большую роль мхов, особенно в подснежном и весеннем питании красной полевки, указывают Ф.Р. Штильмарк (Штильмарк, 1965) и В.М. Сафронов (Сафронов, 1983). Впрочем, они сохраняют свое значение и в летнем питании, и даже, по наблюдениям Н.Н. Воронцова (Воронцов, 1956), могут служить объектом запасания. Особенно привлекают зверьков спорангии мхов – вегетативные части этих растений полевки едят неохотно (Короленко, 1979б; наши наблюдения). В СВА наиболее высокие показатели встречаемости в желудках полевок мхов отмечено на Челомдже и Омолоне. Охотно зверьки ели мхи и на Буюнде. В других пунктах использование в пищу мхов, в общем, незначительно.

Несмотря на то, что лишайники часто относят к малопитательным и грубым кормам, они занимают важное место в питании красной полевки, особенно в северо-восточной части ее ареала. Даже при наличии других питательных кормов лишайники сохраняют свое значение в любое время года (Докучаев, 2009). Особенно высока их роль в северных регионах, где запасы других кормов ограничены и сильно подвержены влиянию погодных условий (Кошкина, 1957; Кривошеев, 1968; Реймерс, 1968; Вольперт, 2002). Такая закономерность отчасти наблюдается в нашем материале. Наиболее высокая встречаемость лишайников в питании красной полевки отмечается в Заполярье – на Чауне. В общем, лишайники составляют значительную долю от всех потребляемых кормов в СВА (1/4 -1/5 часть встреч). По нашим наблюдениям, при кормлении зверьков в неволе, красную полевку привлекают наиболее распространенные в лиственничниках кустистые лишайники *Cladonia spp.* и *Cetraria spp.* Охотно поедаются и эпифитные лишайники *Usnea spp.* и *Bryopogon spp.*, однако их встречаемость в желудках значительно ниже.

Животные корма (беспозвоночные) по всему ареалу вида существенной роли, по-видимому, не играют. Лишь Т.В. Кошкина (Кошкина, 1957) отмечала значительное потребление (35 %) подобных кормов красной полевкой на Кольском полуострове. Непоедание даже в зимнюю «бескормицу» животных кормов наблюдал В.М. Сафронов (Сафронов, 1983) в Якутии. В незначительном количестве и только в виде примесей животные корма встречались круглый год в желудках зверьков на Сахалине, имея при этом небольшой удельный вес (Сурков, 1982а).

Однако, как указывает Л.Р. Мичурина (Мичурина, 1974), в неволе зверьки охотно ели предложенных им насекомых - мух и бабочек. По-видимому, этот растительноядный вид, питается беспозвоночными от случая к случаю, не специализируясь на их добыче. В СВА доля животных кормов в рационе красной полевки невелика. Наиболее высокие показатели встречаемости этого вида корма отмечены на Омолоне (Короленко, 1979б). Авторы объясняют это недостатком растительных кормов в отдельные годы, что приводило к большему поеданию беспозвоночных. На Буонде в желудках зверьков мы отмечали в незначительном количестве остатки имаго двукрылых и жесткокрылых насекомых. Самая высокая встречаемость этого корма наблюдалась в начале лета. По указанию некоторых авторов именно весна и начало лета характеризуются максимальным поеданием беспозвоночных (Кривошеев, 1968; Hansson, 1985a; Докучаев, 2009).

Для ряда видов мелких млекопитающих (в том числе и для лесных полевок) было показано, что на периферии ареала расширяется спектр поедаемых кормов (усиливается полифагия) (Наумов, 1945a; Вольперт, 2002). Наши материалы указывают на обратное. Например, рацион красной полевки в самом северном пункте СВА (Чаун) в этом отношении как раз менее разнообразен, ввиду общего обеднения флоры в тундровой зоне.

Как было показано выше, степень потребления различных кормов красной полевкой зависит от их обилия в природе, сезона года, а также имеет географические особенности. Однако из всех перечисленных различий – сезонные - гораздо существеннее остальных. В связи с этим, рассмотрим изменение рациона этого вида лесных полевок в летне-осенний период на Буонде. Как видно из табл. 3.3. по частоте встречаемости основные корма красной полевки можно разделить на две группы. К первой группе можно отнести корма, удельный вес которых повышается от июня к сентябрю. Это семена, ягоды (кроме брусники) и грибы. Включение этих кормов в рацион красной полевки приходится на июль, с постепенным увеличением в августе-сентябре – периоду их массового появления. Некоторые корма (жимолость, княженика, шиповник, грибы) снижают свое значение в сентябре, а другие (например, ягоды голубики) занимают заметное место в рационе вплоть до поздней осени. Для этой группы кормов характерна переменчивая от года к году урожайность. Вторую группу составляют менее концентрированные корма со стабильной урожайностью: зелень, мхи, лишайники и отчасти, животный корм. Их встречаемость в желудках красной полевки снижается от начала лета к осени. Это связано с появлением более питательных и витаминных кормов, предпочтительность которых, как указывалось выше, заметно возрастает. Участвуют эти корма и в заместительном питании зверьков в годы с низкой урожайностью кормов первой группы. Однако вегетативные части растений и лишайники, снижая свое значение к осени (примерно в 2 раза), остаются важным, и, по всей видимости, необходимым компонентом рациона красной полевки. По ряду причин в эту же группу следует от-

нести и ягоды брусники. Дело в том, что последние после урожая, благодаря наличию в них естественных консервантов (бензойной кислоты и др.), очень хорошо сохраняются на кустах вплоть до следующего года. На потребление ягод брусники красной полевкой круглый год указывают В.Г. Кривошеев и М.В. Попов (Кривошеев, 1968). В то же время, по наблюдениям Ю.В. Ревина (Ревин, 1968) и В.М. Сафронова (Сафронов, 1983), ягоды брусники играют незначительную роль в подснежном питании красной полевки, поэтому большая часть ягодников к весне не используется. Возможная причина тому - ограничения в передвижении зверьков под снегом. На Буюнде, в независимости от показателей урожая, мы каждый год наблюдали хорошую сохранность прошлогодних ягод брусники. Здесь они имеют значительный удельный вес в питании красной полевки, особенно в первой половине лета, когда нет других ягод. В районе наших работ, брусника созревает в первой половине сентября, однако мы не отмечали случаев поедания зверьками ягод текущего года. Относительно этого можно сделать следующее предположение. Созревшие ягоды брусники не привлекательны для красной полевки ввиду низкого содержания в них сахаров, в то время как в изобилии имеются другие ягодные корма. Однако весной и в начале лета, когда других ягод еще нет, прошлогодние ягоды брусники, вероятно, служат дополнительным источником витаминного корма.

Таблица 3.3. Изменения в питании красной полевки в летне-осенний период на Буюнде: обозначения см. в табл. 3.2.

<i>Корм</i>	<i>Встречаемость, %</i>			
	<i>Июнь</i> <i>n=119</i>	<i>Июль</i> <i>n=534</i>	<i>Август</i> <i>n=496</i>	<i>Сентябрь</i> <i>n=57</i>
Вегетативные части растений	30,3	28,3	15,3	14,0
Семена	2,5	2,6	5,2	3,5
Ягоды, в том числе:	51,3	26,6	32,5	59,7
брусника	51,3	16,3	2,4	0,0
голубика	0,0	5,4	19,2	57,9
жимолость	0,0	3,6	3,6	0,0
княженика	0,0	0,4	4,6	0,0
Цветы и плоды шиповника	0,0	0,9	2,6	1,8
Мхи	10,1	14,4	4,0	1,8
Лишайники	36,1	22,1	14,3	8,8
Грибы	1,7	11,6	11,7	3,5
Животный корм	2,5	0,8	0,2	0,0

Нами выявлены различия в частоте встречаемости компонентов рациона красной полевки в зависимости от биотопа (Табл. 3.4). Рационы зверьков статистически значимо отличались ($\chi^2 = 57,36$; $df=5$; $p<0,01$). Основное расхождение спектров питания приходилось на ягодные корма, которые в пойменном биотопе (кроме шиповника) имеются в ограниченном количестве. В пойме, по понятным причинам, отмечено некоторое снижение частоты встречаемости в желудках лишайников и грибов, и, в свою очередь, заметное повышение доли вегетативных частей растений. Все это подтверждает высокую трофическую пластичность красной полевки, позволяющую ей заселять различные местообитания.

Существенных половозрастных различий в питании красной полевки в СВА, как и в других регионах не выявлено. Таким образом, основу летнего питания красной полевки в регионе составляют различные виды растительных кормов: зеленые части растений, ягоды, семена трав и деревьев. Большую роль также играют лишайники и грибы. Снижение частоты встречаемости всегда доступных кормов (зелень, лишайники, мхи) в спектре питания этого вида имеет сезонную динамику и обусловлено повышением доли более привлекательных и питательных кормов (ягод, семян и грибов).

Таблица 3.4. Питание красной полевки в различных биотопах на Буюнде: обозначения см. в табл. 3.2.

<i>Корм</i>	<i>Встречаемость, %</i>	
	<i>Редкостойный лиственничник на террасе n=871</i>	<i>Пойменный ивово- тополево-чозениевый лес n=253</i>
Вегетативные части растений	19,5	31,9
Семена	3,7	5,1
Ягоды, в том числе:	58,8	15,8
брусника	17,1	2,4
голубика	15,8	7,1
жимолость	3,1	0,4
княженика	2,0	1,2
Цветы и плоды шиповника	0,7	4,7
Мхи	8,7	10,7
Лишайники	20,1	16,2
Грибы	11,5	7,5
Животный корм	0,7	0,8

Красно-серая полевка, в СВА преимущественно зеленоядна (Табл. 3.5). Встречаемость вегетативных частей растений в различных районах составляет от 40,7 до 95 %. Мы не определяли видовую принадлежность растений, встречаемых в химусе, однако, некоторые сведения по этому вопросу имеются в литературе. Во время сбора и исследования подснежных гнезд на Сахалине В.С. Сурков (Сурков, 1982б), на основе анализа поедей, представил перечень 48 видов растений, поедаемых зверьками зимой. Л.Р. Мичурина (Мичурина, 1974, 1978), изучая питание этого вида в экспериментальных условиях, установила предпочтительность различных видов растений, обычных в местообитаниях зверьков. В Нижнем Приангарье зверьки, из предложенных 74 видов растений отказались только от трех. В опытах на Западном Саяне из 46 видов растений зверьки игнорировали также три вида. Выраженная всеядность красно-серой полевки установлена на Урале (Ананьина, 1982). В Южной Якутии для этого вида приводится список более чем десяти наиболее поедаемых видов растений (Ревин, 1968). По указанию этого автора, большое значение в питании красно-серой полевки принадлежит листьям и побегам вересковых кустарничков (голубика и брусника). Этот корм в специфических местообитаниях составляет основу зимнего питания красно-серой полевки (Сафронов, 1983; Hansson, 1985a). Таким образом, красно-серая полевка, в отношении вегетативных частей различных видов растений, типичный эврифаг. По нашим данным, зеленым кормом, визуальным хорошо различимым в химусе, являются хвощи (*Equisetum spp.*). Частота встречаемости этого вида корма на Буюнде в летний период в желудках зверьков, от всех зеленых кормов, составляла примерно половину. Надземная фитомасса хвоща особенно велика в пойменных биотопах, где он поедается красно-серой полевкой наиболее интенсивно. Частое потребление хвоща полевого этим видом отмечено в Якутии (Вольперт, 2002). Значительную долю рациона красно-серой полевки эти споровые составляют и на юге Магаданской области (Мосин, 1985).

Семена в питании красно-серой полевки в СВА, как и в других районах, серьезной роли, по-видимому, не играют. Встречаемость этого концентрированного корма в желудках зверьков во всех пунктах региона не превышала 10 %. Близкие цифры приводят и другие исследователи (Сурков, 1982б; Вольперт, 2002). Однако в опытах, кедровые орехи красно-серая полевка может поедать в значительном количестве (Мичурина, 1974; Сафронов, 1983). В пойменном ивово-тополево-чозениевом лесу на Буюнде красно-серые полевки ели в основном семена травянистых растений.

Ягодные корма для красно-серой полевки, как и для красной, являются излюбленным кормом. Некоторые исследователи указывают на более частое поедание ягод именно этим видом (Млекопитающие..., 1971; Вольперт, 2002). Тем не менее, в СВА, это подтверждается только для одного пункта. Статистически значимые различия в частоте потребления ягод крас-

но-серой и красной полевками получены на Кулу ($\varphi=1,73$; $p<0,05$). В остальных пунктах достоверно чаще ягоды встречались в желудках красной полевки. Только на Анадыре значимых различий в поедании этого корма не обнаружено ($\varphi=0,97$; $p>0,05$).

Таблица 3.5. Питание красно-серой полевки в различных пунктах СВА (июнь-сентябрь): обозначения см. в табл. 3.2.

Пункт	Встречаемость, %						Животный корм	Источник
	Зелень	Семена	Ягоды	Грибы	Мхи	Лишайники		
Челомджа n=50	95,0	7,1	49,9	35,0	21,8	0,0	2,8	Мосин, 1985
Кулу n=95	57,9	7,4	47,4	20,0	2,1	9,5	1,1	Кривошеев, 1993
Буюнда n=810	55,2	2,6	20,0	4,6	6,9	10,9	0,3	Наши данные
Омолон n=150	40,7	1,8	45,9	5,5	0,0	9,2	0,0	Чернявский, 1984
Анадырь n=321	51,7	6,2	10,3	7,5	2,2	4,0	2,8	Кривошеев, 1993

Грибы в летнем рационе красно-серой полевки играют меньшую роль, чем в рационе красной. Зверьки первого вида хуже едят грибы при содержании в неволе (Ревин, 1968; Мичурина, 1978). В незначительном количестве красно-серые полевки поедают грибы в Якутии (Вольперт, 2002) и на Кольском полуострове (Кошкина, 1957). В СВА наиболее высокая частота встречаемости этого вида корма отмечена на Челомдже и Кулу. В остальных пунктах этот показатель значительно ниже и не превышает 10 %. Таким образом, грибы можно отнести к второстепенным видам корма для красно-серой полевки.

Зеленые мхи в рационе красно-серой полевки в СВА встречаются значительно реже, чем у красной. Только на Челомдже частота их потребления несколько выше, однако, различия здесь не достигают принятого уровня статистической значимости ($\varphi=0,91$; $p>0,05$). Неохотно красно-серые полевки ели мхи и при содержании их в клетках на Буюнде. При лишении зверьков других кормов, отчасти объедали лишь спорангии. Вегетативные части этих растений они

не трогали. Судя по литературе, малопривлекательным является этот вид корма для красно-серой полевки в соседней Якутии (Сафронов, 1983; Вольперт, 2002).

При сравнении потребления лишайников и грибов красно-серой полевкой в нашем регионе и Якутии (Вольперт, 2002), можно отметить более высокие частоты встречаемости этих кормов в желудках в СВА. Однако по сравнению с красной полевкой, для этого вида лишайники и грибы, как кормовой объект, менее притягательны. Нетронутым оставался этот корм в опытах Ю.В. Ревина (Ревин, 1968). Не ели красно-серые полевки лишайники и в наших экспериментах. В некотором количестве красно-серые полевки потребляли лишайники на Буюнде и Кулу, несколько меньше – на Анадыре, Омолоне и Челомдже. С грибами ситуация иная. Разброс частот потребления этого корма в различных пунктах СВА от 4,6 % на Буюнде, до 35 % на Челомдже. Скорее всего, это связано с встречаемостью грибов в лесах различных районов в отдельные годы исследований, что и отражает их долю в рационах зверьков из локальных популяций.

Животные корма в СВА в некоторых пунктах (Кулу и Омолон) используются красно-серой полевкой в меньшем объеме, чем красной. Более высокая встречаемость этого кормового объекта у первого вида отмечена на Анадыре. Тем не менее, различия долей на поверку оказались статистически незначимыми ($\varphi=1,16$; $p>0,05$). На Челомдже только у красно-серой полевки отмечено поедание животного корма, однако в связи с незначительным объемом выборки исследованных желудков, результаты не могут претендовать на точность. Статистически незначимы различия частот и на Буюнде ($\varphi=1,40$; $p>0,05$). На Омолоне отмечена очень высокая встречаемость беспозвоночных в желудках красной полевки, и, в то же время, потребление этого корма не зафиксировано у красно-серой. В целом по региону в питании красно-серой полевки животные корма в бесснежный период, в отличие, например, от юга Дальнего Востока (Бромлей, 1970), особой роли, по-видимому, не играют.

Сравнение состава поедаемых кормов на Буюнде в летне-осенние месяцы показывает, что роль отдельных компонентов питания красно-серой полевки существенно изменяется (Табл. 3.6). В начале лета (июнь) основу питания зверьков составляют зелень и мхи, а в листовенничниках скудный рацион дополняется лишайниками и прошлогодними ягодами брусники. В июле рацион красно-серой полевки становится более разнообразным за счет включения в него семян трав, грибов, созревающих ягод (голубики, жимолости, княженики) и осыпающихся лепестков шиповника. В этом месяце у двух добытых сеголеток в наполненных желудках обнаружены беспозвоночные. Доля вегетативных частей растений, мхов и лишайников в этом месяце несколько снижается.

Таблица 3.6. Изменения в питании красно-серой полевки на Буюнде в летне-осенний период: обозначения см. в табл. 3.2.

<i>Корм</i>	<i>Встречаемость, %</i>			
	<i>Июнь</i> <i>n=35</i>	<i>Июль</i> <i>n=306</i>	<i>Август</i> <i>n=408</i>	<i>Сентябрь</i> <i>n=61</i>
Вегетативные части растений	71,4	65,7	49,0	34,4
Семена	0	2,6	2,9	1,6
Ягоды, в том числе:	22,9	12,8	24,0	27,9
брусника	22,9	4,6	0,7	0
голубика	0	4,3	15,2	27,9
жимолость	0	1,6	3,4	0
княженика	0	1,3	1,9	0
Мхи	8,6	5,6	8,3	3,3
Лишайники	17,1	15,0	7,6	8,2
Грибы	0	4,3	5,9	1,6
Животный корм	0	0,7	0	0

Август – время массового созревания разнообразных ягод, что также находит отражение в частоте встречаемости этого компонента пищи в желудках полевок. На Буюнде особенно интенсивно зверьками поедается наиболее распространенная и обильно плодоносящая голубика. В общем, повышается значение и других ягод. Ягодные корма, по сравнению с июлем, в это время встречаются в химусе в два раза чаще. В то же время, зверьки больше едят семена и грибы. В свою очередь, зелень в питании красно-серой полевки снижает свое значение и встречается уже только в половине исследованных желудков. То же самое можно сказать и о лишайниках, доля которых уменьшается почти вдвое. На Буюнде, в отношении ягодных кормов, наиболее благоприятная пора - это начало осени. В сентябре повышается частота встречаемости ягод, так как зверьки начинают активно кормиться на голубичниках. Часто желудки таких особей полностью наполнены массой характерного цвета. Повышение осенней численности красно-серой полевки в таких угодьях, можно связать с миграцией зверьков из пойменных местообитаний и образование временных скоплений на ягодниках (Башенина, 1977; Дымин, 1981).

В разных биотопах набор кормов красно-серой полевки отличается (Табл. 3.7). Пойменные леса в долине р. Буюнда, благодаря мощному развитию нижнего яруса, богаты сочными зелеными кормами. Как мы уже отмечали, на затопляемых весенними паводками участках нижний ярус представлен практически исключительно хвощатниками. Ягодных кустарников здесь значительно меньше, а среди последних, преобладает шиповник. В пойменном лесу зверьки в значительной мере потребляют вегетативные части хвощей. Велик удельный вес этих

кормов и в объемном соотношении. На втором месте по встречаемости стоят ягоды, спорадически встречающихся вересковых кустарничков, жимолости, княженики и шиповника. Незначительную часть спектра питания занимают мхи и лишайники. В этом биотопе в рационе красносерой полевки встречаются и боллетовые грибы: обычные тут подберезовики и подосиновики. Семена и животные корма не играют существенной роли в питании зверьков в пойменном лесу.

Таблица 3.7. Питание красно-серой полевки в различных биотопах на Буюнде: обозначения см. в табл. 3.2.

<i>Корм</i>	<i>Встречаемость, %</i>	
	<i>Редкостойный лиственничник</i>	<i>Пойменный ивово-тополево-</i>
	<i>на террасе</i>	<i>чозениевый лес</i>
	<i>n=364</i>	<i>n=348</i>
Вегетативные части растений	49,7	58,6
Семена	2,5	2,6
Ягоды, в том числе:	28,6	13,5
брусника	4,4	1,4
голубика	19,2	5,5
жимолость	2,5	2,3
княженика	1,7	1,2
Мхи	6,6	7,5
Лишайники	12,4	8,2
Грибы	5,8	4,3
Животный корм	0,0	0,6

В лиственничнике в кормовом спектре красно-серой полевки доля зеленых кормов снижается, а ягодных существенно возрастает (в основном за счет поедания ягод голубики). Достоверно выше здесь и встречаемость в желудках лишайников ($\phi=1,78$; $p<0,05$). Различия в отношении грибных кормов, не преодолели принятого нами уровня статистической значимости ($\phi=0,89$; $p>0,05$). Сравнение частот распределения компонентов рациона красно-серой полевки с помощью критерия Пирсона в пойменном ивово-тополево-м лесу и в лиственничном редколесье на террасе выявило значительные расхождения ($\chi^2 = 25,44$; $df=5$; $p<0,01$). Известно, что чем больше значение критерия, тем существеннее различия. Значение χ^2 , полученное при сравнении кормовых спектров красной полевки в аналогичных биотопах, превышает приведенное нами для красно-серой, более чем в два раза ($\chi^2 = 51,09$; $df=5$; $p<0,01$). Это свидетельствует о том, что процентное соотношение компонентов рациона у последнего вида, в различных в эко-

лого-флористическом отношении местообитаниях, различается меньше. По-видимому, здесь сказывается зеленоядность красно-серой полевки. Поскольку последняя имеет более узкую трофическую нишу, чем красная полевка, ее кормовой спектр в разных местообитаниях не так сильно различается (тенденция к стенофагии).

В отношении вышеизложенного можно заключить, что анализ качественного состава кормов двух видов лесных полевок подтверждает важную роль трофического фактора в более широком географическом и биотопическом распространении красной полевки и численном доминировании этого вида в СВА. Красно-серая полевка в исследуемом регионе менее многочисленна, и достигает относительно высокой численности в долинах рек, где в изобилии имеются зеленые корма.

3.4. Размножение

Красная полевка. *Сроки и продолжительность размножения.* Материалы (карточки вскрытия), начиная с апреля, в нашем распоряжении имелись только для двух пунктов – Омолона и Челомджи. Весной самцы красной полевки в СВА созревают раньше самок, что известно для лесных полевок и в других частях ареала (Бойков, 1970; Сурков, 1971; Европейская..., 1981; Жигальский, 1986). Семенники начинают заметно увеличиваться в апреле. В начале этого месяца в уловах встречаются самцы с первыми признаками сперматогенеза. Столь раннее половое созревание самцов в регионе сопоставимо с южной частью о. Сахалин (Сурков, 1971). Хотя этот автор указывает, что в центральной и северной части острова сперматогенез у самцов начинается несколько позже – во второй-третьей декадах апреля.

В апреле у перезимовавших самцов с Омолона семенники по размерам и массе ($159,6 \pm 13,9$) были более крупными, чем на Челомдже ($100,1 \pm 4,80$ мг). При сравнении выборок с помощью критерия Манна-Уитни различия статистически значимы ($Z = -3,40$; $p < 0,01$). Если учесть массу тела и сопоставить средние величины вычисленных индексов (так как масса зверьков в различных пунктах несколько различается), различия сохраняются на высоком уровне значимости ($Z = -3,59$; $p < 0,01$). Это указывает на более раннее половое созревание самцов из этого пункта. К тому же, если на Челомдже в апреле готовыми к размножению было всего 25,9 % особей ($n = 54$), то на Омолоне уже практически у всех самцов отмечен сперматогенез (85,2 %; $n = 27$). В данном случае различия также статистически значимы ($\phi = 5,44$; $p < 0,01$). Оценивая климатические условия, которые на Омолоне значительно суровее, чем на Челомдже, непросто найти объяснение такому феномену. Подобную особенность, при сравнении скорости полового созревания самцов землероек рода *Sorex* на Омолоне и Челомдже, отмечал Н.Е. Докучаев (Докучаев, 1990). В отношении причин различий автор делает выводы о существовании в каждой

популяции собственных эндогенных ритмов, которые, вне зависимости от внешних условий, определяют сроки полового созревания самцов.

Снижение половой потенции перезимовавших самцов, выражающейся в значительном снижении массы и объема семенников, а также общей деградацией семенных придатков, во всех пунктах СВА регистрировалось в сентябре. В первой и второй декадах этого месяца «спавшиеся» семенники отмечались у 20-70% перезимовавших самцов. Близкие сроки приводят исследователи для Якутии (Вольперт, 2002). В октябре (по данным для Челомджи) уже все самцы (зимовавшие и размножавшиеся сеголетки) имеют деградировавшие тестикулы. Таким образом, максимальная продолжительность периода половой активности перезимовавших самцов красной полевки в СВА составляет около 5 месяцев.

Сроки начала размножения красной полевки в различных пунктах СВА варьируют в пределах одной-трех декад (Табл. 3.8). Спариваться самки начинают еще под снегом. Самые ранние для региона сроки начала размножения лесных полевки отмечены на Челомдже, Кулу, Буюнде и Омолоне (третья декада апреля – первая (начало второй) декада мая).

В более поздние сроки репродуктивный процесс начинается в пунктах на Чукотке. Так на Анадыре начало размножения вида приходится на 21 мая. Но говорить о массовом характере репродукции в это время не приходится. Так 24 мая в этом пункте была добыта перезимовавшая самка с еще ювенильными генеративными органами. В тундровой зоне на Чауне первая беременная самка с небольшими эмбрионами добыта 21 мая.

Таким образом, в сроках начала репродуктивного периода у красной полевки, при продвижении в северо-восточном направлении, отмечается сдвиг. Активизация процесса размножения в пунктах, находящихся в более высоких широтах, приходится на поздние даты.

Перезимовавшие самки красной полевки во всех пунктах вступают в размножение не одновременно. Поэтому установить сроки начала размножения, ориентируясь только на данные о первых добытых беременных и кормящих самок, некорректно. По нашему мнению, нужно учитывать время массового размножения, так как только дружное включение самок в репродуктивный процесс может влиять на реальный прирост численности популяции (Вольперт, 2002). Отмечаемые случаи раннего подснежного размножения, в связи с низкой вероятностью выживания молодняка (Шварц, 1963), существенного вклада вносить не могут и поэтому на всех основаниях могут приниматься за выскакивающие значения – «выбросы». По таким данным можно оценить только потенциальные репродуктивные возможности вида в том или ином регионе, но для установления точного времени начала размножения к таким материалам нужно подходить очень осторожно. К близким выводам приходит А.А. Меженный (Меженный, 1975), считающий, что отмеченные в литературе случаи находок беременных и кормящих самок

Таблица 3.8. Сроки начала размножения и соотношение размножающихся самок красной полевки в июне в различных пунктах СВА

<i>Пункт</i>	<i>Расчетные даты</i>	<i>Выход сеголеток</i>		<i>Исследовано самок в июне</i>			
	<i>первого спаривания у самок, число и месяц (крайние даты)</i>	<i>Дата поимки первых сеголеток, число, месяц</i>	<i>Массовый выход сеголеток</i>	<i>Всего</i>	<i>В состоянии эструса, %</i>	<i>Беременных в первый раз, %</i>	<i>Кормящих и беременных во второй раз, %</i>
Челомджа	25 IV – 25 V	15 VI	III декада июня	38	2,6	10,5	86,9
Кулу	12 V – 25 V	18 VI	I декада июля	31	6,5	41,9	51,6
Буюнда	9 V – 26 V	23 VI	III декада июня	39	0	15,4	84,6
Омолон	25 IV – 30 V	1 VI	III декада июня	81	3,7	33,3	63,0
Анадырь	21 V – 31 V	15 VI	I декада июля	34	2,9	41,2	55,9
Чаун	21 V – 29 V	21 VI	II декада июля	31	35,5	45,2	19,3

грызунов в ранневесеннее время могли быть спровоцированы потеплением и ясной солнечной погодой в апреле-марте, в то время как, наступление массового размножения, вероятно, вызвано началом вегетации растительности. По мнению Б.С. Юдина с соавторами (Юдин, 1976), раннее подснежное размножение красной полевки в СВА наблюдалось не каждый год, и в нем участвовала незначительная часть популяции.

Хотя сроки начала репродуктивного периода в различных пунктах СВА значительно перекрываются, нам удалось отметить некоторые региональные особенности этого процесса. Географическая изменчивость сроков дружного размножения красной полевки в пределах региона косвенно подтверждается временем выхода молодых зверьков из гнезд. Считается, что это является отражением общей картины начала и хода репродукции (Ревин, 1968; Вольперт, 2002; Жигальский, 2011). Доля молодых полевок, по сравнению с перезимовавшими, в июньских уловах в различных пунктах существенно различается (Рис. 3.10). На Челомдже, Буюнде и Омолоне молодые зверьки уже в июне составляют значительную долю в популяции. В первом пункте сеголеток регистрировали в уловах с 15 июня. Массовый выход начинался в третьей декаде этого месяца. На Буюнде выход сеголеток из гнезд наблюдается в близкие сроки. В этом отношении интересна ситуация на Омолоне. Несколько молодых зверьков отлавливали в 1973 году в течение апреля. В совокупности с приведенными выше данными этот случай указывает на то, что подснежное размножение у небольшого числа самок в отдельные годы все же возможно. Массовое же появление сеголеток в уловах в этом пункте приходится на вторую декаду июня. На Кулу, Анадыре и Чауне доля сеголеток в июне относительно других пунктов низка. Хотя на Кулу прибылые единично начинают попадаться в ловушки со второй декады июня, в этом месяце они еще немногочисленны, а их массовое появление приурочено к первой декаде июля. Близкая ситуация наблюдается на Анадыре. В Чаунской популяции красной полевки этот процесс еще более затянут. Первые молодые переходят к самостоятельному образу жизни в третьей декаде июня, а массово выходят из гнезд только во второй половине июля.

В данном случае, косвенное подтверждение задержки начала размножения в некоторых пунктах, хотя и не претендует на точность, но все же может считаться дополнением к известным датам поимок первых размножающихся самок. Судя по материалам, такая ситуация в ряде пунктов складывается исключительно в связи с особенностью репродуктивного процесса, в частности, с более ранним его началом. Подтверждением тому можно считать процентное

соотношение перезимовавших самок с первой и последующими беременностями в июне (Табл. 3.8). На Челомдже, Буюнде и Омолоне в июне значительная часть перезимовавших самок беременна во второй раз. Наряду с этим, на Чауне большинство самок в этом месяце пребывает еще в состоянии эструса. По этому показателю приведенные данные позволяют довольно четко обособить тундровую популяцию красной полевки, где сроки более позднего начала массового размножения не вызывают сомнений. Однако для Кулу и Анадыря рассчитанное процентное соотношение отличается не столь очевидно. Между тем, рассматриваемая нами ситуация в июне в этих пунктах все-таки отличается. Так, доля самок забеременевших уже во второй раз на Челомдже и Буюнде превышает 80 %. Этот показатель в кулинской и анадырской популяциях красной полевки более чем на треть меньше. Хотя на Омолоне процент повторно беременных самок относительно невысок, тем не менее, он больше, чем в двух последних пунктах; по сравнению с Анадырем статистически значимо ($\varphi=1,77$; $p<0,05$).

Более поздние сроки начала размножения красной полевки на Кулу, Анадыре и Чауне, по сравнению с другими пунктами СВА, по-видимому, связаны с климатическими условиями. Дело в том, что такие показатели, как многолетние средние температуры апреля и мая, переход средней температуры через 0°C , а также зависящие от них сроки разрушения и схода снежного покрова в различных пунктах региона заметно отличаются (Справочник ..., 1966, 1968) (Табл. 3.9).

Все вышеизложенные факты позволяют заключить, что сроки начала размножения локальных популяций красной полевки в пределах СВА определяются климатическими условиями. Действительно, начало размножения лесных полевок часто связывают со сроками наступления весны: температурами апреля и мая и временем схода снежного покрова (Окулова, 1973б; Чипанин, 1973; Martell, 1979; Мелкие..., 1986; Жигальский, 2002; и др.) В данном случае, мы имеем в виду массовое участие зверьков в размножении, а не отдельные случаи ранней репродукции. Последнее, может быть справедливо лишь в отношении незначительного количества зимовавших самок, размножение которых в исключительных случаях может начинаться в довольно ранний период. В ряде работ убедительно показано, что у мелких млекопитающих, населяющих биотопы с неодинаковыми климатическими условиями, сроки начала репродукции могут существенно различаться (Кошкина, 1957; Ревин, 1968; Хабаева, 1982). Даже если микроклимат отдельных местообитаний оказывает влияние на активацию процесса размножения, то условия географически удаленных пунктов с различными сроками наступления весенних фенологических явлений, несомненно, должны отражаться на сроках начала репродукции.

Таблица 3.9. Некоторые климатические характеристики пунктов исследований в начале сезона размножения красной полевки

<i>Климатические показатели</i>		Снежная Долина	Челомджа	Кулу	Буюнда	Омолон	Анадырь	Чаун
<i>Многолетние средние температуры, °C</i>	<i>апреля</i>	-7,4	-8,0	-14,8	-11,8	-13,5	-14,1	-19,9
	<i>мая</i>	1,8	2,6	-0,7	2,8	0,8	-1,6	-6,0
<i>Переход среднесуточной температуры воздуха через 0°C</i>		9 мая	9 мая	17 мая	9 мая	14 мая	20 мая	31 мая
<i>Средние даты</i>	<i>разрушения устойчивого снежного покрова</i>	20 мая	17 мая	16 мая	11 мая	17 мая	27 мая	30 мая
	<i>схода снежного покрова</i>	24 мая	22 мая	21 мая	17 мая	22 мая	28 мая	1 июня

Во всех пунктах СВА зверьки заканчивают размножение в августе-сентябре. Межгодовые колебания сроков окончания репродукции колеблются больше, нежели ее начало и составляют в различных пунктах от 10 до 54 дней (Табл. 3.10). На Челомдже, Буюнде и Омолоне репродуктивный процесс растягивается вплоть до второй декады сентября. На Кулу этот период несколько короче. Из восьми беременных самок, добытых в этом пункте в разные годы, только у одной роды приходились на сентябрь. В начале сентября заканчивается размножение и на Анадыре - такие сроки являются предельными для большинства самок красной полевки из этого пункта. Тем не менее, 20 сентября 1988 года была добыта беременная самка, по степени развития эмбрионов у которой было установлено, что выводок она должна была принести в конце сентября – начале октября. Однако этот случай можно отнести в разряд исключений. В тундровой популяции красной полевки на Чауне репродуктивный процесс заканчивается еще раньше. Судя по материалам, последние беременные самки здесь встречались только июле, а в августе добывали лишь кормящих. В свою очередь, 30 августа 1971 года здесь была добыта одна беременная самка с крупными эмбрионами (роды в первой декаде сентября). То есть, физиологический предел размножения у самок в этом пункте укладывается в региональную картину. Сроки окончания размножения сложно связать с климатическими особенностями районов. Это может быть приемлемо только для тундровой популяции на Чауне, где более раннее окончание размножения можно списать на раннее похолодание. Сроки завершения репродуктивного процесса в других популяциях красной полевки в СВА, по всей видимости, в значительной мере определяются плотностью населения. Только такое положение может объяснить, почему при всех, казалось бы, благоприятных условиях - климатических и трофических - размножение может заканчиваться еще в августе. Например, на Омолоне отмечена самая ранняя по региону дата окончания репродуктивного процесса – 2 августа. В других пунктах такие сроки обычно ограничены первой и второй декадами августа.

В общем, имеющиеся в нашем распоряжении даты отлова беременных самок свидетельствуют о том, что в различных пунктах СВА завершение репродуктивного процесса происходит в близкие сроки: середина августа – начало сентября. Единичные беременные самки могут встречаться вплоть до конца сентября, но принесенные ими столь поздние выводки, вероятно, нежизнеспособны. Таким образом, в СВА общая длина репродуктивного периода красной полевки в среднем составляет 4,5 месяца. В горной местности на Кулу, а также при продвижении на северо-восток - на Анадыре и, особенно, на Чауне репродуктивный период несколько короче за счет более позднего его начала, а в последнем случае и раннего окончания (4, 3,5 и 3 месяца соответственно).

Таблица 3.10. Сроки окончания размножения и доля беременных самок красной полевки в августе-сентябре в различных пунктах СВА

Пункт	Расчетные даты родов последних беременных самок, число и месяц (крайние даты)	Доля беременных самок среди размножающихся в августе-сентябре			
		Всего размножа- ющихся самок в августе	из них, беременных, %	Всего размножающихся самок в сентябре	из них, беременных, %
Челомджа	5 VIII – 14 IX	96	37,5	54	5,6
Кулу	18.07 – 10 IX	17	52,9	2	0
Буюнда	16 VIII – 17 IX	111	45,1	21	23,8
Омолон	2 VIII – 14 IX	74	39,2	40	5,0
Анадырь	15 VIII – 3 IX	30	46,7	7	14,3
Чаун	5 VIII – 15 VIII	12	8,3	3	0

На основе многочисленных литературных и собственных данных сокращение периода размножения различных видов полевок в зависимости от географической широты детально продемонстрировано в работе Е. Ткадлека и Я. Зейды (Tkadlec, 1998). Сокращение длительности репродуктивного периода лесных полевок в северных широтах известно для красной полевки и полевки Гаппера (*Clethrionomys gapperi*) в Северной Америке (Boonstra, 2012) и рыжей полевки (*Cl. glareolus*) в Восточной Европе (Жигальский, 2011).

Подобная тенденция отмечена в отношении продолжительности репродуктивного сезона красной полевки в северных областях обитания или горных районах. Обычно размножение здесь начинается только в мае и заканчивается в августе-сентябре (Ивантер, 1975; Марин, 1984; Байдулина, 1986; Мелкие..., 1986; Костенко, 2000; Бобрецов, 2009; Слуту, 2009). В других частях ареала вида с более мягким климатом размножение может проходить с апреля до конца сентября - начала октября, что составляет в среднем более 5 месяцев (Сурков, 1982а; Новикова, 1984). О сокращении репродуктивного периода красной полевки в Якутии примерно на месяц, по сравнению с более южными районами, сообщают Я.Л. Вольперт и Е.Г. Шадрин (Вольперт,

2002). В то же, время каких-либо существенных изменений сроков размножения в пределах этого обширного региона обнаружено не было (Ревин, 1984). Между тем, А.А. Меженный (Меженный, 1975) для популяции красной полевки низовьев р. Омолой (Заполярная Якутия) регистрировал и очень поздние для этого региона сроки начала репродукции – первая декада июня.

Период размножения красной полевки в СВА короче, по сравнению с популяциями из других частей ареала с более благоприятными климатическими условиями, например юга Дальнего Востока (Костенко, 2000). В то же время, в пределах региона наблюдается тенденция к сокращению сроков размножения в горных районах, а также при продвижении в северо-восточном направлении, то есть при ухудшении условий обитания.

Межгодовые колебания продолжительности сезона размножения во всех рассматриваемых нами пунктах существенны и не могли не привлечь нашего внимания. Этот вопрос будет рассмотрен в специальной главе. Однако при сравнении материалов из разных пунктов региона мы учитывали тот факт, что проводимый анализ охватывает временные промежутки, включающие равное или кратное количество лет с различным уровнем численности. Такая ситуация, по нашему мнению, должна нивелировать межгодовые различия и в значительной мере способствовать формированию общей картины.

Половое созревание и участие в размножении сеголеток. По материалам Т.В. Кошкиной и Ю.С. Короткова (Кошкина, 1975), самки красной полевки созревают в возрасте 17-22 дней. В это время они уже находятся в состоянии течки, а беременных самок авторы добывали в возрасте 25-30 дней (иногда и раньше). По данным Э.В. Ивантера (Ивантер, 1975), в Карелии молодые зверьки этого вида начинают активно размножаться в возрасте примерно 1 месяца. Близкие сроки, в три недели, приводит для красной полевки Н.В. Башенина (Башенина, 1977). В то же время, С.С. Шварц (Шварц, 1959) для красной полевки Заполярного Ямала указывает, что более раннего созревания первого выводка, чем через два месяца, ожидать не приходится. Близкие к двум месяцам сроки полового созревания сеголеток красной полевки в Якутии приводят Я.Л. Вольперт и Е.Г. Шадрин (Вольперт, 2002). Судя по материалам с юга Сахалина, участвовать в размножении молодые самки могут только по достижении возраста в 2,5 месяца (Сурков, 1967).

Последние посылы не подтверждаются имеющимися в нашем распоряжении материалами. На Челомдже готовые к размножению прибылые самки впервые регистрировались в уловах со второй декады июня, а их массовое размножение приходилось на третью декаду этого месяца. В близкие сроки достигают половой зрелости самки-сеголетки на Буюнде и Омолоне. Иная ситуация отмечена в других пунктах СВА. На Кулу первые молодые самки с набухшими матками и в состоянии беременности добывались только в конце июня. Массовое появление было

приурочено к первой декаде июля. Схожая картина получена при анализе данных с Анадыря. В этом пункте половозрелые прибылые самки ловились со второй декады июля. На Чауне единичные готовые к репродукции и размножающиеся самки-сеголетки появлялись в уловах только в конце июня. Между тем, массовое их участие в воспроизводстве популяции приходится только на третью декаду июля. То есть, появление половозрелых сеголеток в разных пунктах, в первую очередь, совпадает со сроками массового выхода молодняка.

В отношении сроков полового созревания самцов-сеголеток можно констатировать следующее. Несложные расчеты показали, что отмечаемые случаи активного сперматогенеза у прибылых самцов совпадают со сроками появления готовых к размножению самок-сеголеток. Одновременное половое созревание молодых самцов и самок красной полевки отмечал А.А. Меженный (Меженный, 1975). В то же время для близкого вида - рыжей полевки - установлено, что половое созревание прибылых самок происходит раньше на 0,5-1 месяца, чем у самцов (Европейская..., 1981). В результате чего начало размножения обеспечивается за счет оплодотворения их перезимовавшими самцами (возрастной кросс). По всей видимости, в нашем случае, перезимовавшие самцы могут иметь преимущество при первом спаривании с молодыми самками только благодаря социальной иерархии, но никак не из-за численного превосходства. В связи с этим следует отметить, что самцы-сеголетки красной полевки в СВА могут играть не последнюю роль в оплодотворении одновозрастных самок.

Сопоставляя даты появления первых пометов у перезимовавших самок со сроками отлова половозрелых сеголеток в различных пунктах СВА, мы рассчитали примерные сроки готовности последних к репродукции. Расчеты показывают, что на Челомдже, Буюнде и Омолоне первые роды у перезимовавших самок должны приходиться на первую-вторую декаду мая. Несколько позже это наблюдается на Кулу: в третьей декаде мая. В популяции красной полевки на Анадыре первые пометы самки приносят только в начале июня, а на Чауне, еще позднее – во второй декаде этого месяца. Можно заключить, что половое созревание сеголеток первых выводков в СВА происходит примерно в возрасте 1-1,5 месяцев. Для верховий р. Колымы аналогичный временной интервал был рассчитан А.А. Цветковой (Цветкова, 1990).

Степень участия в размножении прибылых зверьков является важным показателем интенсивности размножения. Изменение этого показателя по годам обычно связывают с плотностью популяции (Кошкина, 1975; Окулова, 1995; Чернявский, 2004; и др.). Доля половозрелых зверьков среди сеголеток в различных пунктах СВА представлена в таблице 3.11. В большинстве пунктов прибылые самки включаются в репродукцию в большем количестве, чем самцы. Судя по литературным данным, именно перевес в сторону половозрелых самок-сеголеток является наиболее типичной ситуацией, отмечаемой для этого вида (Кошкина, 1966а; Ревин, 1968;

Кошкина, 1975; Экология..., 1988; и др.). На Челомдже и Чауне между относительными долями половозрелых самцов и самок-сеголеток статистически значимой разницы не установлено.

Следует отметить, что, в целом, наблюдается тенденция к снижению доли участвующих в репродуктивном процессе сеголеток обоих полов при продвижении на север региона. Причем в большей степени это характерно для прибылых самцов, у которых степень участия в размножении относительно невелика на Омолоне, Анадыре и Чауне. Любопытно, но подобная тенденция отмечалась в СВА у землероек-бурозубок (Докучаев, 1990). Так, если на Омолоне были отмечены лишь единичные случаи, где можно предположить половое созревание самцов-сеголеток средней бурозубки, то на Челомдже участие последних в размножении было довольно обычно. Предположительно, это может быть связано с тем, что у самцов адаптивные возможности выражены слабее, чем у самок. Структурно-функциональные особенности в развитии половых клеток самцов, в отличие от самок, обуславливают наиболее высокую чувствительность гонад первых к неблагоприятным факторам среды (Мамина, 2010). Возможно, ухудшение экологических условий может оказывать влияние на половое созревание самцов-сеголеток. Однако, этот вопрос заслуживает отдельного изучения.

Таблица 3.11. Доля половозрелых прибылых самцов и самок красной полевки в различных пунктах СВА за все годы исследований

Пункт	♂♂		♀♀		Достоверность различий	
	Всего	Из них, половозрелых, %	Всего	Из них, половозрелых, %	φ -критерий	p
Челомджа	633	32,9	412	34,5	0,54	>0,05
Кулу	132	23,5	91	39,6	2,56	<0,01
Буюнда	863	37,5	558	52,9	5,69	<0,01
Омолон	1005	13,9	865	23,9	5,55	<0,01
Анадырь	191	9,4	148	21,6	3,13	<0,01
Чаун	127	14,9	95	15,8	0,17	>0,05

О более слабом участии в размножении сеголеток лесных полевок в тундре, по сравнению с тайгой, ранее сообщалось Б.С. Юдиным с соавторами (1976). По-видимому, это общая тенденция, которая так же характерна для леммингов рода *Lemmus*. Судя по литературным дан-

ным, в Колымской низменности молодняк леммингов довольно интенсивно принимает участие в летней репродукции (Чернявский, 1985а; Чернявский, 1999), в то время как на о. Врангеля прибылые зверьки в бесснежный период половой зрелости не достигают и в размножение не включаются (Чернявский, 1982). Авторы объясняют это суровыми условиями острова, в частности, коротким и холодным летом.

Тем не менее, некоторые исследователи отмечали общее повышение репродуктивной активности прибылых зверьков в северных популяциях лесных полевок (Ивантер, 1976; Martell, 1979; Вольперт, 2002; Жигальский, 2002). Имеющиеся в нашем распоряжении материалы этого не подтверждают. Видимого повышения числа половозрелых самок в пунктах с более суровыми климатическими условиями не наблюдается, а в некоторых случаях, напротив, можно отметить даже обратную тенденцию. Статистически значимые отличия по степени участия в размножении прибылых самцов и самок красной полевки в различных пунктах подтверждаются сравнением по критерию Пирсона ($\chi^2 = 190,3$; $df = 5$; $p < 0,01$ и $\chi^2 = 152,9$; $df = 5$; $p < 0,01$ соответственно).

На основании результатов сравнения относительных долей половозрелых прибылых самок и самцов от начала репродуктивного периода к его концу можно выявить ряд связанных с полом особенностей. Сезонное изменение процента сеголеток разного пола продемонстрировано на рисунке 3.7. Во всех локальных популяциях красной полевки в СВА от начала лета к его концу наблюдается закономерное снижение доли размножающихся прибылых самок и самцов. Причем, процент половозрелых самцов-сеголеток уменьшается большими темпами. В зависимости от пункта такое снижение может происходить в 10-50 раз. Судя по литературным данным, тому имеется следующее объяснение. В начале лета самцы-сеголетки достигают половой зрелости довольно дружно. Вероятно, что снижение доли репродуктивно активных самцов этой возрастной группы происходит вследствие «разбавления» популяции неполовозрелыми самцами, более поздних выводков (Экология..., 1988; Ивантер, 2000). Так же сообщалось, что у лесных полевок в размножение вступают по большей части самцы первопометники, а прибылые последующих генераций в большинстве своем не достигают половой зрелости (Ревин, 1968; Жигальский, 2011). К тому же, резкое снижение количества половозрелых самцов-сеголеток может быть связано с гибелью последних в результате повышенной активности. К обсуждению этого вопроса мы вернемся в следующем разделе.

Иная ситуация наблюдается у самок-сеголеток. Напротив, в июне размножающихся самок в уловах в ряде пунктов меньше, чем репродуктивно активных самцов. Можно предположить, что одной из причин может служить осторожность беременных самок и, как следствие, ограниченность их перемещений, а снижение подвижности может влиять на попадаемость их в

ловушки. Другой причинной наблюдаемой тенденции, вероятно, является более быстрое половое созревание прибылых самцов, по сравнению с самками. В последующие месяцы доля размножающихся самок-сеголеток в июле и августе изменяется не так сильно, как у самцов. На фоне достаточно резкого снижения процента половозрелых самцов-сеголеток участвующие в размножении молодые самки к концу лета встречались в большем количестве. Подобный ход сезонной динамики этого показателя установлен для популяции рыжей полевки в оптимуме ареала (Жигальский, 2011).

Возможно, отмеченная тенденция свидетельствует о том, что самки-сеголетки в СВА, в отличие от самцов, созревают в течение всего репродуктивного периода. Причем в размножение включаются самки не только первой, но и последующих генераций, а также, вероятно, и их «внучатое» поколение, что отмечалось некоторыми авторами (Кошкина, 1975). Среди самцов-сеголеток, по-видимому, половозрелости достигают в основном зверьки из первых пометов. Сопоставляя процент размножающихся самок и самцов-сеголеток в разные летние месяцы, к близким выводам приходят и другие исследователи (Кошкина, 1957; Ревин, 1968; Экология..., 1988).

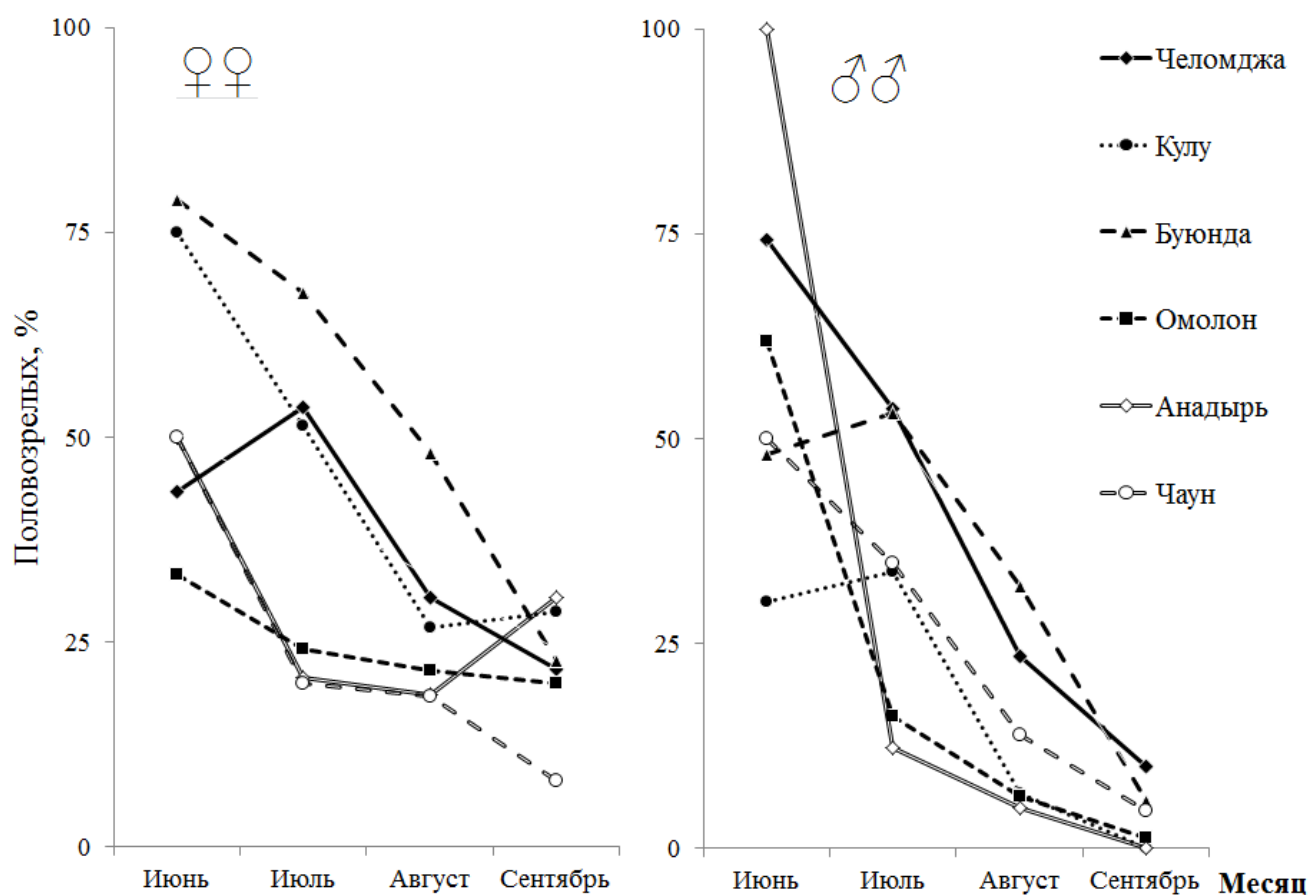


Рисунок 3.6. Изменение доли половозрелых прибылых самок и самцов красной полевки в летне-осенние месяцы в различных пунктах СВА.

Однако в разных пунктах процент участвующих в размножении самок-сеголеток неодинаков. На Челомдже, Кулу и Буюнде даже в середине лета больше половины всех молодых самок принимает участие в размножении. Тогда как в остальных, более северных пунктах, в это время половозрелых самок в 2-2,5 раза меньше. Отмеченная тенденция может указывать на то, что в этих локальных популяциях степень участия в размножении самок второй и последующих генераций существенно ниже. Отмеченная закономерность прослеживается на материалах других исследователей. Так, участие в размножении второй генерации прибылых самок красносерой полевки в Южной Якутии отмечал Ю.В. Ревин (Ревин, 1968), тогда как в центральной части этого региона в репродуктивный процесс в основном включались самки-первопометницы (Экология..., 1988). К близким выводам приходит Г. Буяльская (Bujalska, 1985), указывающая, что на крайней периферии ареала рыжей полевки самки-сеголетки из поздних выводков в год рождения половой зрелости практически не достигают.

Количество выводков. Важным показателем интенсивности размножения у полиэстральных видов считается количество пометов, приносимых самками за репродуктивный сезон. В литературе имеются сведения о том, что средняя величина количества выводков у красной полевки варьирует в зависимости от природной обстановки разных районов. Так, например, в благоприятных климатических условиях оптимальных частей ареала вида абсолютное большинство перезимовавших самок приносит три помета, но четвертый выводок также не редкость, а самки-сеголетки чаще всего имеют три помета (Кошкина, 1975; Окулова, 1975; Сурков, 1982а; Марин, 1984; и др.). В более суровых условиях, обычно на периферии ареала, количество выводков, приносимых зверьками за репродуктивный период, сокращается. Например, в Карелии (Ивантер, 1975), Ханты-Мансийском автономном округе (Слуту, 2009) и в таежной зоне Якутии (Вольперт, 2002) самки красной полевки прошлого года рождения за сезон размножения приносят не более трех пометов, а сеголетки - не более двух. В условиях Заполярья (Кольский п-ов, Полярный Урал, п-ов Ямал, Северная Якутия), перезимовавшие самки этого вида, за редким исключением, ограничиваются двумя выводками, а прибылые самки - одним (Кошкина, 1957; Шварц, 1959; Меженный, 1975; Мелкие..., 1986). По всей видимости, число пометов сокращается и на южных рубежах ареала. В Курганской лесостепи и Центральном Казахстане у перезимовавших самок красной полевки отмечено всего три, а у сеголеток только два помета (Новикова, 1984; Бекишбеков, 1988). На отчетливые географические отличия количества пометов, приносимых за сезон размножения у близкого вида рыжей полевки указывается в сводке «Европейская рыжая полевка» (Европейская..., 1981).

Проведя анализ карточек вскрытия и собтвенных материалов по СВА, мы приходим к заключению, что в изучаемом регионе подобная тенденция также присутствует. На Челомдже зимовавшие самки, а нередко и самки-сеголетки, за репродуктивный период приносят по три помета. В горном районе на Кулу число выводков, как у зимовавших самок, так и у прибылых ограничивается, в основном, двумя. Только однажды в 1983 году была добыта беременная третий раз старая самка. В буюндинской и омонской популяциях красной полевки количество пометов у перезимовавших самок лимитировано тремя, а у молодых двумя. За 10-летний период исследований на Буюнде только в 2009 году у трех прибылых самок была отмечена третья беременность. В этом отношении интересна ситуация на Анадыре. Зимовавшие самки, как и в остальных перечисленных пунктах, приносят за сезон размножения не более трех выводков; самки-сеголетки в основном два. Между тем, у прибылых самок в этом пункте в 1988 году также зарегистрированы случаи третьей беременности. По-видимому, потенциал к появлению третьих выводков у сеголеток в этих популяциях сохраняется, но реализуется он только в определенных благоприятных условиях. На Чауне число беременностей как у перезимовавших, так и у молодых самок в значительной мере сокращено. За сезон размножения первые обычно приносят два помета; вторые один помет, в редких случаях также два. Вероятно, что часть зимовавших самок приносит и третий выводок, однако вклад этой генерации в увеличение численности популяции представляется незначительным.

Таким образом, можно заключить, что в СВА наблюдается изменение количества выводков у самок в разных локальных популяциях красной полевки. В более суровых условиях количество пометов снижается. По всей видимости, причиной этому служит более короткий сезон размножения. Вероятно, самки просто физически не успевают принести больше пометов, чем им позволяет благоприятный для этого период, зависящий, по всей видимости, от факторов среды, градиент которых в пределах изучаемого региона закономерно изменяется в северо-восточном направлении.

Плодовитость. Величина выводка у лесных полевок - достаточно динамичный параметр. Количественное выражение показателя плодовитости находит связь с географией местности, сезоном года, возрастом животных, а также численностью популяции. В отношении географической изменчивости величины выводка внутри вида известно так называемое «правило Ренша» (Rensch, 1936; цит. по: Башенина, 1977), а также ряд его модификаций (Европейская ..., 1981). Это правило гласит, что у одного и того же вида млекопитающих плодовитость выше в холодных областях, нежели в теплом климате. Существование подобной тенденции для птиц и млекопитающих подтверждается материалами разных авторов. Для объяснения этого феномена предложено несколько гипотез, отнюдь не взаимоисключающих друг друга: продолжитель-

ность светового дня, межвидовая конкуренция и воздействие хищников (Пианка, 1981). Имеется и более простое объяснение, состоящее в том, что в условиях высоких широт, в связи с более суровым климатом, смертность повышена, и естественный отбор шел в направлении повышения плодовитости (Lord, 1961; цит. по: Большаков, 1972).

Исключительно высокую плодовитость красной полевки (9,8 эмбрионов на 1 самку) на Южном Ямале отмечал С.С. Шварц (Шварц, 1959). Правда позже на большем материале было показано, что средняя величина выводка в лесотундре Ямала действительно увеличивается, но не так значительно (7,5 эмбриона) (Бойков, 1970). Можно считать установленным увеличение величины выводка у лесных полевок при продвижении на север и северо-восток в пределах Якутии (Ревин, 1984; Вольперт, 2002).

Не так выражено варьирует размер выводка в разных пунктах ареала. Такие данные в некотором роде больше зависят от объема материала. Нижняя граница диапазона, судя по литературным данным, обычно соответствует 1 эмбриону; верхняя - в разных районах колеблется от 10 до 13 эмбрионов (Кошкина, 1957; Ревин, 1968; Ивантер, 1975; и др.). Самое большое зарегистрированное число эмбрионов у красной полевки равно 16 приводит В.С. Сурков (Сурков, 1971) (о. Сахалин).

Географические отличия плодовитости красной полевки в СВА представлены в таблице 3.12. При сравнении выборок критерием Краскела-Уоллиса выявлены статистически значимые различия ($H(5, N=1934)=48,67; p<0,01$). Не имея в распоряжении первичных данных по пункту Снежная Долина, мы приводим лишь среднее значение величины выводка красной полевки и его диапазон из работы С.В. Курышева (Курышев, 1985). Такой информации вполне достаточно для констатации того факта, что показатель плодовитости в этой популяции имеет наименьшее в региональном ряду значение, а число детенышей в помете, несмотря на значительную выборку, колеблется в более узких пределах.

Частоты встречаемости выводков различной величины представлены на рисунке 3.7. Для выборок из некоторых пунктов графики в значительной мере совпадают. Весьма сходную форму имеют вариационные ряды для Челомджи, Буюнды и Омолона. Вершины их практически совмещены, а сами кривые характеризуются умеренной положительной асимметрией. Диапазон числа детенышей в помете на Буюнде и Омолоне совпадает, а на Челомдже отличается от минимального и максимального значения всего лишь на единицу.

Несколько отличается от этой группы вариационный ряд для Кулу. Несмотря на то, что его графическое представление имеет сходную форму, в распределении признака присутствует умеренная левая асимметрия ($A=-0,41\pm 0,24$). По представлению некоторых авторов (Большаков, 1972; Ивантер, 1975), это свидетельствует о наличии тенденции к снижению плодовитости.

Между тем, по нашему мнению это скорее указывает на то, что возможность к увеличению плодовитости достигла предельных значений. В связи с чем, появление крупных выводков ограничено, а для приноса более мелких – препятствий нет (Докучаев, 1990). Для этой кривой получено отрицательное значение коэффициента эксцесса ($E=-0,17\pm 0,47$), что свидетельствует о разбросе частот ряда и недостаточной надежности средней арифметической. Абсолютная амплитуда величины помета в этом пункте меньше, чем в других. Невысокие значения верхнего и нижнего пределов, полученных в этом пункте, скорее всего, связаны с размером выборки.

Таблица 3.12. Величина выводка у красной полевки в различных пунктах СВА

Пункт	<i>n</i>	<i>Lim</i>	<i>M±m</i>
Снежная Долина	128	2-9	6,2±0,32
Челомджа	442	2-13	7,0±0,07
Кулу	103	3-10	6,7±0,15
Буюнда	619	1-14	7,0±0,06
Омолон	482	1-14	6,6±0,09
Анадырь	238	3-14	7,3±0,12
Чаун	49	2-15	7,9±0,29

Примечание: *n* – количество самок с эмбрионами и плацентарными пятнами.

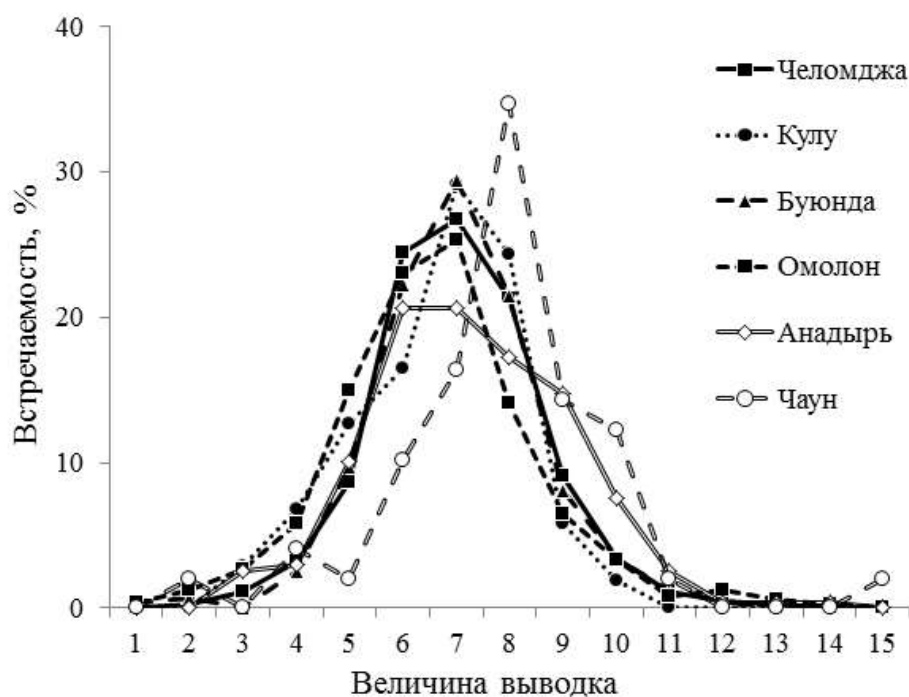


Рисунок 3.7. Географические отличия величины выводков красной полевки в СВА.

Изменение величины выводка в горах имеет самостоятельное теоретическое значение. Район Кулу можно со всей уверенностью отнести к высокогорью, ведь минимальные отметки, на которых проводились работы, расположены выше 800 м над уровнем моря. Снижение плодовитости у красной полевки в горах Юго-Западного Забайкалья отмечали Г.М. Хабаева и Ц.З. Доржиев (Хабаева, 1982). На примере рыжей полевки к сходным выводам приходит Я. Зейда (Zejda, 1966). По мнению этих исследователей, уменьшение выводка в горах является адаптацией к обитанию в суровых условиях гор и может обеспечивать лучшее выживание молодняка. В то же время имеются и прямо противоположные сведения. Так в верхних поясах Кузнецкого Алатау средний выводок самок красной полевки несколько повышался (Дмитриева, 1989), однако выборки, по нашему мнению, слишком малы для таких выводов. По сообщению О.А. Жигальского с соавторами (Жигальский, 1986, 1987б), на Западном Саяне у красной и красносерой полевок статистической зависимости величины выводка от высотной поясности гор обнаружить не удалось. Не выявлено значительных отличий в плодовитости красной полевки на равнине и в горах на Урале (Большаков, 1972).

Вариационная кривая для анадырской популяции красной полевки имеет некоторые отличия. Для этого ряда получен довольно низкий коэффициент островершинности ($E=0,33\pm 0,31$) и отмечена умеренная положительная асимметрия ($A=0,24\pm 0,16$). Ряд бимодален в значениях 6 и 7. Значительна в выборке и доля значений в 8 и 9 эмбрионов. Размах величины помета здесь не обнаруживает известного для вида нижнего предела. Однако верхний предел приближается к максимальному для региона. Материалы по этому району, опубликованные в более раннее время (Юдин, 1976), указывают на довольно высокое значение величины выводка – $7,90\pm 0,30$ ($n=19$). Ряд здесь характеризуется сильной отрицательной асимметрией ($A=-1,01\pm 0,53$), а частота встречаемости модального значения ($M_0=9$) составляет 42,1 %.

Особняком стоит вариационный ряд популяции красной полевки на Чауне. В отличие от других пунктов, мода смещена на единицу по оси абсцисс. Пик кривой располагается в значении 8, а коэффициент эксцесса ($E=3,48\pm 0,67$) имеет самую большую величину среди рассматриваемых рядов, что свидетельствует о типичности и надежности средней. Невелико здесь значение коэффициента асимметрии ($A=0,21\pm 0,67$). Индивидуальная вариация размера выводка на Чауне, несмотря на скромный набор данных, составляет от 1 до 15 эмбрионов. Таким образом, здесь отмечен региональный максимум по этому показателю.

Основной вывод, который можно сделать по географической изменчивости величины выводка красной полевки, следующий. Отчетливо просматривается увеличение средней величины выводка в регионе в северо-восточном направлении. Биологическое значение высокой плодовитости животных в высоких широтах, по мнению С.С. Шварца (Шварц, 1963, с. 65), оче-

видно, так как: «В условиях Крайнего Севера период, благоприятствующий размножению и росту молодняка, короче, чем в других ландшафтно-географических зонах. При отсутствии у животных других специфических особенностей, это должно вести к сокращению числа возможных генераций...», а «...при сокращении количества пометов увеличение плодовитости имеет, естественно, особое значение».

Судя по литературе, на плодовитость самок лесных полевок значительное влияние оказывает их возраст. То, что у перезимовавших самок красной полевки отмечаются более крупные выводки, известно давно (Наумов, 1948; Ивантер, 1975; Буйдалина, 1986; Дмитриева, 1989; Костенко, 2000; Слуту, 2009). На большом массиве данных по рыжей полевке было показано, что возрастные различия плодовитости у сеголеток и перезимовавших отчетливо выступают на любом материале, в любой точке ареала (Амантаева, 1974; Европейская ..., 1981). С другой стороны, имеются сведения о том, что плодовитость меньше, чем у зимовавших самок, только у одномесечных сеголеток, а у более старших прибылых величина выводка сравнима с таковой у старых самок (Вольперт, 2002).

В таблице 3.13 представлены данные по плодовитости перезимовавших и прибылых самок красной полевки в различных пунктах СВА. В пяти пунктах из шести статистически значимых различий не установлено. На Анадыре величина помета у разновозрастных самок достоверно отличалась, но все же на предельном уровне значимости. Тенденция к снижению этого показателя наблюдалась на Омолоне и Буюнде. Так же, по сообщению С.В. Курышева и Л.П. Курышевой (Курышев, 1988а), плодовитость перезимовавших самок на Снежной Долине была выше, чем у прибылых. Проведенный анализ показывает, что у красной полевки в СВА изменение величины выводка в зависимости от возраста самок не всегда хорошо выражена, как отмечается в других частях ареала вида, но, в ряде случаев, тем не менее, присутствует.

Сезонные отличия величины выводка у красной полевки отмечались во многих частях ареала. Мнение о направлении такой изменчивости (увеличение или уменьшение плодовитости) у разных авторов часто расходится (Innes, 1993), впрочем, как и объяснение причины этого явления. В ряде работ установлено увеличение величины выводка у самок в течение репродуктивного периода от весны к осени (Сурков, 1971; Ивантер, 1975; Слуту, 2009). Такую закономерность объясняют постепенным улучшением кормовых и погодных условий, а в некоторых случаях и повышением плодовитости самок по достижению зрелого возраста. Однако, большинство исследователей наблюдали обратный процесс: сокращение величины последующих выводков в течение сезона размножения, хотя запасы корма становились богаче, а погодные условия оптимизировались (Бромлей, 1970; Тупикова, 1971; Кошкина, 1975; Дмитриева, 1989; Dodson, 1989). Эти авторы предполагают, что плодовитость может снижаться вследствие исто-

щения организма самок от предыдущих родов, а также в связи с сезонным нарастанием численности и усилением популяционного пресса. Н.Г. Дмитриева (Дмитриева, 1989) дистанцировала эти два предположения: у зимовавших самок выводки уменьшаются из-за истощения организма, а у самок-сеголеток снижение происходит в результате повышения плотности популяции.

Таблица 3.13. Средняя величина выводка самок красной полевки разного возраста в различных пунктах СВА: обозначения см. в табл. 3.12.

Пункт	Перезимовавшие самки			Самки-сеголетки			Критерий	
	n	Lim	M±m	n	Lim	M±m	Манна-Уитни	
							Z	p
Челомджа	202	2-13	7,0±0,12	240	3-13	7,1±0,09	-0,37	>0,05
Кулу	73	3-10	6,8±0,18	30	4-10	6,4±0,25	1,62	>0,05
Буюнда	373	1-14	7,0±0,09	246	1-12	7,1±0,10	-1,70	>0,05
Омолон	287	1-14	6,7±0,11	195	1-13	6,5±0,13	1,83	>0,05
Анадырь	195	3-14	7,4±0,14	43	4-11	6,8±0,24	2,03	<0,05
Чаун	34	2-11	7,8±0,31	15	4-15	8,0±0,63	0,52	>0,05

Для анализа сезонных изменений величины выводка мы использовали данные только по беременным самкам, а при выделении выборок учитывали месяц, в котором, предполагаемо, должны произойти роды. Полученные результаты представлены в таблице 3.14. Несмотря на некоторые отличия в средних величинах, непараметрический дисперсионный анализ Краскела-Уоллиса подтвердил статистически значимые различия между сформированными группами только в двух пунктах – на Омолоне и Анадыре. Это указывает на существование сезонных различий в плодовитости в этих пунктах. В остальных районах, несмотря на значительный набор данных, различий выявить не удалось. По Омолону в нашем распоряжении были материалы за четыре месяца (май, июнь, июль и август), на Анадыре - за три (здесь отсутствовали майские сборы). В первом пункте величина выводка в мае была заметно меньше, чем в июне и июле. В свою очередь, в эти месяцы плодовитость самок выше, чем в августе. Сходная картина наблюдается на Анадыре. Здесь величина помета выше в июне, чем в других месяцах. Таким образом, в омолонской популяции красной полевки плодовитость весной еще невысока. Затем, в июне-июле происходило ее увеличение, с последующим снижением в августе. В связи с отсутствием материалов по плодовитости самок в мае, сложно подтвердить или опровергнуть вышеизложенные факты для Анадыря. Между тем, наиболее высокий показатель величины выводка в этом пункте отмечен в июне, а затем, в течение последующих месяцев происходило его

снижение. В связи с этим можно предположить, что увеличение плодовитости в обоих пунктах наблюдается в июне. Объяснение этому может быть следующим. Выводки ранневесенней генерации в СВА попадают в не совсем благоприятные, как в трофическом, так и погодном, аспекте условия. Кормность местообитаний еще низка вследствие слабой вегетации растений. Нередки в это время и повторные заморозки, несомненно, губительные для выходящего из нор молодняка. Пометы же, принесенные в начале или середине лета, распадутся в самое благоприятное во всех отношениях время. Обилие кормов и оптимальный температурный режим обеспечат максимальную выживаемость прибылых зверьков. Что касается выводков более поздних генераций, они попадают в малоблагоприятные условия. Вторая половина августа в СВА практически начало осени; сентябрь время первых заморозков, а, нередко, и снегопадов.

Таблица 3.14. Изменение средней величины выводка зимовавших и прибылых самок красной полевки в разные месяцы репродуктивного сезона в СВА: обозначения см. в табл. 3.12.

Пункт	Май		Июнь		Июль		Август		Критерий	
									Краскела-Уоллиса	
	<i>n</i>	<i>M±m</i>	<i>n</i>	<i>M±m</i>	<i>n</i>	<i>M±m</i>	<i>n</i>	<i>M±m</i>	<i>H</i>	<i>p</i>
Челомджа	11	6,6±0,31	29	7,2±0,23	47	7,0±0,19	33	7,3±0,22	2,67	>0,05
Кулу	4	6,5±1,19	19	7,0±0,29	18	6,9±0,40	8	5,6±0,45	4,21	>0,05
Буюнда	-	-	25	7,4±0,29	112	7,1±0,15	70	7,4±0,21	1,48	>0,05
Омолон	23	5,6±0,28	56	7,1±0,19	68	6,5±0,14	25	6,0±0,31	19,77	<0,01
Анадырь	-	-	17	8,5±0,36	31	7,0±0,28	14	7,0±0,23	11,68	<0,01
Чаун	1	4	15	8,1±0,42	10	8,2±0,80	4	8,8±0,25	3,16	>0,05

Последовательное увеличение, а затем снижение величины выводков у красной полевки отмечено на Европейском Севере (Куприянова, 1986), в среднетаежном Зауралье (Буйдалина, 1986), Якутии (Вольперт, 2002) и в бассейне оз. Байкал (Доржиев, 2013).

Наиболее малочисленные выводки у перезимовавших самок этого вида в начале периода размножения (весной) регистрировали Ю.В. Ревин (Ревин, 1968) в Южной и В.Г. Кривошеев (Кривошеев, 1964) в Северо-Восточной Якутии. Уже в июне эти авторы отмечали возрастание показателя плодовитости. Сравнивая величину выводков разных порядков у полевых мышей (*Apodemus agrarius*) Е.В. Карасева (Карасева, 2008) установила, что вторые выводки у старых самок, приносимые в наиболее благоприятное время, были несколько больше остальных. По сообщению Н.В. Башениной (Башенина, 1977), сравнение изменений размеров вывода в зави-

симости от очередности пометов показывает, что последние, всегда меньше. К аналогичным выводам приходит Н.Е. Докучаев (Докучаев, 1990, с. 52), заключив, что сезонное изменение величины выводка у землероек-бурозубок является примером: «...адаптивной стратегии, обеспечивающей максимальное выживание потомства». По всей видимости, такая особенность биологии размножения свойственна многим видам микромаммалий. Она призвана обеспечить максимальную выживаемость молодняка в сложный в кормовом отношении период.

С другой стороны, отмеченные нами статистически значимые различия характерны только для двух пунктов – Омолона и Анадыря. В первом пункте, при сравнении средней величины выводка у перезимовавших и прибылых самок, нами были установлены достоверные отличия, а во втором – сильная тенденция к таковым. Если на различия между плодовитостью самок красной полевки в мае и июне с большой долей уверенности можно отнести эффекту сезонности, то последующее снижение размера помета предположительно, может быть вызвано включением в июльские и августовские выборки менее плодовитых сеголеток (Бромлей, 1970). Чтобы проверить, не является ли обнаруженная закономерность простым математическим искажением, ниже мы проведем подобный анализ только среди перезимовавших зверьков красносерой полевки, у которых сезонная изменчивость величины выводка обнаружена в большем числе пунктов.

Эмбриональная смертность. В отличие от некоторых исследователей (например: Krebs, 1974; Окулова, 1975), мы как и П.А. Пантелеев (Пантелеев, 2008) склонны считать, что резорбцию эмбрионов следует относить к показателям размножения, а не смертности. Успех размножения, в том числе зависит и от уровня эмбриональных потерь. Известно, что их формирование у грызунов связано не только с нарушениями в «материнском» организме, но и с оплодотворяющей способностью сперматозоидов (Мамина, 2010). По утверждению этого автора, одни морфологические изменения в половых клетках самцов приводят к гибели эмбрионов до имплантации, другие к рассасыванию уже имплантированных зачатков. В природных популяциях резорбция эмбрионов наблюдается значительно реже, чем смертность на стадиях оплодотворенных яйцеклеток (Амантаева, 1974; Башенина, 1977; Артемьев, 1981). При сравнении эмбриональных потерь после имплантации у двух линий лабораторных мышей и рыжей полевки из естественной популяции В.П. Мамина (Мамина, 2010) установила, что процент таких потерь зависит, в первую очередь, от количества сперматозоидов с аномалией головки.

Интерес вызывает сообщение, что доимплантационная гибель возрастает в наиболее благоприятных для популяции условиях (Амантаева, 1974). Уменьшение таких потерь у рыжей полевки в северном и восточном направлениях (более суровые условия) наблюдали Ю.Т. Артемьев и С.М. Окулова (Артемьев, 1984). Проверка двух гипотез, которые могут объяснить это яв-

ление, приведена в более ранней статье одного из авторов (Артемьев, 1981). Справедливость «экологической» и «генетической» гипотез он доказывал следующим образом. Первая гипотеза была бы верна, если увеличение доимплантационных потерь наблюдалось при стабильном ухудшении условий обитания. Этого как раз не наблюдается. Напротив, при уменьшении смертности до имплантации в стабильно худших условиях справедлива будет вторая гипотеза. Потому как, по мнению этого автора, в длительно неблагоприятных условиях мутации, понижающие приспособленность, устраняются отрицательным отбором.

Иная ситуация наблюдается с резорбцией уже имплантированных эмбрионов. Здесь видится прямо противоположная тенденция, что вполне вероятно, учитывая неодинаковость причин формирования эмбриональных потерь до и после имплантации. Так сравнивая уровень гибели эмбрионов у красной полевки в Карелии с оптимальной зоной для этого вида в таежной Сибири Э.В. Ивантер (Ивантер, 1975) заключил, что рассасывание зачатков на периферии ареала встречается заметно чаще. Подобная тенденция для этого вида отмечена и в лесной зоне Западной Сибири (Слуту, 2009). В частности установлено, что в отличие от восточной популяции, которая находится в более суровых климатических условиях, в западной гибель зародышей выражена слабее. Такая же закономерность установлена для географических популяций рыжей полевки (Европейская ..., 1981).

Частота случаев резорбции эмбрионов у беременных самок в различных пунктах СВА продемонстрирована в таблице 3.15. Чаще всего наблюдалась гибель одного эмбриона. Максимальные потери могли достигать и до четырех зародышей. Реже прерывание нормального течения беременности наблюдалось в популяциях из Магаданской области (Снежная Долина, Челомджа и Кулу), а чаще всего – в северных популяциях – на Анадыре и Чауне. Более того, между минимальными и максимальными значениями показателя присутствуют и промежуточные – Буюнда и Омолон. Статистически значимые различия частот встречаемости резорбции эмбрионов в географически удаленных популяциях подтверждается сравнением по критерию Пирсона ($\chi^2 = 10,32$; $df=5$; $p < 0,05$). Таким образом, можно заключить, что в отношении эмбриональной смертности после имплантации существует тенденция к повышению частоты встречаемости самок с нарушениями беременности в направлении с юго-запада на северо-восток.

Если обратиться к предположениям, сформулированным Ю.Т. Артемьевым (Артемьев, 1981), то становится очевидным тот факт, что для случая повышения постимплантационных потерь будет верна «экологическая» гипотеза. То есть, плодная смертность в более суровом климате, в отличие от доимплантационной, наоборот возрастает. Так, судя по результатам, полученным Н.М. Окуловой (Окулова, 1975), у красной полевки на юге Западной Сибири уровень эмбриональных потерь зависел от суммы температур за конец весны – начало лета. Чем холод-

нее был этот период, тем больше рассасывалось эмбрионов. Это могло бы объяснить высокий уровень резорбции у самок красной полевки на Анадыре и Чауне, так как известно, что весна и начало лета в этих пунктах холодней, если бы не два противоречащих этому обстоятельства. Во-первых, как будет показано ниже, максимальные значения эмбриональных потерь на Анадыре обнаружены у прибылых самок, которые в этих пунктах размножаются позже, когда условия становятся более благоприятными. Во-вторых, в сходных климатических условиях Колымского нагорья (Кулу) плодная гибель у самок красной полевки тоже низка (отмечена только в 1982 г. в одном помете). Учитывая последнее обстоятельство можно предположить, что в условиях ниже оптимальных повышенная плодовитость (на Кулу, по сравнению с Анадырем и Чауном, плодовитость в среднем невысока) может приводить к истощению организма самок, а в конечном итоге, это может отразиться на течении беременности (Шварц, 1963).

Таблица 3.15. Резорбция эмбрионов у самок красной полевки в различных пунктах СВА

Пункт	Встречаемость самок с резорбцией эмбрионов		Доля резорбирующихся эмбрионов от их общего количества у всех беременных самок	
	Всего беременных самок	Из них, с резорбцией эмбрионов,	Всего эмбрионов	Из них, резорбирующихся,
		%		%
Челомджа	133	3,0	859	0,6
Кулу	49	2,1	320	0,3
Буюнда	215	8,4	1562	1,5
Омолон	186	9,1	1103	2,4
Анадырь	62	14,5	507	11,1
Чаун	24	16,7	210	11,0

В связи с этим интересны результаты, полученные А.С. Бурделовым и В.Л. Шевченко (Бурделов, 1986) в отношении плодной гибели у семи видов млекопитающих. Оказалось, что чем больше среднее количество зародышей у того или иного вида, тем чаще у него встречается резорбция. Причину таких различий авторы в работе не обсуждают. В нашем случае такое положение может быть сформулировано в отношении разных популяций: чем выше средняя плодовитость в определенной популяции, тем чаще наблюдается гибель эмбрионов, а соответственно, и выше уровень постимплантационной смертности. Опираясь на это, можно предположить, что причиной редких случаев резорбции у беременных самок на Кулу, является отно-

сительно невысокая плодовитость последних в этом пункте. Тем не менее, Н.В. Башенина (Башенина, 1977) считает, что величина эмбриональной смертности не связана с размером выводка, а всецело зависит от конкретных условий, например, таких, как кормность местообитаний.

Более выраженной тенденцией к увеличению в северо-восточном направлении характеризуется доля резорбирующихся эмбрионов по отношению к их общему количеству (Табл. 3.15). При сравнении различия статистически значимы ($\chi^2 = 179,14$; $df=5$; $p < 0,01$). Если на Челомдже гибнет меньше одного процента от всех эмбрионов, то на Анадыре и Чауне зародышей рассасывается почти в 20 раз больше. В таком случае, постимплантационные потери могут заметно влиять на фактическую плодовитость. Тем не менее, как мы показали выше, плодовитость у красной полевки в этих пунктах, по сравнению с другими, все же, относительно высока.

Проанализировав значительный материал по эмбриональным потерям у рыжей полевки, Р.А. Амантаева (Амантаева, 1974) показала, что с возрастом зверьков плодная гибель практически не связана. В свою очередь, в некоторых работах приведены сведения о частоте встречаемости гибели зародышей у зверьков разного возраста. Так в Ханты-Мансийском автономном округе у красной полевки рассасывание имплантированных эмбрионов наблюдалось исключительно у перезимовавших самок (Слуту, 2009). Выше такой показатель был в этой возрастной группе и в Кемеровской области (Окулова, 1975). Иная ситуация наблюдалась на Северном Урале: в большей мере эмбриональные потери приходились на молодых зверьков (Тестов, 1987). И опять же на Алтае величина резорбции у старых и молодых зверьков практически не отличалась (Марин, 1984).

Возрастные различия частоты встречаемости самок с резорбцией эмбрионов в СВА представлены в таблице 3.16. В анализ не вошли данные по Кулу и Чауну, так как в этих пунктах резорбция эмбрионов отмечалась только у перезимовавших самок. В общем, эмбриональная смертность практически во всех пунктах, кроме Анадыря, выше у старых самок, но различия, в целом, недостоверны.

Между тем, сопоставляя проценты резорбирующихся эмбрионов от их общего числа у перезимовавших и сеголеток, достоверные различия выявлены на Анадыре (Табл. 3.17). В этом пункте потери у самок-сеголеток составляют почти третью часть всех имплантированных зародышей, в то время как у перезимовавших зверьков их рассасывается в два раза меньше.

Можно заключить, что одним из регуляторов плодовитости в некоторых популяциях может быть смертность эмбрионов после имплантации. Так, по утверждению В.И. Евсикова и М.А. Потапова (Евсиков, 2011, с. 10): «... изменение уровня эмбриональной ... смертности обеспечивает популяциям млекопитающих адаптацию к меняющимся условиям внешней сре-

ды...», а «... роль эмбриональной ... смертности в поддержании оптимальной плодовитости, вырисовывается для многих видов животных».

Таблица 3.16. Резорбция эмбрионов у самок красной полевки разного возраста в СВА

Пункт	Перезимовавшие самки		Прибылые самки		Достоверность различий	
	Всего самок	Из них, с резорбцией эмбрионов, %	Всего самок	Из них, с резорбцией эмбрионов, %	φ -критерий	p
Челомджа	48	4,2	85	2,4	0,57	>0,05
Буюнда	96	11,5	119	5,9	1,46	>0,05
Омолон	115	10,4	71	7,0	0,80	>0,05
Анадырь	48	10,4	14	28,6	1,55	>0,05

Таблица 3.17. Доля резорбирующихся эмбрионов от их общего количества у самок красной полевки разного возраста в СВА

Пункт	Перезимовавшие самки		Прибылые самки		Достоверность различий	
	Всего эмбрионов	Из них, резорбирующихся, %	Всего эмбрионов	Из них, резорбирующихся, %	φ -критерий	p
Челомджа	341	0,6	518	0,6	0,01	>0,05
Буюнда	712	1,8	850	1,3	0,85	>0,05
Омолон	756	2,4	348	2,6	0,20	>0,05
Анадырь	379	8,2	128	19,5	3,28	<0,01

Вклад перезимовавших и прибылых самок в прирост численности популяции. Результирующим показателем, отражающим интенсивность размножения перезимовавших и прибылых самок, является так называемый репродуктивный вклад этих когорт в прирост численности популяции. Оценка относительной продуктивности зимовавших и самок-сеголеток производилась путем подсчета нормально развитых эмбрионов и плацентарных пятен у всех размножающихся самок и выражалась для каждой возрастной группы в процентах. По сути, это сумма всех ре-

продуктивных показателей, которые мы рассмотрели в настоящей главе: количество пометов, степень участия прибылых самок в репродуктивном процессе, плодовитость и уровень эмбриональной смертности. Нами произведен расчет этого показателя для различных пунктов СВА (Табл. 3.18).

Таблица 3.18. Вклад перезимовавших самок красной полевки в прирост численности популяции

Пункт	Всего эмбрионов и плацентарных пятен	Из них, у перезимовавших самок, %	Достоверность различий	
			φ -критерий	p
Челомджа	4022	51,3	2,36	<0,01
Кулу	689	73,2	17,87	<0,01
Буюнда	4299	59,1	16,98	<0,01
Омолон	3197	60,4	16,81	<0,01
Анадырь	1731	83,1	42,62	<0,01
Чаун	386	68,9	10,78	<0,01

Доли вклада разновозрастных групп во всех рассматриваемых районах статистически значимо различались. Практически равный репродуктивный вклад зимовавших и прибылых самок отмечен на Челомдже. Процент относительной продуктивности самок-сеголеток на Буюнде и Омолоне сопоставим с таковым на Челомдже и в сравнении довольно высок. Промежуточное значение по этому показателю занимает популяция с Чауна.

Иная ситуация наблюдается в других пунктах - Кулу и Анадырь. Основная продукция здесь производится перезимовавшими зверьками, и только треть всего потомства приносят прибылые самки. Таким образом, в этих популяциях прирост численности и поддержание ее уровня в основном обеспечивается перезимовавшими особями. По-видимому, наравне с постнатальной смертностью и невысокой интенсивностью размножения прибылых, это является основной причиной невысокой численности красной полевки в этих пунктах. Напротив, на Челомдже, Буюнде, а также Омолоне и Чауне уровень относительной численности выше, именно за счет интенсивного размножения молодых зверьков.

Красно-серая полевка. Сроки и продолжительность размножения. По данным, полученным на Челомдже, признаки полового созревания у самцов в этом пункте наблюдаются уже

в марте (Лазуткин, 1997). Судя по карточкам вскрытия, проба, взятая в третьей декаде этого месяца, подтвердила наличие сперматогенеза у 46,4 % обследованных перезимовавших самцов ($n=28$). На Омолоне в этом же месяце все без исключения самцы были готовы к размножению ($n=9$). Иная ситуация наблюдается на Кулу: один добытый в марте самец имел еще не развитые генеративные органы. Из четырех самцов, отловленных в конце апреля, только у одного был зарегистрирован активный сперматогенез. И лишь в мае все без исключения самцы были полностью готовы к размножению. Из всего вышеизложенного следует, что в горных условиях на Кулу самцы созревают несколько позже, чем на Челомдже и Омолоне, но все же раньше, чем самки. Такая особенность отмечалась и другими авторами на Урале (Семенов, 1974а), в Якутии (Ревин, 1968) и на Сахалине (Сурков, 1971).

Сроки окончания размножения самцов, регистрируемые по степени регрессии семенников и придатков, в разных пунктах СВА несколько варьируют. Самцы со «спавшимися» семенниками начинают регистрироваться в уловах со второй половины августа, а уже в сентябре деградация тестикул наблюдается практически у всех особей. На Челомдже, Буюнде и Анадыре «спавшиеся» гонады у самцов отмечаются с августа. Причем, в последнем пункте семенники с явными признаками деградации регистрируются в августе уже у половины всех особей. На Кулу и Омолоне первые заканчивающие размножение самцы начинают встречаться только в сентябре. По-видимому, несмотря на различные условия обитания красно-серой полевки в СВА, сроки завершения репродуктивного процесса являются индивидуальными для каждой популяции. Так, а более южных районах (о. Сахалин) самцы могут поддерживать половую потенцию вплоть до середины октября, а в исключительных случаях, даже до начала ноября (Сурков, 1976).

Сроки начала размножения в различных пунктах СВА варьируют в пределах двух декад и практически сопоставимы с таковыми у красной полевки. В большинстве пунктов размножение начинается в конце апреля – начале мая (Табл. 3.19). В исключительных случаях, спариваться самки могут и раньше. Так на Омолоне 29 апреля 1973 г. была добыта самка с небольшими эмбрионами. Расчет показывает, что покрыта эта особь была в начале третьей декады апреля. На основе имеющихся материалов только для анадырской популяции мы не смогли установить сроков более ранних, чем третья декада мая.

Таблица 3.19. Сроки начала размножения и соотношение разных групп размножающихся самок красно-серой полевки в июне в СВА

<i>Пункт</i>	<i>Расчетные даты первого спаривания у самок, число и месяц (крайние даты)</i>	<i>Выход сеголеток</i>		<i>Исследовано самок в июне</i>			
		<i>Дата поимки первых сеголеток, число, месяц</i>	<i>Массовый выход сеголеток</i>	<i>Всего</i>	<i>В состоянии эструса, %</i>	<i>Беременных в первый раз, %</i>	<i>Кормящих и беременных во второй раз, %</i>
Челомджа	26 IV - 15 V	16 VI	II декада июня	42	0	2,4	97,6
Кулу	4 V - 27 V	29 VI	I декада июля	13	0	30,8	69,2
Буюнда	7 V - 27 V	26 VI	III декада июня	11	0	18,2	81,8
Омолон	21 IV - 22 V	20 VI	III декада июня	4	0	25,0	75,0
Анадырь	21 V - 29 V	4 VII	I декада июля	26	3,8	38,5	57,7

Как и у красной полевки, у красно-серой в различных пунктах хорошо выражены различия в сроках перехода сеголеток к самостоятельной жизни (Рис. 3.10). Уже в июне на Челомдже, Буюнде и Омолоне молодые зверьки составляют почти половину от всех отловленных зверьков. На Кулу, и особенно на Анадыре, доля сеголеток в июньских выборках в разы ниже. Если в первых упомянутых пунктах прибылые весенней генерации добывались в первой-второй декадах июня, а массовый выход обычно приурочен к третьей декаде этого месяца, то на Кулу и Анадыре эти даты смещены. Первых сеголеток здесь регистрировали в уловах только с конца июня или начала июля, а массовое их появление можно отнести только к июлю.

На более ранние сроки начала размножения красно-серой полевки на Челомдже, Буюнде и Омолоне также указывает и процентное соотношение самок с первой и повторной беременностями (Табл. 3.19). Так на Челомдже в июне большинство перезимовавших самок были беременны во второй раз (некоторые даже в третий). На Буюнде и Омолоне доля беременных самок во второй раз или кормящих первый выводок в этом месяце была достаточно высока. Напротив, на Кулу и, особенно на Анадыре, процент повторно беременных и кормящих перезимовавших самок в июне ниже, чем в предыдущих пунктах. В СВА самки завершают репродуктивный сезон во второй декаде августа – второй декаде сентября, причем, межгодовые колебания, заметно превышают региональные (Табл. 3.20). Наиболее поздние сроки окончания размножения зарегистрированы на Челомдже (третья декада сентября), наиболее ранние - на Анадыре (первая декада сентября). Учитывая частоту встречаемости беременных самок в конце лета – начале осени можно заключить, что репродуктивный процесс у этого вида в СВА затухает в сентябре.

Климатические особенности региона, отражаются на общем периоде размножения красно-серой полевки. На Челомдже он составляет от 3 до 4,5 месяцев. На Кулу, Буюнде и Омолоне, такой период сокращается, в связи с более ранним окончанием репродуктивного сезона и составляет от 3 до 4 месяцев. В еще более сжатые сроки проходит размножение самок красно-серой полевки на Анадыре (3-3,5 месяца). То есть, как и у красной полевки, длина репродуктивного периода у красно-серой полевки сокращается по мере продвижения на северо-восток региона. По сравнению с югом Дальнего Востока (Костенко, 2000), репродуктивный период красно-серой полевки в СВА почти в 2 раза короче.

На сокращение сроков размножения на востоке и севере о. Хоккайдо, по сравнению с его южной частью, ссылаясь на более низкие весенние температуры, указывают японские исследователи (Капеко, 1998). Сокращение сроков размножения у этого вида в северном направлении отмечено в Якутии (Вольперт, 2002). Сопоставляя сроки размножения красно-серой полевки на протяжении Уральского хребта, к аналогичным выводам приходит Р.А. Семенов (Семенов, 1982). Так, если на Южном Урале период размножения может длиться до 6 месяцев (Мелкие...,

1986), то на Среднем Урале он уже составляет около 3,5 месяцев (Семенов, 1974а), а на Полярном не превышает 2,5-3 месяцев (Семенов, 1974б, 1982).

Таблица 3.20. Сроки окончания размножения и доля беременных самок красно-серой полевки в августе-сентябре в различных пунктах СВА

Пункт	Расчетные даты родов последних беременных самок, число и месяц (крайние даты)	Доля беременных самок среди размножающихся в августе-сентябре			
		Всего размножающихся самок в августе	из них беременных, %	Всего размножающихся самок в сентябре	из них беременных, %
Челомджа	15 VIII - 21 IX	130	35,4	85	2,4
Кулу	25 VIII - 10 IX	6	33,3	1	0
Буюнда	23 VIII - 8 IX	118	34,8	41	4,9
Омолон	14 VIII - 7 IX	20	55,0	10	0
Анадырь	15 VIII - 2 IX	18	38,9	7	0

Половое созревание и участие в размножении сеголеток. Готовые к размножению самки-сеголетки красно-серой полевки в уловах появляются в конце июня - начале июля. На Челомдже первых прибылых самок с эструсом (а также беременных) добывали с третьей декады июня. Судя по срокам встречаемости и развитию эмбрионов, молодые самки на Буюнде и Омолоне начинают спариваться в близкие сроки. Более поздние сроки полового созревания самок-сеголеток отмечены на Кулу и Анадыре, где готовые к размножению особи регистрировались только в конце июня – начале июля. Половозрелости самцы-сеголетки красно-серой полевки, как и красной, во всех пунктах, судя по отловам, достигают в близкие сроки. Если учесть то, что у основной массы перезимовавших самок роды приходятся на первую – вторую декаду мая (на Кулу и Анадыре на третью декаду), можно сделать вывод о том, что период полового созревания сеголеток находится в диапазоне 30-50 дней. Аналогичный временной интервал, необходимый для полового созревания молодняка красно-серой полевки приводит В.С. Сурков (1976) на о. Сахалин и К. Наката (Nakata, 1989) на о. Хоккайдо. Близкие сроки полового созревания (~

1 месяц) сеголеток этого вида отмечены в Якутии (Ревин, 1968; Экология..., 1988) и на Кольском п-ове (Кошкина, 1966а). В лабораторных условиях зверьки этого вида созревают в период от 30 до 60 дней (Канеко et al., 1998).

Интенсивность участия в репродукции прибылых самок и самцов красно-серой полевки локальных популяций неодинакова (Табл. 3.21). Во всех пунктах статистически значимо в большем количестве достигают половой зрелости самки-сеголетки. В целом, у красно-серой полевки степень участия в размножении прибылых зверьков в разных локальных популяциях различается не так сильно, как у красной. Сравнение групп по критерию Пирсона не обнаруживает значимых отличий ни у самок, ни у самцов. Причем в большинстве пунктов процесс полового созревания сеголеток и, как следствие, включение их в размножение у красно-серой полевки, проходит более интенсивно, чем у красной.

Таблица 3.21. Доля половозрелых сеголеток красно-серой полевки в различных пунктах СВА за все годы исследований

Пункт	♂♂		♀♀		Достоверность различий	
	Всего	Из них, половозрелых, %	Всего	Из них, половозрелых, %	ϕ -критерий	<i>p</i>
Челомджа	507	28,8	469	49,0	6,54	<0,01
Кулу	22	36,4	26	61,5	1,76	<0,05
Буюнда	261	30,3	237	58,2	6,36	<0,01
Омолон	96	34,4	86	51,1	2,30	<0,01
Анадырь	63	11,1	70	40,0	3,97	<0,01

Так же как у первого вида, у красно-серой полевки наблюдается снижение процента размножающихся сеголеток от начала лета к его концу (Рис. 3.8). У самцов отрицательная тенденция выражена в большей степени, чем у самок. Это отмечали и в других частях ареала вида (Кошкина, 1957; Ревин, 1968; Мелкие..., 1986). Как мы уже указывали, это может быть связано как с менее активным участием прибылых самцов в размножении, так и с избирательной гибелью последних. Стоит отметить, что половозрелых самок-сеголеток в начале лета меньше, чем самцов практически во всех пунктах. Это, очевидно, является результатом более медленного полового созревания прибылых самок, на что ссылаются и другие исследователи (Жигальский,

19876). В середине лета прибылые самки дружно созревают и включаются в размножение. В августе размножающихся самок-сеголеток еще довольно много, но уже в начале осени их доля среди молодняка заметно снижается. Между тем, даже в конце лета многие прибылые самки еще находятся в состоянии эструса или беременны в первый раз. В связи с этим можно заключить, что в СВА в размножении принимают участие молодые самки красно-серой полевки, как первой, так и последующих генераций. Тем самым мы утверждаем, что участие в размножении прибылых самок красно-серой полевки только лишь первого поколения является не видовой, как считают некоторые авторы (например, Кравченко, 2011), а региональной особенностью.

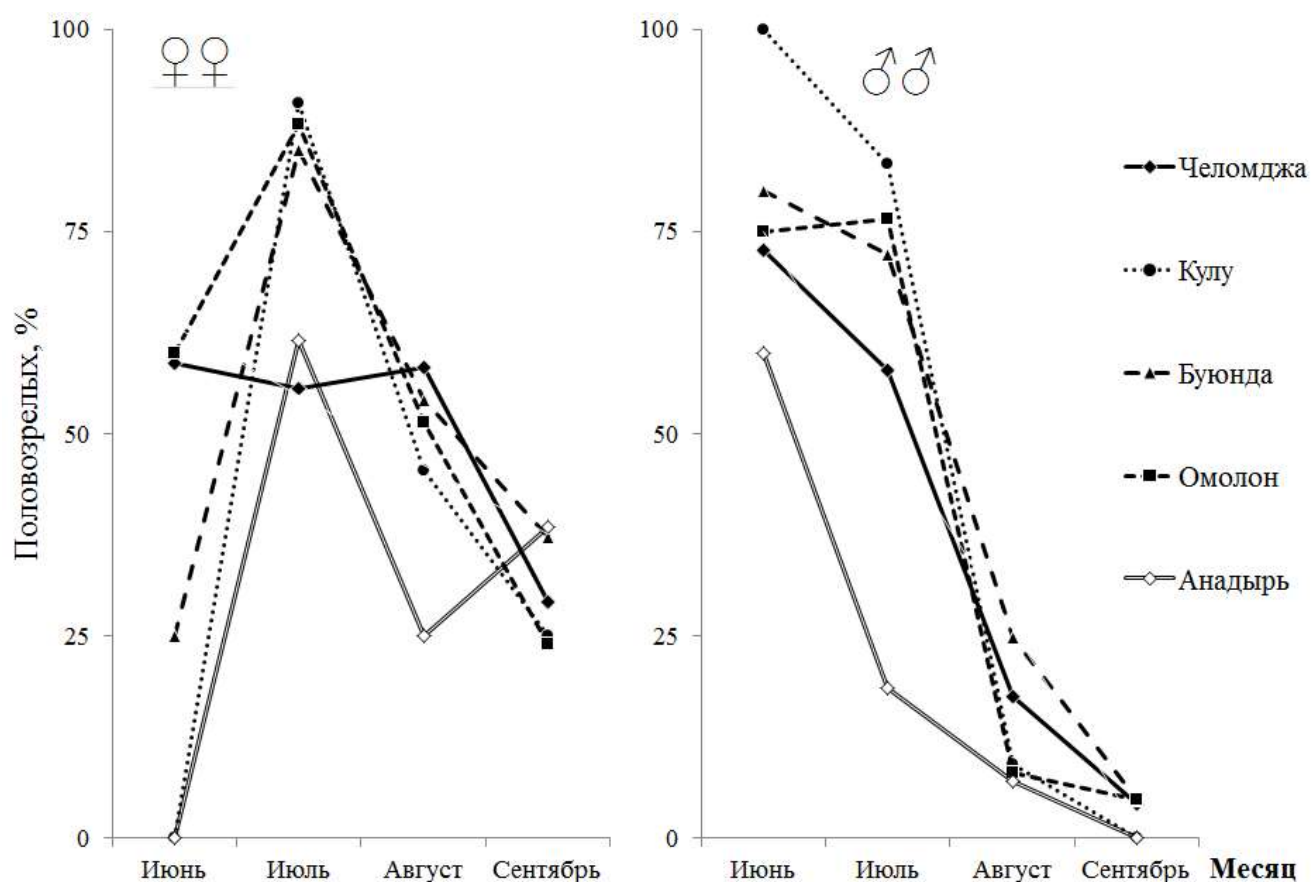


Рисунок 3.8. Изменение доли половозрелых прибылых самок и самцов красно-серой полевки в летне-осенние месяцы в различных пунктах СВА.

Количество выводков. Известно, что в оптимуме ареала самки красно-серой полевки за сезон размножения беременеют 2-4 раза. На юге Дальнего Востока (Костенко, 2000) и островных популяциях на Сахалине (Реймерс, 1968; Сурков; 1976) и Хоккайдо (Канеко, 1998) перезимовавшие самки приносят до четырех пометов, а самки-сеголетки - до трех. В свою очередь, на северо-западной границе ареала (например, в Лапландии) старые самки дают не более двух выводков (Семенов-Тян-Шанский, 1970). Географический градиент по этому показателю проявля-

ется на Урале. Хотя на всем протяжении горного хребта перезимовавшие самки ограничиваются 2-3 выводками, тем не менее, у прибылых самок количество пометов сокращается при продвижении на север. Так на Южном (Мелкие..., 1986) и Среднем Урале (Семенов, 1974а) самки-сеголетки имеют второй выводок, а на Полярном Урале (Семенов, 1974б) молодые ограничиваются лишь одним пометом.

Такая закономерность, отчасти, прослеживается и на нашем материале. На Челомдже в отдельные годы (1985, 1986, 1987 гг.) у перезимовавших самок отмечались случаи четвертой беременности. Если учесть то, что здесь уже в конце июня почти у 11% старых самок регистрировалась третья беременность, возможность забеременеть четвертый раз можно считать вполне вероятной. Основная масса самок-сеголеток в этом пункте имеет 1-2 помета. Между тем, в августе прибылые самки, беременные в третий раз, встречаются достаточно часто.

В остальных пунктах перезимовавшие самки приносят, вероятно, не более 3-х выводков. Причем, если на Буюнде третья беременность не редкость, так как, начиная с июля, она регистрируется более чем у четверти зимовавших самок, то севернее на Омолоне за 6 лет наблюдений старая самка, вынашивающая третий выводок, отмечена лишь однажды. Не отмечено случаев третьей беременности у самок красно-серой полевки на Кулу. Однако судя по материалам из близлежащего района (руч. Контактный), третья беременность у красно-серой полевки в некоторые годы все же отмечалась (Таксономическое ..., 2001). Интересно, но на Анадыре перезимовавшие самки красно-серой полевки, имевшие третий выводок, встречались достаточно часто. Молодые самки в этих пунктах всегда ограничиваются только двумя пометами. Ни случаев третьей беременности, ни ее следов у сеголеток ни в одном из этих пунктов обнаружено не было. По-видимому, ограничение количества выводков у самок красно-серой полевки связано с продолжительностью репродуктивного периода и интенсивностью процесса полового созревания молодняка, обуславливаемых ландшафтно-климатическими условиями.

Плодовитость. В отличие от красной полевки, для красно-серой полевки характерна меньшая плодовитость, что отмечалось многими авторами (Большаков, 1962; Ревин, 1968; Башенина, 1977). Географическая изменчивость плодовитости, насколько можно судить по литературным данным, также подчиняется «правилу Ренша». Это установлено для Урала, где при продвижении на север размер выводков увеличивается (Семенов, 1982). Повышение плодовитости красно-серой полевки в направлении северных и северо-восточных границ ареала отмечено в Якутии (Вольперт, 2002).

Между тем, Ю.В. Ревин (Ревин, 1968), проанализировав литературные данные, сообщает, что географическая изменчивость плодовитости у красно-серой полевки, по сравнению с другими представителями рода, выражена несколько слабее. Однако он уточняет, что направ-

ление изменчивости на этих данных прослеживается довольно хорошо, но не с юга на север, а по мере ухудшения условий обитания - от центра ареала к его периферии. То есть, согласно «правилу Ренша» в модификации Н.В. Башениной (Башенина, 1977, с. 261), которое гласит, что: «...максимальная величина выводка наблюдается у форм, обитающих в наиболее суровом для данного вида климате, независимо от ориентации юг-север».

Увеличение средней величины выводка у красно-серой полевки с юга на север в СВА ранее было показано Б.С. Юдиным с соавторами (Юдин, 1976). Тем не менее, с тех пор появились новые материалы, позволяющие нам расширить обзор. В целях исследования мы провели непараметрический дисперсионный анализ выборок, включающих в себя данные по плодовитости зверьков из шести пунктов СВА, расположенных на трансекте с юго-запада на северо-восток (Табл. 3.22). В результате анализа статистически значимых различий обнаружено не было, а результат указывает только на наличие тенденции ($H(4, n=1252)=8,37; p=0,0788$). Судя по этим данным, у красно-серой полевки по данному репродуктивному параметру выраженного географического градиента, отмеченного у красной полевки, не наблюдается.

Таблица 3.22. Величина выводка у красно-серой полевки в различных пунктах СВА.

Обозначения см. в табл. 3.12.

<i>Пункт</i>	<i>n</i>	<i>Lim</i>	<i>M±m</i>
Снежная Долина	85	3-11	6,2±0,28
Челомджа	628	1-12	6,4±0,07
Кулу	49	2-13	6,2±0,30
Буюнда	369	2-13	6,5±0,08
Омолон	53	3-11	6,0±0,18
Анадырь	159	1-11	6,4±0,16

Индивидуальная вариация величины выводка в разных пунктах в некоторой степени зависит от числа данных и складывающейся экологической обстановки (Европейская ..., 1981). Минимальное значение - в один эмбрион - у перезимовавших самок зарегистрировано на Челомдже, а у самок-сеголеток - на Анадыре. Популяционный максимум по этому показателю - 13 эмбрионов - обнаружен у перезимовавших самок на Кулу и прибылых самок на Буюнде. Верхняя граница видового диапазона, судя по литературным данным, обнаружена на о. Сахалине и соответствует 15 эмбрионам (Сурков, 1976).

На рисунке 3.9 представлены вариационные кривые плодовитости самок красно-серой полевки в различных пунктах СВА. Весьма сходную форму имеют вариационные ряды для Челомджа и Буюнды. Вершины их относительно сглажены, выражена умеренная правая асимметрия, а пики практически совмещены в значении 6. Несмотря на то, что мода вариационного ряда для Омолон совпадает с таковыми для вышеуказанных пунктов, здесь присутствует выраженный положительный эксцесс ($E=3,47\pm 0,64$) и более сильная правая асимметрия ($A=1,05\pm 0,33$). Первое указывает на надежность средней арифметической, учитывая, что именно здесь получено наименьшее для региона ее значение. Второе – в ряду преобладают мелкие выводки.

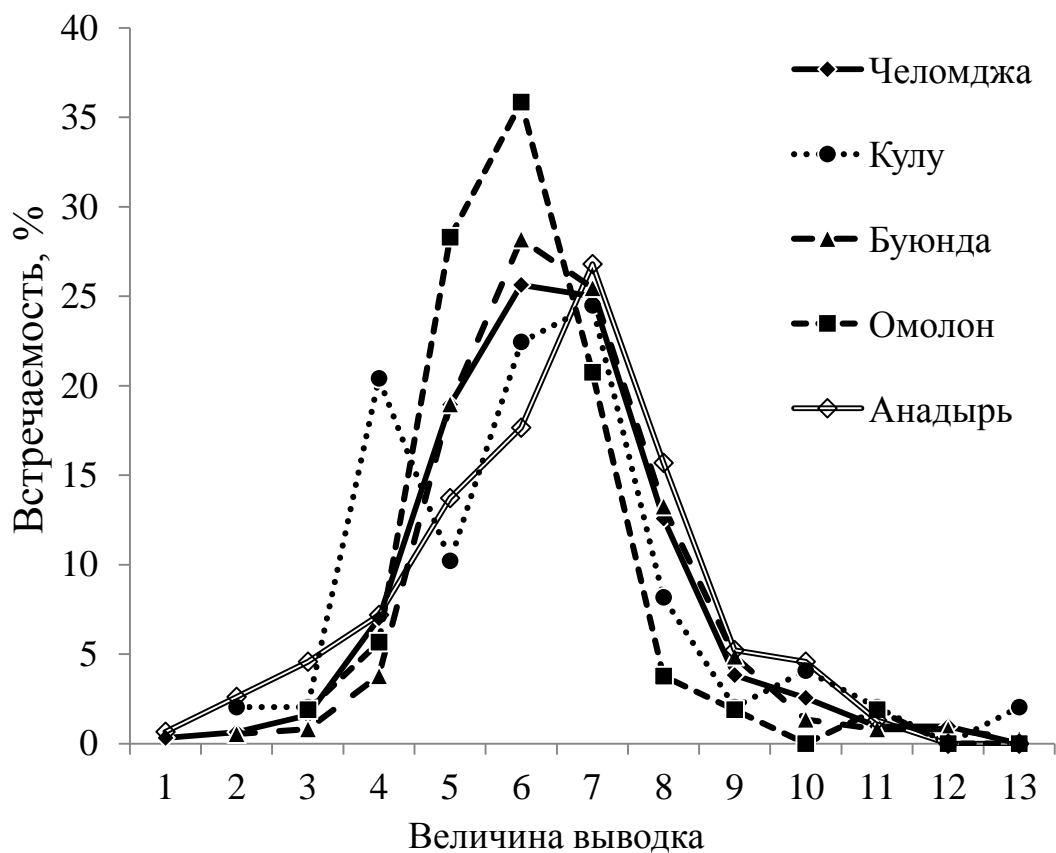


Рисунок 3.9. Географические отличия величины выводков самок красно-серой полевки в СВА.

Вариационная кривая для Кулу имеет ряд отличий. График, построенный для этого пункта, имеет провал в значении 5. В меньшем количестве здесь встречаются пометы именно такого размера, в то время, как выводки в 4 и 6 детенышей довольно обычны. Скорее всего, это обстоятельство имеет случайный характер по причине малочисленности данных. Другими особенностями этого вариационного ряда являются хорошо различимая правая асимметрия

($A=0,82\pm 0,34$) и большая, чем в предыдущих пунктах модальная величина, равная 7. Между тем, это в целом несущественно, так как количество выводков размером в 6 детенышей всего на единицу меньше. В то же время, такой характер распределения не оказывает заметного влияния на такие описательные характеристики выборки, как медиана ($Me=6$; аналогична с предыдущими пунктами) и среднее арифметическое (остается невысоким в сравниваемом ряду).

На Анадыре представляется следующая картина. Вершина вариационной кривой находится в значении 7 по оси абсцисс. Встречаемость выводков такого размера настолько высока, что оказывает влияние на значение медианы ($Me=7$). Сравнение доли пометов в выборке ($n=153$) в 7 детенышей (26,8 %), с долями в 6 (17,7 %) и 8 (15,7 %) таковых, обнаруживает статистически значимые отличия ($\varphi=1,93$; $p<0,05$ и $\varphi=2,40$; $p<0,01$ соответственно). Этой вариационной кривой соответствует и минимальное во всем ряду значение коэффициента эксцесса ($E=0,15\pm 0,39$). Вершина кривой относительно сглажена, а данные более равномерно распределены по всей области значений. Интересно, но как мы уже указывали, слабый положительный эксцесс характеризует и вариационный ряд для анадырской популяции красной полевки. Еще одной особенностью этой локальной популяции можно считать то, что средняя арифметическая величины выводка меньше моды ($Mo=7$). Коэффициент асимметрии здесь имеет знак минус ($A=-0,25\pm 0,20$), что означает умеренную левостороннюю асимметрию, то есть левая часть кривой длиннее правой.

Как указывалось выше, повышение средней величины помета у красно-серой полевки в регионе ранее была установлена при проведении рекогносцировочных зоологических исследований (Юдин, 1976). Для такого пункта, как Анадырь, указанные авторы приводят довольно высокое значение плодовитости ($7,6\pm 0,67$). Однако среднее значение получено на основе всего пяти добытых беременных и рожавших самок. Используемые нами данные, в таком случае, более репрезентативны и могут претендовать на большую точность. Так, имеющиеся материалы по плодовитости красно-серой полевки на Чауне, приведенные в вышеуказанном обзоре, основаны на небольшой выборке ($n=6$), а средняя превышает значение в семь эмбрионов на одну самку, что аналогично указывает на повышение средней величины выводка в Заполярье. Действительно, географические отличия величины выводка у красно-серой полевки, не так ярко выражены, как у красной полевки. Но тенденция к повышению плодовитости у этого вида в СВА при продвижении на северо-восток подтверждается проведенным анализом вариационных кривых. Возвращаясь к литературным данным, уместно указать, что среднее значение плодовитости самок красно-серой полевки из самой южной из рассматриваемых популяций (Снежная Долина) сравнительно низко (Курышев, 1985).

Известно, что величина выводка у перезимовавших и прибылых самок красно-серой полевки различается (плодовитость старых самок, обычно выше) (Кошкина, 1966а; Ревин, 1968; Смирнов, 1970; Дмитриева, 1989; Вольперт, 2002; Слуту, 2009; и др.). В СВА это статистически значимо подтверждается для двух пунктов - Челомджи и Буюнды, где плодовитость старых самок значимо выше, чему самок-сеголеток и, в виде тенденции, обнаруживается на Омолоне (Табл. 3.23). В остальных пунктах среднее количество детенышей в выводке у прибылых самок хотя и меньше, чем у перезимовавших, но статистически не подтверждается.

Таблица 3.23. Величина выводка самок красно-серой полевки разного возраста в различных пунктах СВА. Обозначения см. в табл. 3.12.

Пункт	Перезимовавшие самки			Самки-сеголетки			Критерий Манна-Уитни	
	<i>n</i>	<i>Lim</i>	<i>M±m</i>	<i>n</i>	<i>Lim</i>	<i>M±m</i>	<i>Z</i>	<i>p</i>
Челомджа	304	1-12	6,8±0,09	324	1-12	6,0±0,09	6,15	<0,01
Кулу	36	2-13	6,3±0,35	13	3-11	5,9±0,58	0,77	>0,05
Буюнда	170	4-12	7,1±0,12	199	2-13	6,0±0,10	6,70	<0,01
Омолон	22	3-11	6,4±0,36	31	4-7	5,7±0,16	1,88	>0,05
Анадырь	132	2-11	6,5±0,17	27	1-12	6,4±0,41	0,78	>0,05

Сезонные колебания величины выводка у красно-серой полевки выражены в большей степени, чем у красной. Статистически значимые различия, либо сильная тенденция к таковым, обнаружены у этого вида во всех пунктах, кроме Омолона, для которого, в частности, имелась небольшая выборка (Табл. 3.24). Из приведенных данных видно, что плодовитость в этих пунктах низка в мае, повышается в июне, а в последующие месяцы плодовитость закономерно снижается. Более того, чтобы исключить ошибочность этого суждения, ввиду существования тенденции к сокращению числа молодых в помете у самок-сеголеток, которые в июле и августе активно размножаются и, соответственно, могут снижать суммарную плодовитость, мы провели аналогичное сравнение величины выводка только для перезимовавших самок (Табл. 3.25).

Полученные таким образом результаты подтверждают наличие тенденции и в этой возрастной группе, так как статистически значимые различия средней величины выводка в разные месяцы выявлены на Челомдже и Кулу, а в виде тенденции присутствуют на Буюнде и Анадыре. Таким образом, сезонное изменение возрастной структуры и, как следствие, повышение репродуктивного вклада молодых зверьков не может являться причиной динамики плодовитости в течение сезона размножения.

Таблица 3.24. Изменение средней величины выводка самок красно-серой полевки в разные месяцы репродуктивного сезона в СВА (только беременные самки).

Обозначения см. в табл. 3.12.

Пункт	Май		Июнь		Июль		Август		Критерий	
									Краскела-Уоллиса	
	<i>n</i>	<i>M±m</i>	<i>n</i>	<i>M±m</i>	<i>n</i>	<i>M±m</i>	<i>n</i>	<i>M±m</i>	<i>H</i>	<i>p</i>
Челомджа	14	5,4±0,40	32	7,2±0,20	75	6,4±0,17	45	5,8±0,17	32,24	<0,01
Кулу	4	4,5±0,29	8	6,5±0,46	11	6,3±0,41	-	-	6,31	<0,05
Буюнда	-	-	8	7,6±0,42	67	6,3±0,16	40	5,7±0,19	12,34	<0,01
Омолон	6	5,5±0,43	5	5,8±0,86	8	5,9±0,30	10	5,9±0,46	0,45	>0,05
Анадырь	-	-	16	7,0±0,53	37	5,7±0,31	7	6,0±0,31	5,15	>0,05

Таблица 3.25. Изменение средней величины выводка перезимовавших самок красно-серой полевки в разные месяцы репродуктивного сезона в СВА (только беременные самки).

Обозначения см. в табл. 3.12.

Пункт	Май		Июнь		Июль		Август		Критерий	
									Краскела-Уоллиса	
	<i>n</i>	<i>M±m</i>	<i>n</i>	<i>M±m</i>	<i>n</i>	<i>M±m</i>	<i>n</i>	<i>M±m</i>	<i>H</i>	<i>p</i>
Челомджа	14	5,4±0,40	28	7,3±0,22	36	7,0±0,21	8	5,6±0,46	23,59	<0,01
Кулу	4	4,5±0,29	8	6,5±0,46	4	6,5±0,50	-	-	6,18	<0,05
Буюнда	-	-	7	7,9±0,40	26	6,7±0,25	4	6,5±0,29	5,00	>0,05
Омолон	6	5,5±0,43	4	5,8±1,12	2	5,5±0,50	-	-	0,24	>0,05
Анадырь	-	-	16	7,0±0,53	27	5,7±0,36	4	5,5±0,29	5,15	>0,05

Обобщая вышеизложенное, можно заключить, что принос самками наиболее крупных выводков в начале лета является общей тенденцией для обоих видов лесных полевок в СВА. Таким образом, у лесных полевок массовое появление молодняка приходится ко времени с наиболее оптимальными погодными и кормовыми условиями, тем самым, обеспечив ему максимальную выживаемость, что может носить адаптивное значение (Докучаев, 1990). Ведь именно у самок, забеременевших в начале лета, детеныши перейдут к самостоятельной жизни в самый благоприятный для этого период.

Эмбриональная смертность. Данные о встречаемости и величине резорбции эмбрионов у самок красно-серой полевки представлены в таблице 3.26. Частота нарушений течения беременности в различных пунктах статистически значимо отличается ($\chi^2=23,9$; $df=4$; $p<0,01$) и имеет видимую тенденцию к повышению с юга на север. Ранее о высоком проценте встреч беременных самок этого вида с резорбирующимися эмбрионами в отдельные годы на Анадыре сообщали С.В. Каверзин и Ф.Н. Шубин (Каверзин, 1981). В том же направлении, но еще более выражено ($\chi^2=148,8$; $df=4$; $p<0,01$), увеличивается процент рассасывающихся эмбрионов от их общего числа у всех беременных самок. Если на Челомдже рассасывается незначительное количество эмбрионов, то на Анадыре плодной гибели подвержена почти пятая часть потенциального потомства.

Таблица 3.26. Резорбция эмбрионов у самок красно-серой полевки в различных пунктах СВА

Пункт	Встречаемость самок с резорбцией эмбрионов		Доля резорбирующихся эмбрионов от их общего количества у всех беременных самок	
	Всего беременных самок	Из них, с резорбцией эмбрионов, %	Всего эмбрионов	Из них, резорбирующихся, %
Челомджа	178	6,2	1078	1,5
Кулу	25	8,0	145	3,5
Буюнда	118	4,2	734	4,0
Омолон	32	9,4	176	10,2
Анадырь	50	26,0	373	17,2

Возрастные отличия по показателю плодной смертности статистически значимо установлены только на Челомдже (Табл. 3.27). Внутриутробная гибель детенышей отмечалась здесь достоверно чаще у перезимовавших самок.

Анализ возрастных отличий общей плодной гибели (Табл. 3.28) показал, что таковые обнаруживаются в четырех из пяти пунктов. Достоверно меньше рассасывается эмбрионов от общего их числа у самок-сеголеток на Челомдже, а значительно больше (в 1,5-8,5 раз) на Кулу, Омолоне и Анадыре. Подобную тенденцию мы отмечали и у красной полевки. Таким образом, полученные результаты подтверждают сделанный нами вывод о том, что повышение эмбрио-

нальной смертности после имплантации в направлении на север и северо-восток региона происходит не только у перезимовавших самок, но и у самок-сеголеток. В связи с чем, можно предположить, что вероятной причиной тому является «напряжение» организма, вызванное повышением плодовитости.

Таблица 3.27. Резорбция эмбрионов у самок красно-серой полевки разного возраста в различных пунктах СВА

Пункт	Перезимовавшие самки		Прибылые самки		Достоверность различий	
	Всего самок	Из них, с резорбцией эмбрионов, %	Всего самок	Из них, с резорбцией эмбрионов, %	φ -критерий	p
Челомджа	83	10,8	95	2,1	2,53	<0,01
Кулу	17	5,9	8	12,5	0,54	>0,05
Буюнда	37	5,4	81	3,7	0,41	>0,05
Омолон	15	6,7	17	11,8	0,50	>0,05
Анадырь	37	21,6	13	38,5	1,15	>0,05

Таблица 3.28. Доля резорбирующихся эмбрионов от их общего количества у самок красно-серой полевки разного возраста в различных пунктах СВА

Пункт	Перезимовавшие самки		Прибылые самки		Достоверность различий	
	Всего эмбрионов	Из них, резорбирующихся, %	Всего эмбрионов	Из них, резорбирующихся, %	φ -критерий	p
Челомджа	563	2,3	515	0,6	2,50	<0,01
Кулу	98	1,0	47	8,5	2,20	<0,05
Буюнда	264	4,6	470	3,6	0,61	>0,05
Омолон	87	5,8	89	14,6	1,99	<0,05
Анадырь	274	15,0	99	23,2	1,80	<0,05

Вклад перезимовавших и прибылых самок в прирост численности популяции. Как и у красной полевки, у красно-серой репродуктивный вклад, обеспечивающий прирост численности популяции, у самок разного возраста в зависимости от ландшафтно-климатических условий районов исследования различается (Табл. 3.29). Статистически значимый перевес в сторону большей продуктивности перезимовавших особей отмечен на Челомдже, Кулу и Анадыре. Однако, в первом пункте он незначителен, в то время в как двух последних доля продукции перезимовавших самок больше в 3 и 5 раз соответственно. Судя по результатам анализа, самки-сеголетки красно-серой полевки обеспечивают прирост численности популяции примерно в таком же размере на Буюнде и даже в несколько большем объеме на Омолоне. Таким образом, в пунктах с более суровыми климатическими условиями пополнение поголовья зверьков в основном обеспечивается перезимовавшими самками. Средний уровень численности здесь всегда ниже. Исключением из этого является омолонская популяция красно-серой полевки. Невысокая численность популяции в этом пункте, по всей видимости, связана с повышенной смертностью зверьков, так как по остальным репродуктивным параметрам, как мы уже показали, этот локалитет существенно не отличается от Челомджи и Буюнды.

Таблица 3.29. Вклад перезимовавших самок красно-серой полевки в прирост численности популяции

Пункт	Всего эмбрионов и плацентарных пятен	Из них, у перезимовавших самок, %	Достоверность различий	
			ϕ -критерий	p
Челомджа	3634	51,2	2,11	<0,05
Кулу	305	74,8	12,79	<0,01
Буюнда	2416	49,8	0,23	>0,05
Омолон	311	43,4	3,29	<0,01
Анадырь	1028	83,2	32,89	<0,01

Подводя итог, стоит отметить следующее. Изменчивость репродуктивных параметров грызунов в пространстве может рассматриваться как комплекс адаптаций к условиям существования, поэтому в разных ландшафтно-климатических районах следует ожидать определенных особенностей в воспроизводстве животных (Бобрецов, 2012). В литературе бытует мнение, что одним из механизмов, обеспечивающих существование широко распространенных видов грызунов в условиях севера, является интенсификация размножения, благодаря которой компенсируется повышенная смертность зверьков (Шварц, 1963; Большаков, 1972; Башенина, 1977; Мар-

tell, 1979; Вольперт, 2002). Считается, что интенсификация репродукции может достигаться несколькими путями: сдвигом начала размножения на более ранние фенологические сроки (Шварц, 1963; Кошкина, 1975; Вольперт, 2002) или более поздним окончанием воспроизводства (Жигальский, 2002), повышением плодовитости (Наумов, 1945а; Шварц, 1963; Башенина, 1977), ускорением полового созревания и, соответственно, высокой долей участия прибылых зверьков в размножении (Шварц, 1963; Ивантер, 1975; Башенина, 1977; Martell, 1979; Вольперт, 2002; Жигальский, 2002). Полученные результаты подтверждают факт интенсификации репродукции только в отношении средней величины выводка, которая при продвижении на север и северо-восток региона, несколько возрастает (статистически значимо у красной полевки). Тем не менее, максимальные различия величины выводка в разных локалитетах не превышают значение в один эмбрион на самку, что в целом для популяции незначительно. Судя по остальным репродуктивным параметрам, у лесных полевок интенсификации размножения 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 самок-сеголеток, повышение частоты нарушений течения беременности (резорбция эмбрионов). Таким образом, низкая численность красной и красно-серой полевок в некоторых пунктах СВА может быть обусловлена не только повышенной смертностью, но и ограничением репродуктивного потенциала зверьков.

3.5. Половозрастная структура

Возрастной состав. Для мелких млекопитающих сложная и лабильная возрастная структура имеет особое значение, поскольку они отличаются сравнительно низкой индивидуальной стойкостью и способны компенсировать ее только путем усложнения возрастного состава популяции, открывающего новые пути группового приспособления к меняющимся условиям среды (Ивантер, 1975). Скорость обновления возрастного состава населения находится в прямой зависимости от сроков начала и окончания размножения, а также от интенсивности репродуктивного процесса в течение лета (Жигальский, 2002). Между тем, заметное влияние на возрастной состав оказывает смертность как перезимовавших, так и прибылых зверьков.

Изменение доли сеголеток в населении в летне-осенние месяцы у двух видов полевок в различных пунктах СВА представлено на рисунке 3.10. Данные по весенним месяцам мы не приводим, так как даже в мае популяция практически полностью, за редким исключением, состоит из перезимовавших животных. Сеголетки первой генерации во всех пунктах появляются только в июне. Однако, как было показано в предыдущей главе, в разных районах не одновременно. Если в начале лета в одном из южных пунктов – Челомдже - и у красной, и у красно-серой полевки прибылые зверьки составляют уже половину популяции, то севернее – на Ана-

дыре, а у красной и на Чауне, они отмечаются еще редко. Достаточно высока доля сеголеток в июне у обоих видов полевков на Буюнде и Омолоне. Между тем, на Кулу процент молодых зверьков в июньской выборке несколько выше, чем в северных пунктах, но, в общем, невысок, по сравнению с другими пунктами Северного Приохотья и бассейна Колымы.

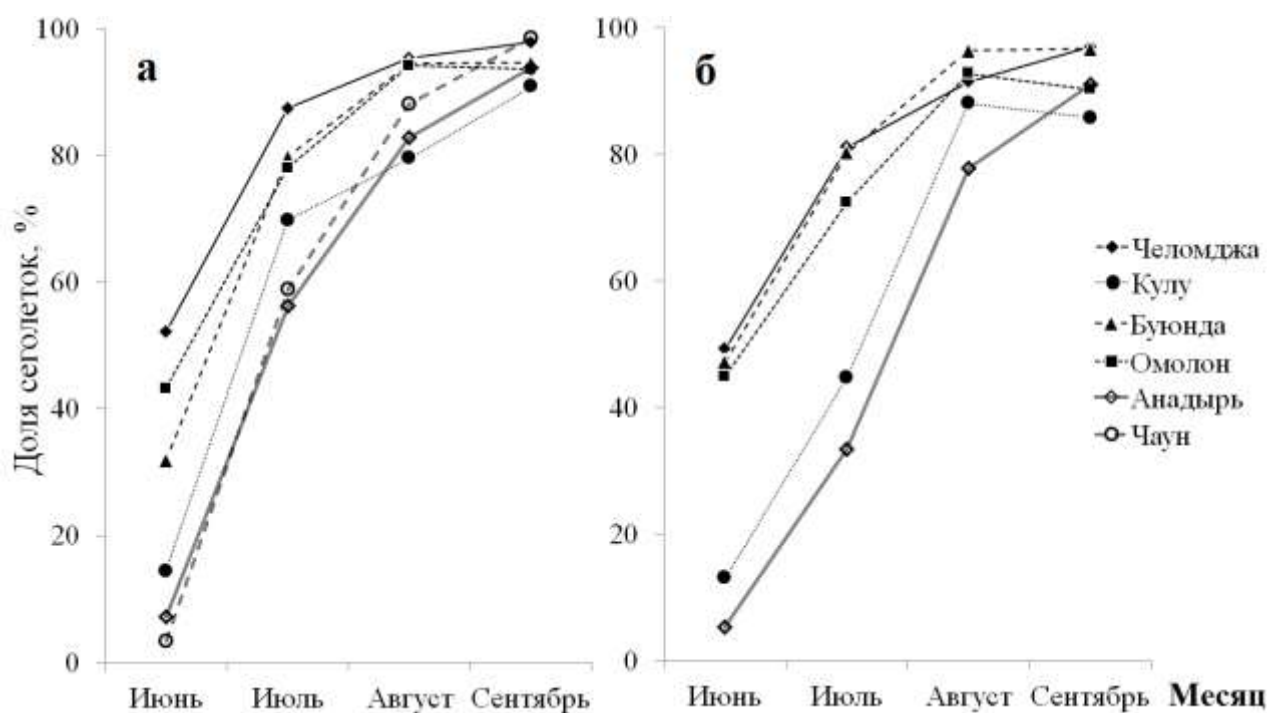


Рисунок 3.10. Изменение доли сеголеток в популяциях красной (а) и красно-серой (б) полевков в летне-осенние месяцы в различных пунктах СВА.

В июле у обоих видов лесных полевков в населении повсеместно начинают доминировать сеголетки. Исключение составляют только локальные популяции красно-серой полевки из пунктов Кулу и Анадырь, где низкая в отдельные годы интенсивность размножения отражается на среднемноголетнем возрастном составе. Выраженная возрастная диспропорция в этом месяце вызвана как переходом к самостоятельной жизни зверьков из вторых выводков, принесенных перезимовавшими самками, так и появлением «внучатого» поколения – первого помета сеголеток. Запоздывание в обновлении популяции, имеющееся в некоторых пунктах в июне, отражается и на июльском возрастном составе. У обоих видов лесных полевков на Кулу, Анадыре и Чауне в этом месяце сеголетки преобладают не столь выражено.

В августе завершается последний этап трансформации возрастной структуры. Во-первых, в это время у основной массы как перезимовавших, так и прибылых самок репродуктивный процесс в значительной мере затухает. Во-вторых, происходит массовый отход из популяции старых зверьков. По сообщению А.А. Меженного (Меженный, 1975), возрастная дис-

пропорция, наблюдаемая у красной полевки в августе и сентябре, несмотря на все признаки отсутствия размножения в первом осеннем месяце, была более выражена, чем при сравнении сентября с октябрём. На нашем материале такая особенность наиболее ярко проявляется в популяции красной полевки на Чауне. Здесь, как мы уже указывали, в августе размножение полностью затухает, а доля перезимовавших зверьков в этом месяце все еще велика. Между тем, судя по учетам, популяция в сентябре уже значительно обновляется за счет отхода старых зверьков. Подобная картина наблюдается и в других пунктах, в которых продуктивность популяции относительно невысока: на Кулу и Анадыре. В локальных популяциях с растянутым репродуктивным периодом и относительно высокой интенсивностью размножения (Челомджа, Буюнда и Омолон) возрастные различия между августом и сентябрем практически нивелируются. В сентябре во всех районах доля перезимовавших зверьков в популяции не превышает 10 %. Исключением из этого являются только популяция красно-серой полевки на Кулу, где старых зверьков в этом месяце немного больше, чем в других пунктах. Вероятно, это связано с небольшим количеством добытых животных.

Полное обновление возрастного состава у обоих видов полевок, судя по материалам с Челомджи, происходит в ноябре, когда перезимовавшие зверьки перестают встречаться в уловах (Лазуткин, 1997). Это подтверждает положение о том, что омоложение популяции лесных полевок происходит за один репродуктивный сезон (Шварц, 1963). Таким образом, несмотря на некоторые различия в темпах смены поколений у красной и красно-серой полевок, во всех пунктах региона осенью популяция полностью обновляется.

Скорость смены поколений и, как следствие, формирование возрастной структуры популяции в различных пунктах СВА имеет некоторые отличия. Для сравнения возьмем локальные популяции красной полевки на Чауне (пессимальные условия - средняя численность населения) и Челомдже (относительно оптимальные условия - высокая численность). Как мы уже указывали, период размножения этого вида в Заполярье завершается довольно рано: уже в августе беременные самки в уловах практически не встречаются. На Челомдже самок, приносящих пометы в конце лета, еще довольно много. Встречаются они и в сентябре, а это значит, что в такой популяции доля младшей возрастной группы (позднелетние пометы) априори будет выше. То есть минимальный возраст сеголеток к осени на Чауне, даже несмотря на задержку начала репродукции, должен быть как минимум на месяц больше, чем у этого же вида лесных полевок на Челомдже. Как следствие, возрастной состав уходящей на зимовку популяции в последнем пункте будет более молодым. К тому же сокращение количества приносимых пометов, а также относительно слабое участие в размножении самок-сеголеток на Чауне, приведет к формированию более простой возрастной структуры населения.

Таким образом, данными, имеющимися в нашем распоряжении, не подтверждается положение о том, что в северных популяциях значительная часть молодых полевок, которые должны уйти в зиму, половозрела и принимает участие в размножении, а это, в свою очередь, может привести к снижению жизнестойкости и повышению их смертности в пострепродуктивный период, из-за чего весенняя численность из года в год может удерживаться на низком уровне (Ивантер, 2000; Жигальский, 2002). Этому заключению, противоречит факт известный всем исследователям, анализирующим процессы популяционной динамики микромаммалий. Интенсивность полового созревания молодняка лесных полевок при переуплотнении популяции (пик численности) к концу сезона размножения снижается, что, напротив, приводит к повышению доли неполовозрелых зверьков в уходящей на зимовку популяции. Тем не менее, численность населения в начале следующего репродуктивного периода снижается, несмотря на то, что зимуют в основном ювенильные зверьки.

В зоологической литературе встречается предположение о том, что смена поколений у красной полевки происходит быстрее, чем у красно-серой (Ревин, 1968; Семенов, 1974б; Экология..., 1988). Основанием для этого послужили различия, наблюдаемые при сравнении долей перезимовавших зверьков в конце сезона размножения (в сентябре) у этих видов лесных полевок. Указанные авторы отмечали, что в популяции красной полевки старых особей к осени сохраняется меньше, чем в популяциях красно-серой. Вследствие этого предполагалась большая продолжительность жизни перезимовавших зверьков красно-серой полевки. Аналогичное сравнение проведено нами для двух видов лесных полевок в шести пунктах СВА (Табл. 3.30). Во всех локальных популяциях, кроме Буюнды, доля перезимовавших особей красно-серой полевки действительно несколько выше. Тем не менее, наблюдаемая диспропорция, вероятно случайна, так как во всех случаях критическое значение критерия преодолено не было. Таким образом, имеющиеся в нашем распоряжении материалы не подтверждают вывод о большей продолжительности жизни перезимовавших зверьков красно-серой полевки.

Половая структура популяции - это не просто численное соотношение самцов и самок в населении в целом, а сложная система соотношений числа особей того и другого пола по возрастным группам (Большаков, 1984). В связи с этим, изучение половой структуры популяций двух видов лесных полевок выполнен нами с учетом деления зверьков на репродуктивно-возрастные группы: перезимовавших и сеголеток – половозрелых и неполовозрелых. Анализ прибылых зверьков, с учетом типа индивидуального развития необходим в связи с функционально-онтогенетическим подходом, предложенным Г.В. Оленевым (Оленев, 2009).

Таблица 3.30. Сравнение относительного количества перезимовавших зверьков красной и красно-серой полевки в сентябре в различных пунктах СВА

Пункт	Красная полевка		Красно-серая полевка		Достоверность различий	
	Всего	Из них,	Всего	Из них,	φ - критерий	P
	добыто	перезимовавших, %	добыто	перезимовавших, %		
Челомджа	623	2,1	527	3,1	1,02	>0,05
Кулу	11	9,1	7	14,3	0,34	>0,05
Буюнда	392	5,4	348	3,5	1,27	>0,05
Омолон	310	6,5	51	9,8	0,82	>0,05
Анадырь	31	6,5	22	9,1	0,36	>0,05

В группе перезимовавших зверьков красной полевки в целом за все годы и во всех пунктах, кроме Анадыря, преобладали самцы (Табл. 3.31). Хотя некоторые исследователи считают, что избирательная элиминация индивидуумов по полу при перезимовках отсутствует (Оленев, 2011), судя по литературе, численное преобладание среди перезимовавших зверьков красной полевки самок - явление далеко нередкое (Большаков, 1984; Марин, 1984; Бекишбеков, 1988).

Таблица 3.31. Соотношение полов у перезимовавших и прибылых зверьков красной полевки в различных пунктах СВА (май-сентябрь)

Пункт	Перезимовавшие		Достоверность различий		Сеголетки		Достоверность различий	
	Всего	Из них,	φ - критерий	P	Всего	Из них,	φ - критерий	P
	добыто	самцов, %						
Челомджа	389	67,1	9,73	<0,01	2417	61,6	16,23	<0,01
Кулу	169	64,5	5,41	<0,01	224	58,9	3,80	<0,01
Буюнда	538	58,0	5,27	<0,01	2943	59,8	15,14	<0,01
Омолон	771	67,2	13,78	<0,01	1870	53,7	4,47	<0,01
Анадырь	225	45,3	1,98	<0,05	339	56,3	3,31	<0,01
Чаун	209	73,2	9,87	<0,01	222	57,2	3,05	<0,01

Отмеченное нами на материалах с Анадыря стойкое преобладание перезимовавших самок, возможно, связано с высокой смертностью самцов в осенне-зимне-весенний период. Однако причины такой избирательной гибели предположить сложно. Стоит отметить, что некоторые работы, выполненные на достаточно солидных материалах, показывают, что у красной полевки самок бывает больше во всех возрастных группах (Жигальский, 1986; Галушко, 2001).

Среди перезимовавших зверьков красно-серой полевки во многих пунктах преобладают самцы (Табл. 3.32). Статистического подтверждения это не получает только на Кулу, где самок и самцов добыто примерно поровну.

Соотношение полов у молодняка также различается. Во всех локальных популяциях красной полевки статистически значимо преобладали самцы (Табл. 3.31). В то же время превалирование особей мужского пола в этой возрастной группе для большинства пунктов было все же несколько меньшим, чем у перезимовавших зверьков. В еще меньшей степени это характерно для красно-серой полевки (Табл. 3.32). Из шести пунктов только в двух из них среди сеголеток статистически значимо преобладали особи мужского пола. На Кулу и Анадыре самок было несколько больше, но отличия здесь недостоверны.

Таблица 3.32. Соотношение полов у перезимовавших и прибылых зверьков красно-серой полевки в различных пунктах СВА (май-сентябрь)

Пункт	Перезимовавшие		Достоверность различий		Сеголетки		Достоверность различий	
	Всего добыто	Из них, самцов, %	φ -критерий	p	Всего добыто	Из них, самцов, %	φ -критерий	p
Челомджа	433	63,3	7,91	<0,01	1860	55,2	6,37	<0,01
Кулу	65	53,9	0,88	>0,05	48	45,8	0,82	>0,05
Буюнда	238	63,5	5,94	<0,01	2053	57,4	9,49	<0,01
Омолон	77	71,4	5,50	<0,01	182	52,7	1,05	>0,05
Анадырь	195	55,9	2,34	<0,01	133	47,4	0,86	>0,05

Материалы, представленные в таблицах 3.33 и 3.34, демонстрируют соотношение полов у сеголеток двух видов лесных полевок в зависимости от их генеративного состояния. У размножающихся прибылых зверьков обоих видов половая структура в большинстве своем зависит от степени участия в репродуктивном процессе особей того или иного пола. Статистически

значимое преобладание прибылых самцов, наблюдалось только в одном пункте – Челомдже, где в целом среди размножающегося молодняка красной полевки половозрелых самцов и самок было добыто, примерно, равное количество. У обоих видов полевок на Омолоне и Анадыре, а у красно-серой полевки везде, кроме Челомджи, в этой репродуктивно-возрастной группе достоверно больше самок. Как мы указывали в предыдущей главе, это, вероятно, результат того, что в этих пунктах имеются различия в интенсивности участия в процессе размножения особей разного пола. Самки включаются в репродукцию в большем количестве. В остальных пунктах соотношение полов статистически значимо не различалось. По всей видимости, имеющиеся здесь отличия, не оказывают существенного влияния на формирование половой структуры в анализируемой когорте.

Представляется, что наиболее приближенным к реальному должно быть соотношение полов среди неразмножающихся сеголетов, так как считается, что подвижность самцов и самок в этой репродуктивно-возрастной группе практически не различается (Большаков, 1984; Оленев, 2011). Судя по материалам, представленным в таблицах 3.33 и 3.34, у обоих видов лесных полевок во всех пунктах достоверно преобладали самцы. Сдвиг в пользу особей мужского пола статистически не значим только в кулинской популяции красно-серой полевки, по всей вероятности, из-за небольшого набора данных.

Таким образом, можно заключить, что, по крайней мере, в субтретичном соотношении полов у обоих видов лесных полевок доминируют самцы. В общем же, преобладание самцов в группе прибылых выражено в меньшей степени, чем у перезимовавших. Скорее всего, это связано с меньшей половой активностью, а, как следствие, и подвижностью неполовозрелого молодняка (Ревин, 1968; Жигальский, 1986; Вольперт, 2002).

Половая структура популяции двух видов лесных полевок имеет сезонную специфику. Материалы по перезимовавшим особям красной и красно-серой полевок продемонстрированы на рисунке 3.11. На Челомдже у обоих видов полевок соотношение полов изменялось сходным образом. С мая по июль в населении преобладали самцы. Значительное повышение доли самцов наблюдалось в июне (у красной полевки сохранялось и в июле), когда удельный вес особей мужского пола превышал 70 %. Это можно объяснить как большей подвижностью перезимовавших самцов, активизирующихся на территории в поисках самок, так и тем, что в этом месяце у самок активность понижается, в связи с осторожностью, вследствие беременности или кормления выводков. В августе в популяциях красной и красно-серой полевок превалировали самцы, однако уже не так выражено, а в сентябре наблюдалось преобладание самок.

Таблица 3.33. Соотношение полов у прибылых зверьков красной полевки в зависимости от генеративного состояния в различных пунктах СВА (июнь-сентябрь)

Пункт	Сеголетки половозрелые		Достоверность различий		Сеголетки неполовозрелые		Достоверность различий	
	Всего добыто	Из них, самцов, %	φ -критерий	p	Всего добыто	Из них, самцов, %	φ -критерий	p
Челомджа	802	62,9	10,50	<0,01	1615	61,0	12,45	<0,01
Кулу	67	46,3	0,87	>0,05	157	64,3	5,15	<0,01
Буюнда	1094	49,3	0,68	>0,05	1849	66,0	19,78	<0,01
Омолон	347	40,2	5,19	<0,01	1523	56,8	7,53	<0,01
Анадырь	50	36,0	2,84	<0,01	289	59,9	4,77	<0,01
Чаун	35	54,3	0,72	>0,05	187	57,2	3,01	<0,01

Таблица 3.34. Соотношение полов у прибылых зверьков красно-серой полевки в зависимости от генеративного состояния в различных пунктах СВА (июнь-сентябрь)

Пункт	Сеголетки половозрелые		Достоверность различий		Сеголетки неполовозрелые		Достоверность различий	
	Всего добыто	Из них, самцов, %	φ -критерий	p	Всего добыто	Из них, самцов, %	φ -критерий	p
Челомджа	760	51,1	0,82	>0,05	1100	58,1	7,62	<0,01
Кулу	24	36,0	2,01	<0,05	24	56,5	0,89	>0,05
Буюнда	608	39,8	7,16	<0,01	1445	64,8	16,13	<0,01
Омолон	77	42,9	1,78	<0,05	105	60,0	2,92	<0,01
Анадырь	35	20,0	5,38	<0,01	98	57,1	2,01	<0,05

На Кулу во все месяцы среди перезимовавших зверьков красной полевки, преобладали самцы. В мае самцов и самок было добыто практически поровну, но в последующие месяцы наблюдался перевес в пользу самцов. У красно-серой полевки в этом пункте перезимовавшие самцы доминировали в уловах уже в мае. Между тем, в июне диспропорция сместилась в сторону преобладания самок, а в июле ситуация изменилась на противоположную. В августе здесь

было добыто всего три перезимовавших зверька этого вида, причем, все самки. Но надо учесть, что анализ материалов из этого пункта основан на выборках небольшого размера, а это, в свою очередь, может не соответствовать реальной картине. Однако, тенденция к повышению доли самок в августе в этом пункте, похоже, присутствует.

Ход сезонной изменчивости соотношения полов у перезимовавших особей двух видов лесных полевок на Буянде, при сравнении с Челомджой, обнаруживает некоторое сходство. В популяции красной полевки преобладание самцов наблюдалось в июне и июле. В августе и сентябре в популяции превалировали самки. Самцы красно-серой полевки в июне и июле добывались чаще. В августе и сентябре, как и у красной полевки, наблюдался сдвиг в сторону самок.

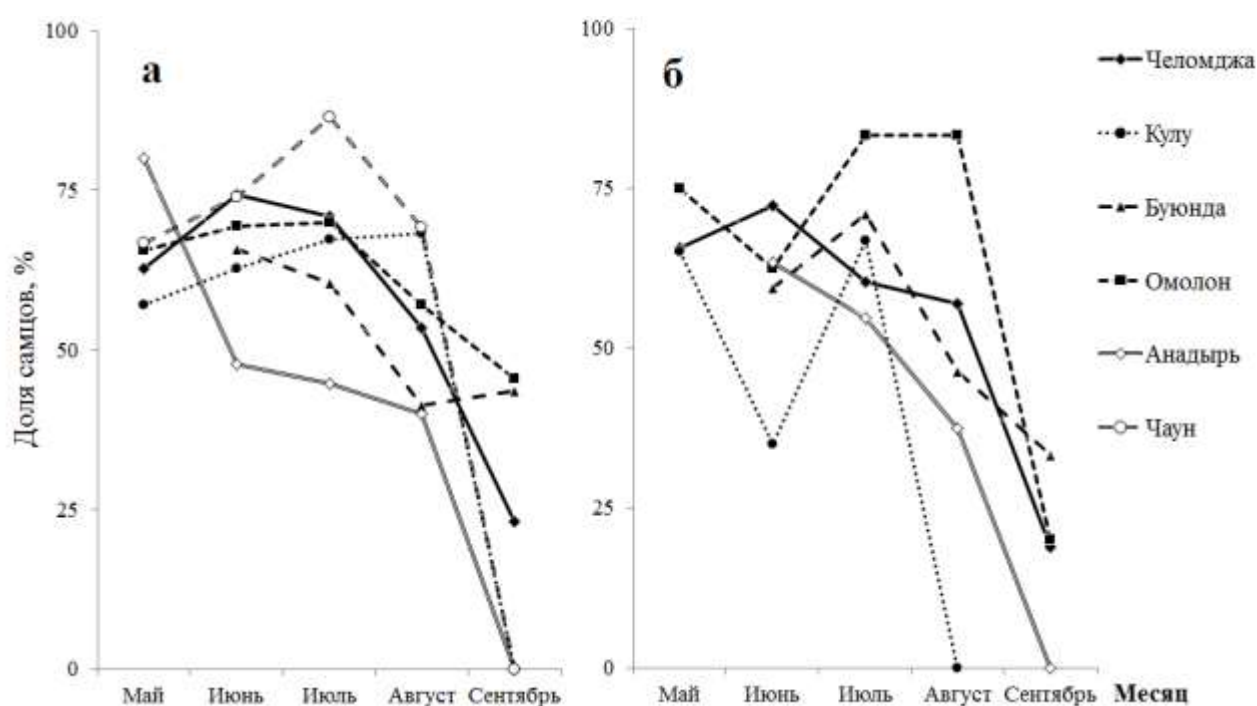


Рисунок 3.11. Изменение доли самцов у красной (а) и красно-серой (б) полевок в группе перезимовавших особей в весенне-летне-осенние месяцы в различных пунктах СВА.

В популяции красной полевки на Омолоне, так же как на Челомдже и Буянде, до августа преобладали самцы. В конце лета последних было все еще больше, а в сентябре диспропорция сместилась в сторону самок. Несмотря на небольшой материал, в омолонской популяции красно-серой полевки сезонная изменчивость соотношения полов у перезимовавших зверьков, по всей видимости, подчиняется отмеченной закономерности. Самцы доминировали с мая по август, а самки – только в сентябре.

В отличие от вышеприведенных пунктов, на Анадыре у красной полевки соотношение полов у перезимовавших зверьков изменяется по сезонам иным образом. Как мы показали на

совокупном материале, среди старых зверьков красной полевки в этом пункте преобладали самки. Даже при сравнении по месяцам самцы чаще встречались в уловах только в мае. В то же время, в последующие месяцы имелась тенденция к стойкому преобладанию среди зимовавших зверьков самок. Такой ситуации мы не отмечали ни для одного из пунктов исследования. В популяции красно-серой полевки сезонное изменение соотношения полов укладывается в общую картину, представленную нами для других пунктов. Здесь в июне и июле было больше самцов, а в августе и сентябре превалировали самки. В популяции красной полевки на Чауне сдвиг в сторону самцов отмечен во все месяцы, кроме сентября. Тут тоже наблюдалось повышение, а затем снижение доли перезимовавших самцов в населении от весны к осени.

Обобщая вышеизложенное, можно заключить, что в СВА сезонная изменчивость соотношения полов среди перезимовавших зверьков двух видов лесных полевок, в целом, развивается по следующему сценарию. Весной и первой половине лета в населении среди старых зверьков преобладают самцы. В сентябре, а в некоторых пунктах в августе наблюдается смещение диспропорции в сторону самок. Преобладание самцов весной и в первой половине лета можно объяснить повышенной половой активностью, а, как следствие, и подвижностью последних (Ревин, 1968; Оленев, 2011). Наблюдаемый в конце лета - осенью сдвиг в сторону самок связан, по-видимому, с двумя причинами. Во-первых, с повышением подвижности последних в результате затухания процесса размножения (Вольперт, 2002; Слуту, 2009). Во-вторых, с большей элиминацией из популяции старых самцов, что известно для многих видов мелких грызунов (Myers, 1971; Меженный, 1975; Вружа, 2005). Такая элиминация может быть связана как с деятельностью хищников, так и с естественной гибелью зверьков от старости. Исключением из установленной закономерности можно считать популяцию красной полевки на Анадыре, где практически во все месяцы среди перезимовавших зверьков преобладали самки. Как мы уже указывали, в этом районе наблюдаемый сдвиг, вероятно, вызванный избирательной смертностью самцов в осенне-зимне-весенний период отдельных лет исследования.

Так же как у перезимовавших, у размножающихся сеголеток лесных полевок сезонная изменчивость соотношения полов выражена достаточно хорошо (Рис. 3.12). Эта репродуктивно-возрастная группа в связи с участием в размножении близка по подвижности к когорте перезимовавших. В некоторой степени сходно в этих двух группах происходит и сезонная перестройка половой структуры. На Челомдже в популяции красной полевки в июне и июле среди репродуктивно активных прибылых зверьков превалировали самцы. В остальных пунктах в эти месяцы наблюдалось либо преобладание самцов, либо паритет полов. В конце лета и осенью практически во всех пунктах достоверно преобладали самки. Только в августе на Челомдже и в сентябре на Чауне по-прежнему было больше самцов. Аналогичная картина наблюдалась в ло-

кальных популяциях красно-серой полевки, за одним лишь исключением, что у этого вида в некоторых пунктах (Кулу, Буюнда и Чаун) самки начинали встречаться в уловах чаще, чем самцы уже с июля. Подобный характер сезонного колебания соотношения полов в популяции красно-серой полевки хребта Хехцира ранее отмечался В.И. Чипаниным (Чипанин, 1973). Этот исследователь объяснил подобные изменения половой структуры большей уязвимостью самцов для факторов внешней среды.

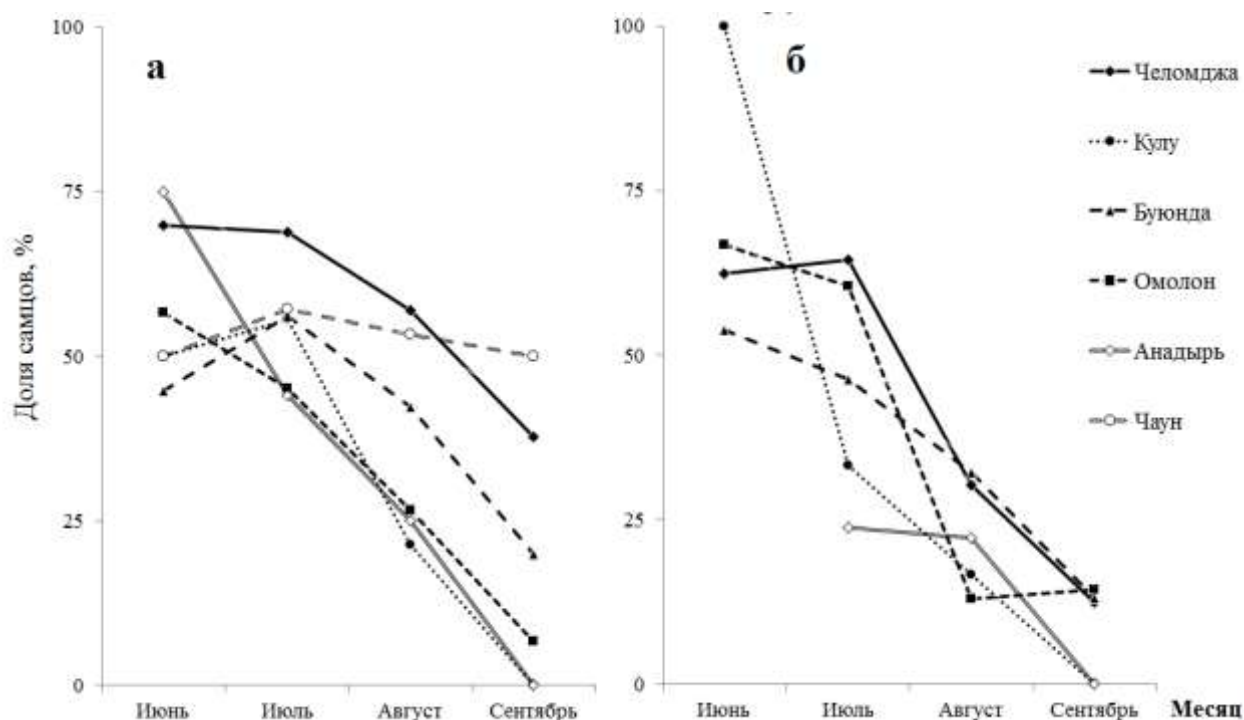


Рисунок 3.12. Изменение доли самцов у красной (а) и красно-серой (б) полевок в группе половозрелых сеголеток в весенне-летне-осенние месяцы в различных пунктах СВА.

Как мы показали в предыдущем разделе, доля участвующих в размножении прибылых самок и самцов в течение репродуктивного периода имеет тенденцию к снижению, причем относительное количество последних сокращается более внушительными темпами (Рис. 3.6 и 3.8). На этот счет мы сформулировали два предположения, отнюдь, не взаимоисключающих друг друга. Во-первых, участвующие в размножении самцы-сеголетки, вероятно, относятся к весенней и раннелетней генерациям, а самки созревают в течение всего сезона размножения. Таким образом, наблюдаемая смена доминирования в уловах полевок разного пола может быть отражением репродуктивного процесса. В первой половине лета размножающихся самок-сеголеток меньше в уловах по причине замедленного, по сравнению с самцами, полового созревания. Самцы же, напротив, находятся в поисках пары для спаривания, очень подвижны и чаще попадают в ловушки. В конце лета - начале осени при затухании процесса размножения прибы-

лые самки становятся более активными. К дополнительным факторам, обуславливающим повышения относительной доли самок, можно отнести включение в размножение самок-сеголеток более поздних генераций. Таким образом, снижение доли размножающегося молодняка может происходить за счет «разбавления» популяции особями, не достигшими половой зрелости в текущем году. Более резкое сокращение числа размножающихся прибылых самцов, в таком случае, можно объяснить тем, что последние созревают в меньшем количестве, чем самки. Второе предположение основано на противоположном репродукции процессе – смертности. В результате своей активной деятельности половозрелые самцы-сеголетки гибнут. Ниже, мы попробуем проверить эти гипотезы косвенным путем, посредством сравнения сезонной изменчивости соотношения полов у сеголеток разных репродуктивно-возрастных групп.

Соотношение полов в группе неразмножающихся сеголеток в летне-осенние месяцы представлено на рисунке 3.13. На Челомдже и Омолоне у красной полевки в июне преобладали самки. На Буюнде в этом месяце количество добытых самцов и самок было практически равным. В начале лета на Кулу было больше самок, однако, июньская выборка здесь состояла всего из девяти зверьков. На Анадыре в июне неразмножающихся сеголеток добыто еще меньше – всего один зверек. В этот период, на Чауне, как мы уже указывали, сеголеток еще практически нет: отловлено лишь два экземпляра неразмножающихся прибылых – самец и самка.

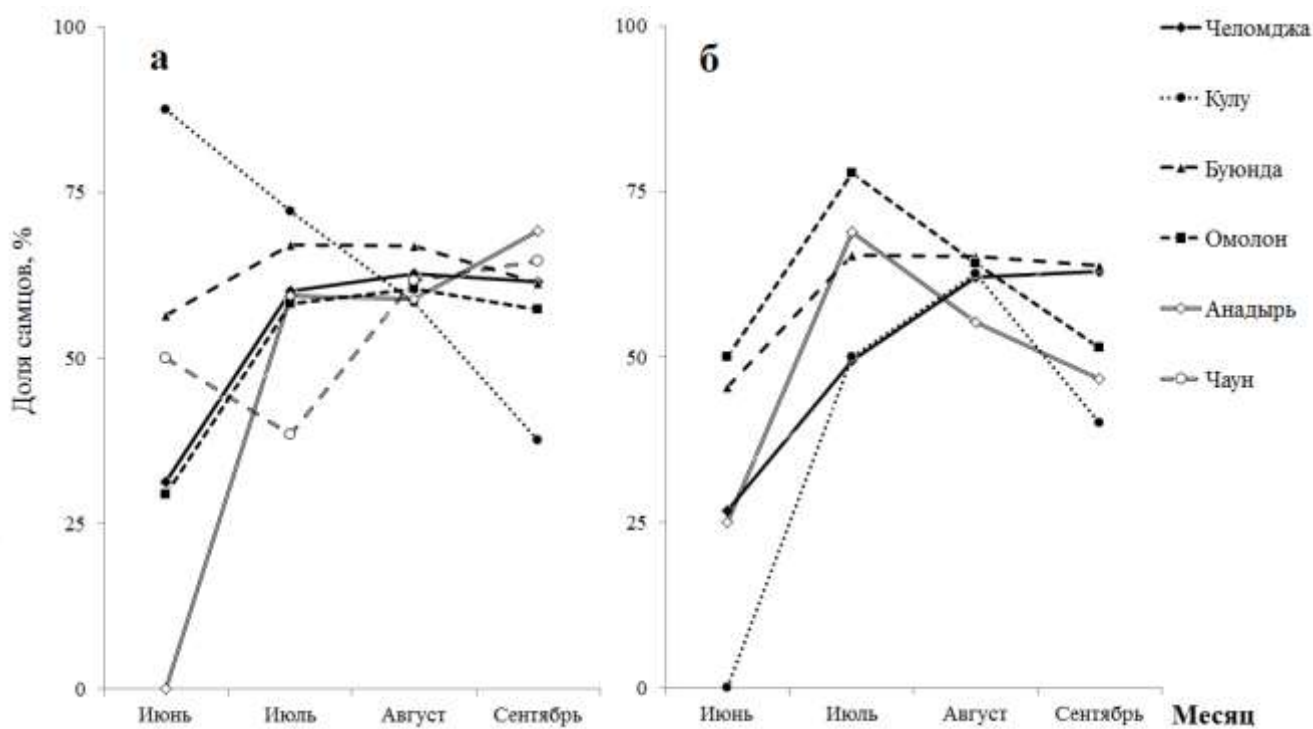


Рисунок 3.13. Изменение доли самцов у красной (а) и красно-серой (б) полевки в группе неполовозрелых сеголеток в весенне-летне-осенние месяцы в различных пунктах СВА.

В июле почти во всех пунктах наблюдается преобладание самцов, и только на Чауне самки чаще встречались в уловах. В последующие месяцы (август-сентябрь) стойкое преобладание самцов отмечалось во всех локальных популяциях, кроме популяции красной полевки на Кулу, где в сентябре самок было отловлено больше, чем самцов. Подобная закономерность также прослеживается и в локальных популяциях красно-серой полевки. На Челомдже, Буюнде и Анадыре в июне среди неполовозрелых зверьков преобладали самки. В июле самок все еще немного больше на Челомдже, а в других пунктах диспропорция смещалась в сторону самцов. В конце лета - начале осени особи мужского пола превалировали в уловах, и только на Кулу и Анадыре в сентябре было больше самок.

Приведенные материалы позволяют нам сделать следующие выводы. Учитывая то, что в группе половозрелых сеголеток в ряде пунктов в июне наблюдается преобладание самцов над самками, можно предположить, что наблюдаемая диспропорция обусловлена разной скоростью полового созревания самок и самцов. Если среди самцов в начале лета уже достаточно много половозрелых особей, то неполовозрелых, соответственно, будет меньше. Течные и размножающиеся самки в июне, по всей видимости, редки. Во второй половине лета картина меняется и половозрелых самок становится больше. Отмеченная закономерность косвенно подтверждает то, что самцы-сеголетки достигают половой зрелости несколько раньше, чем самки.

С другой стороны, смещение полового дисбаланса у половозрелых прибылых зверьков в пользу самок от начала репродуктивного периода к его концу имеет заметный тренд к повышению. Однако у неразмножающегося молодняка, доля самцов увеличивалась в ряде случаев только в июле, а дальнейшего повышения их относительного числа практически не наблюдалось. Если же таковое имело место быть, то рост происходил заметно меньшими темпами, чем уменьшение доли в группе половозрелых самцов. В связи с этим, можно заключить, что отмеченное сезонное снижение процента размножающихся самцов-сеголеток в населении вызвано не только сокращением их количества в результате пополнения популяции ювенильными особями, но и вследствие их большей элиминации, по сравнению с самками.

Глава 4. ПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИНАМИКА

4.1. Динамика численности

Для многих видов мелких млекопитающих характерны многолетние колебания численности. Большинство наблюдаемых популяционных флуктуаций хаотична, однако динамика численности некоторых микромаммалий характеризуется чередованием подъемов и спадов через определенные интервалы времени, обычно, 3-5 лет (Krebs, 1974). Феномен регулярности изменения численности давно привлекал внимание исследователей из разных уголков мира и получил название популяционных циклов. Первые теоретические зарисовки и попытки научного обоснования причин периодических колебаний численности принадлежат британскому ученому Ч. Элтону (Elton, 1924, 1942). Не оставались без внимания проблемы популяционной динамики и у отечественных исследователей. Проявлением интереса к этой теме можно считать ряд специальных публикаций советских зоологов в первой половине XX века (Калабухов, 1937; Северцов, 1941; Наумов, 1945а, 1948; и др.). Первоначально ведущая роль в формировании динамики населения отдавалась внешним факторам (абиотическому и биотическому окружению популяций) (Elton, 1924; Наумов, 1948). К тому же считалось, что основным процессом, участвующим в регуляции численности популяции, является смертность, а показатели размножения обычно принимались за константу (Лидикер, 1999; Пантелеев, 2008).

Ситуация коренным образом изменилась в 50-х гг. XX века с разработкой концепции эндогенной регуляции (авторегуляции) численности популяций, в которой в качестве регулирующего фактора выступает плотность собственного населения. Таким образом, сформировалось представление о популяции как о саморегулирующейся системе, где не только уровень смертности, но и репродуктивные характеристики изменяются в зависимости от численности особей, тем самым, исключая губительное перенаселение. Становление этой концепции связывают с работами В. Винн-Эдвардса, Д. Читти, Ч. Кребса и Д. Кристиана и их сотрудников (Чернявский, 1982). Обозначенные ими положения оказали существенное влияние на формирование взглядов и выбор направления работ у отечественных исследователей (Шилов, 1977; Евсиков, 1994; Чернявский, 2004). Современное состояние основных гипотез авторегуляции численности популяций мелких млекопитающих детально рассмотрено в обзоре К.А. Роговина и М.П. Мошкина (Роговин, 2007).

В задачи работы не входит обсуждение гипотез, призванных объяснить причины и механизмы формирования популяционной динамики. Экзогенные и эндогенные, абиотические и биотические, зависящие и независящие от плотности популяции, воздействующие на различ-

ных уровнях организации живого (популяция, сообщество, экосистема) - факторы и основанные на их влиянии гипотезы достаточно полно представлены в литературе (Krebs, 1974; Чернявский, 1982; Максимов, 1985; Межжерин, 1991; Структура..., 1991; Batzli, 1992; Садыков, 1992; Лидикер, 1999; Жигальский, 2002; Sheftel, 2010; и др.).

В связи с тем, что описание популяционной динамики действием какого-то одного фактора наталкивается на ряд объективных причин, последние десятилетия набирает популярность многофакторный подход к решению проблемы (Лидикер, 1999; Жигальский, 2002; Чернявский, 2004). Так, по замечанию Ч. Кребса и Дж. Майрса (Krebs, 1974, с. 271),: «...для циклов леммингов и полевков должны быть найдены универсальные объяснения, в противном случае мы должны найти два и более толкования в каждом случае». В настоящее время формируется представление о том, что действие, как совокупности факторов, так и одного-двух ведущих в формировании популяционной динамики может быть особенностью экологии вида или его локальной популяции. То есть у разных видов микромаммалий (Hansson, 2002), равно как и у одного вида в различных условиях существования (например, на периферии ареала или в антропогенно-нарушенных местообитаниях) (Кошкина, 1975; Ивантер, 2000; Новиков, 2012), пропорциональный вклад отдельных факторов может быть различен. В результате этого будет определяться и ход динамики численности – «циклический» или «нециклический».

Привлекательной моделью для изучения динамики популяций в природе и эксперименте, наравне с леммингами и серыми полевками, являются лесные полевки рода *Clethrionomys*. Подобное обстоятельство обусловлено их широким распространением, многочисленностью и ярко выраженными сезонными и межгодовыми изменениями численности. В отличие от луговых, степных и полевых грызунов для лесных обитателей, к которым относятся полевки рода *Clethrionomys*, известны «малые» волны численности (популяционные циклы), протяженностью от 2 до 6 лет (Наумов, 1945а, 1948; Башенина, 1977; Европейская ..., 1981). Между тем, в зависимости от географического положения популяции и как следствие особенностей ландшафта, климата и структуры биоценозов кривые изменения численности популяций приобретают разнообразные формы.

Вопросам популяционной динамики лесных полевков посвящена обширная литература. В лесной зоне Голарктики продолжительные наблюдения за динамикой популяций интересующих нас видов - красной и красно-серой полевков - проводились в различных частях ареала. Значительного объема данные имеются по Европейскому Северу (Kalela, 1957; Hansson, 1985b; Кошкина, 1966а; Семенов-Тян-Шанский, 1970; Ивантер, 1975; Куприянова, 1986; Бобрецов, 2002, 2009; Окулова, 2004; Катаев, 2012; и др.) и Уралу (Тестов, 1987; Садыков, 1992; Кшнясев, 2005, 2007; и др.). Долговременные мониторинги велись в Сибири (Кошкина, 1975; Окулова, 1975;

Луковцев, 1980; Жигальский, 1986, 1987б; Ермаков, 1987; Экология..., 1988; Новиков, 1994, 2012; Галушко, 2001; Вольперт, 2002; и др.), на юге Дальнего Востока (Бромлей, 1970; Смирнов, 1974; Дымин, 1981; Геологические... 1984; Симонов, 2003; и др.), Сахалине (Сурков, 1976, 1982а) и Хоккайдо (Saitoh, 1998). Итоги многолетнего изучения динамики численности лесных полевков в Северной Америке подведены Р. Бунстра и Ч. Кребсом (Boonstra, 2012).

На Северо-Востоке Азии изучение популяционной динамики лесных полевков продолжается уже более 40 лет. Основные результаты исследований отражены в ряде специальных публикаций (Чернявский, 1979, 1985б; Кривошеев, 1981в, 1985, 1995; Курышев, 1985, 1988а, б; Цветкова, 1990, 2001; Лазуткин, 1997). Обобщение многочисленных материалов и подведение основных итогов этих работ приведено в сводке «Циклы леммингов и полевков на Севере» (Чернявский, 2004). Между тем, в приведенной монографии детальный анализ динамики численности красной и красно-серой полевков выполнен, в основном, для двух из шести обследованных к тому времени пунктов - Челомджи и Омолона. К тому же, на сегодняшний день появились новые материалы, накопленные за годы работы в таежной зоне Верхней Колымы – бассейне р. Буонда (Чернявский, 2007; Лазуткин, 2012). В настоящей главе мы восполним этот пробел.

Накопление данных по многолетней динамике численности микромаммалий в различных ландшафтных зонах или физико-географических областях привело к появлению работ, в которых анализируются географическая изменчивость динамики численности и особенность механизмов, формирующих ее в разных условиях существования. Одним из первых вопросов географической изменчивости динамики численности мелких грызунов был поставлен Н.П. Наумовым (Наумов, 1945а). По мнению этого автора для зоны оптимума ареала в особенно благоприятных природно-климатических условиях, характерны высокая численность популяции, небольшой размах колебаний и высокочастотные (короткие) периодические колебания, в то время как на границе распространения или любых иных пессимальных условиях наблюдается сокращение численности населения, уменьшение частоты и рост амплитуды колебаний.

В этом отношении интересные результаты, получены другими отечественными авторами (Башенина, 1962, 1977; Голикова, 1967; Ивантер, 1980, 2007; Европейская ..., 1981; Бобрецов, 2002; Окулова, 2003, 2009). Одной из причин интереса к таким исследованиям является то, что географические различия и природно-климатические градиенты могут помочь оценить относительный вклад в этот процесс биотических и абиотических факторов (Henttonen, 1985). Для лесных полевков анализ механизмов (по принципу «оптимум – пессимум») проводился с учетом как внутривидовых, так и внешних факторов (Жигальский, 2000, 2002; Ивантер, 2000, 2005; Новиков, 2012). Сравнительный подход к изучению причин динамики численности лесных полевков в географическом масштабе, в том числе красной и красно-серой, отражен в ряде

иностранных публикаций (Hansson, 1985b; Vjørnstad, 1995; Saitoh, 1998; Boonstra, 2012; и др.). Помимо «разбора» механизмов, способных объяснить причины многолетних изменений численности, по мнению Н.П. Наумова (Наумов, 1945а), изучение популяционной динамики животных в рамках эколого-географического подхода может дать ценную информацию об эволюционных процессах у грызунов. В последнее время в своих работах это реализует Э.В. Ивантер (Ивантер, 2007, 2012).

Снижение частоты колебаний в условиях пессимума связывают с неблагоприятным влиянием внешних факторов и невысокой численностью популяции (Наумов, 1948) и, как следствие, несовершенством популяционной авторегуляции (Ивантер, 1976). Так для рыжей полевки показано, что действие внешних факторов на периферии ареала может модифицировать структуру популяционных циклов, пролонгируя продолжительность отдельных фаз, тем самым растягивая его во времени (Жигальский, 2011). Крайним случаем такого модифицирующего воздействия является полный сбой ритма колебаний численности. На восточной окраине ареала рыжей полевки в зоне экологического пессимума вида динамика численности, по большей части, стохастична и в значительной мере определяется климатическими факторами (Ивантер, 1980; Moshkin, 2000). Однако плавного перехода от одного типа динамики к другому, обычно, не наблюдается (Sheftel, 2010). Даже на краю ареала можно встретить районы с относительно благоприятными природно-климатическими условиями, где локальные популяции этого вида, по всей видимости, демонстрируют довольно частые и ритмичные колебания обилия (Ердаков, 1987; Москвитина, 2000).

Считается, что размах флуктуаций (амплитуда) возрастает при ухудшении условий существования вида, что в значительной мере зависит от климатических особенностей местности и связанных с ними запасами природных ресурсов, степенью континентальности и суровостью климата (Наумов, 1945а; Ивантер, 1976; Европейская ..., 1981; Бобрецов, 2002; Вольперт, 2002; Жигальский, 2002). По представлениям В.А. Межжерина с соавторами (Межжерин, 1991) амплитуда колебаний численности населения тем больше, чем выше уровень организации (популяция, сообщество или экосистема), с которым связан процесс изменения численности.

Проанализировав литературные и собственные материалы по разным видам мелких грызунов, Н.В. Башенина (Башенина, 1977) приходит к выводу об уменьшении частоты колебаний численности на периферии распространения (равно в любых пессимальных условиях). Правда этот автор считает, что для всех видов грызунов предположение о возрастании амплитуды численности на краю ареала не всегда подтверждается.

В отношении географической изменчивости динамики численности мелких грызунов интересны результаты исследований, выполненных за рубежом. Так показано, что динамика

численности лесных полевок на юге и севере Финляндии принципиально отличается. В северном направлении возрастают амплитуды колебаний численности и усиливается «цикличность» популяций. На юге региона межгодовые колебания численности незначительны, что указывает на относительную стабильность популяций, тогда как на севере наблюдаются популяционные циклы (Hansson, 1985b,c). В специальной публикации (Hansson, 1985b) обсуждены причины таких изменений, что, по мнению исследователей, указывает на существование сложной системы взаимодействий между абиотическими и биотическими факторами среды и динамикой численности популяций. Скандинавские исследователи заключили, что динамика численности полевок обнаруживает связь с меридиональным изменением уровня и времени залегания снежного покрова. В северной части этого региона уровень снега зимой выше, чем на юге. Однако различия в количестве твердых осадков и устойчивости образуемого ими покрова во времени имеет опосредованное влияние. Наблюдаемое в высоких широтах усиление «цикличности» популяций, по их мнению, связано с деятельностью хищников-специалистов (мелких куньих), а в низких широтах «стабилизация» численности вызывается совместным воздействием, как хищников-специалистов, так и генералистов. Благодаря снижению защитных свойств снежного покрова с севера на юг хищники-генералисты, численность которых на юге выше, могут оказывать влияние на популяции своих жертв. Другими словами, хищники-генералисты стабилизируют, а хищники-специалисты поддерживают цикличность популяций, так как тесно (эволюционно) связаны с жертвой (Erlinge, 1991).

Позже наличие географического градиента в динамике нескольких видов мелких млекопитающих Скандинавии подтвердили другие исследователи (Bjørnstad, 1995). При помощи моделей авторегрессии второго порядка они проанализировали временные ряды изменений численности из 19 пунктов полуострова, расположенных на трансекте от Южной Швеции до Северной Финляндии. Было установлено, что в южных районах период колебаний численности значительно короче, чем в северных областях. В то же время, результаты авторегрессионного анализа указывают на то, что в низких широтах обнаруживается прямая зависимость от плотности - «стабильная» численность, а в высоких, отсроченная - запаздывание ответа популяции на изменение плотности - «циклическая» динамика. Обнаруженную закономерность указанные авторы так же объясняли в рамках гипотезы «хищник-жертва».

В более узком географическом масштабе исследование изменчивости популяционной динамики красно-серой полевки выполнено на о. Хоккайдо. Представление о характере колебаний численности и причинах их обуславливающих в этом районе по мере накопления материалов эволюционировало. Сначала были обобщены данные по северной части острова (Bjørnstad, 1996; Stenseth, 1996; Saitoh, 1997). В частности, многомерными методами статистики было по-

казано, что на северо-западе характерна невысокая амплитуда и короткие циклы численности или, вообще, аритмичные колебания. Здесь же для динамики отмечена прямая зависимость от плотности. Тогда как на севере и в горных районах наблюдаются многолетние циклы с большим размахом колебаний и тенденцией к отсроченной зависимости от плотности. Проводя аналогию с Фенноскандией, исследователи отметили, что подобный географический градиент связан с более высоким уровнем снега на северо-востоке острова, а, соответственно, и значительным влиянием хищников-специалистов (куньих).

Позже в анализ были вовлечены материалы по всей территории острова (Bjørnstad, 1998; Saitoh, 1998). В результате было установлено, что «циклическая» популяционная динамика отмечалась в центральной и северо-восточной областях Хоккайдо. Сохранилась и ранее отмеченная тенденция к отсроченной зависимости от плотности. Однако для северо-западной и южной частей острова в большей мере были характерны «нециклические» колебания. В то же время в масштабе всего региона, в зависимости от характера изменений численности красно-серой полевки от уровня и времени залегания снежного покрова не обнаружено. Это заставило исследователей отвергнуть прежнюю и сформулировать новую гипотезу. Оказалось, что области, для которых отмечены «циклическая» и «нециклическая» динамика, отличаются по климатическим показателям, а, соответственно, и по продолжительности вегетационного сезона растительности (на юге и западе он длиннее), что, в общем, должно сказаться на демографии зверьков. Более короткий репродуктивный период, по ранее высказанному предположению (Stenseth, 1985), мог бы дестабилизировать численность, вызвав «циклические» колебания.

В это же время чешские ученые Е. Ткадлек и Я. Зейда (Tkadlec, 1998) предложили гипотезу о том, что длительность вегетационного сезона и, соответственно, продолжительность периода размножения грызунов является одним из главных кандидатов для объяснения географической изменчивости динамики численности. Впоследствии проанализировав временные ряды изменений численности обыкновенной полевки в Центральной Европе (от побережья Балтийского моря в Польше до р. Дунай в Словакии) Е. Ткадлек и Н. Стенсет (Tkadlec, 2001) в подтверждение этой гипотезы обнаружили новый градиент «циклическости» популяций. В отличие от Фенноскандии и Хоккайдо «циклическость» в Центральной Европе усиливается с уменьшением широты, что сопоставимо с изменением продолжительности бесснежного сезона и периодом размножения мелких грызунов.

Между тем, по данным К. Ламбина с соавторами (Lambin, 2006) популяционные циклы близкие по структуре к тем, которые встречаются в высоких широтах, обнаружены на юго-западе Франции, хотя этот регион характеризуется относительно мягким климатом и устойчивый снежный покров здесь вообще не формируется. Таким образом, отмеченные зарубежными

исследователями градиенты «цикличности» популяций грызунов, несомненно, вызывают большой интерес, однако, в большем географическом масштабе обычно не обнаруживаются (см. выше; а также: Biology..., 1985; Окулова, 2003; Boonstra, 2012). Все это указывает на то, что «циклическая» динамика численности мелких млекопитающих наблюдается не только в северных и арктических регионах, а ее географическая изменчивость не всегда обнаруживает пространственные градиенты и, по всей видимости, зависит от условий конкретного района.

По нашему мнению, материалы по о. Хоккайдо в некоторой степени подтверждают гипотезу Н.П. Наумова (Наумов, 1945а). Во-первых, частота колебаний увеличивалась, а амплитуда снижалась по мере продвижения в более благоприятные в климатическом отношении области. Высокочастотные циклы с небольшим размахом колебаний характерны для западной и юго-западной частей острова. Климат здесь, в отличие от северо-восточных областей и горного центра, относительно мягок. На южной оконечности острова произрастают листопадные широколиственные леса, образующие наиболее оптимальные местообитания для островной популяции красно-серой полевки (Henttonen, 1992). Здесь же численность населения в конце репродуктивного периода было наиболее устойчива по годам. Во-вторых, исследователи разграничивают так называемую «стабильную» и «циклическую» динамику популяций (третий тип - нерегулярные («нециклические») колебания будут рассмотрены отдельно). Однако при детальном рассмотрении нам видится, что используемый методический подход не точен. Дело в том, что по ранее высказанному предложению (Henttonen, 1985) как в Фенноскандии, так и на Хоккайдо авторы анализируют временные ряды, построенные на показателях только лишь численности зверьков в конце репродуктивного сезона (Hansson, 1985b,c; Vjørnstad, 1995, 1996, 1998). В таком случае, «циклическость» популяций может выявляться, только если межгодовые колебания будут значительно различаться по амплитуде. Особенно если движение численности характеризуется наличием в годы депрессии численности так называемого «летнего снижения плотности», когда весной после «краха» и в течение всего летнего сезона обилие зверьков не только не увеличивается, но и часто продолжает падать (Кошкина, 1966а; Меженный, 1975; Hansson, 1985с). В такие годы у красно-серой полевки Т.В. Кошкина (Кошкина, 1966а) отмечала снижение интенсивности размножения. Между тем по указанию А.А. Меженного (Меженный, 1975), подобный феномен наблюдался при абсолютном благоприятствии погодных условий, запасов кормов и нормальном течении репродуктивного процесса у грызунов. Не обнаружили значимых различий между фазами депрессии и роста численности по ряду демографических параметров у темной полевки (*Microtus agrestis*) Т. Клемола с соавторами (Klemola, 2002). Летнее снижение обилия после высокой численности популяции наблюдается у многих видов мелких

грызунов (Krebs, 1974). Причины этого явления остаются на уровне гипотез. Основные предположения обсуждены в работе Р. Бунстра с соавторами (Boonstra, 1998a).

В этой связи, представляется очевидным, что ни определение значимого доминантного периода на периодограмме, ни вычисление *s*-индекса (Henttonen, 1985) не обнаружит регулярных флуктуаций, если показатели обилия будут слабо варьировать по годам. Более того, индекс Левонтина нужно применять особенно осторожно, так как для оценки «цикличности» он вообще непригоден (Жигальский, 1989; Ердаков, 1990; Sandell, 1991; Бобрецов, 2009; Boonstra, 2012).

Рассмотрим несколько примеров указывающих на то, что некоторые популяции «циклически» даже при относительно стабильном уровне численности в конце сезона размножения. В Салаирской тайге, считающейся оптимумом ареала красной полевки, в динамике численности последней нельзя отметить ни выраженных депрессий, ни сменяющих их высоких пиков, ни соответственно высокой амплитуды колебаний. Тем не менее, в такой ситуации можно выявить определенные циклы (2-3 года), только не по осенней численности, а по уровню весеннего обилия зверьков и ряду других демографических параметров (Кошкина, 1975). Примеры можно умножить: красная полевка в Прителецкой тайге (Новиков, 1994), рыжая полевка в Кировской области (Тупикова, 1971) - оптимальных зонах своего ареала. Тут также наблюдается высокая численность, короткие циклы и незначительный размах колебаний по годам. Все это указывает на одно: на первый взгляд в относительно стабильной по уровню осенней численности популяции на поверку могут заметно изменяться весенние показатели обилия и другие демографические показатели. Для установления этого потребуются проведение более глубокого анализа, а не ограничиваться только лишь статистическими оценками конечных показателей обилия. В наиболее оптимальных условиях обитания популяции к концу репродуктивного сезона практически полностью заполняют имеющуюся емкость среды. Это наблюдается даже в меньшем пространственном масштабе. Сокращение амплитуды колебаний численности и длины циклов лесных полевок наблюдается в равнинной тайге по сравнению с предгорными и горными ландшафтами (Бобрецов, 2006). Более того известно, что в оптимальных местообитаниях, в том числе, служащих «станциями переживания», численность меняется не так значительно, оставаясь достаточно высокой даже в годы депрессии на остальной территории (Смирнов, 1974; Кошкина, 1980; Дымин, 1981; Ревин, 1983; Getz, 2001; Гашев, 2006, 2013). В этом отношении показательным примером может служить так называемый «природный эксперимент», в деталях описанный Н.Л. Добринским (Добринский, 2010). После катастрофического вывала леса на Среднем Урале в сохранившихся климаксных таежных биоценозах сложились уникальные и очень благоприятные для рыжей полевки местообитания. В независимости от условий отдельных лет,

из года в год к концу лета зверьки достигали определенного уровня численности, укладывающегося в поразительно узкий интервал значений. Между тем, показатели обилия в начале сезона размножения при межгодовом сравнении, все же, испытывали заметные колебания. Однако небольшой временной ряд наблюдений не позволяет однозначно заключить о «циклическости» этой популяции.

Высокая амплитуда колебаний численности обычно наблюдается в неблагоприятных районах обитания, при крайней неустойчивости среды, бедности кормовой базы и слабых защитных условиях местообитаний. Характерно это и для трансформированных биоценозов, в которых, обычно, отмечается больший размах колебаний численности (Кошкина, 1975; Ивантер, 2000). Одним из факторов, влияющим на величину амплитуды, является высокий уровень смертности зверьков в осенне-зимне-весенний период. В центре ареала смертность невысока, а на периферии – значительна (Жигальский, 2002). В результате этого кривые динамики численности в графическом представлении приобретают характерный волнообразный вид.

Неэффективным в случае использования показателей численности в конце репродуктивного сезона становится и применение моделей авторегрессии второго порядка. Считается, что в «нециклических» популяциях обычно обнаруживается прямая зависимость, а в «циклических» запаздывание реакции популяции на изменение собственной плотности (May, 1981). В частности, предполагается, что отсроченную зависимость могут вызвать хищники-специалисты, или же особенность процесса размножения, интенсивность которого сопряжена с климатом местности (Saitoh, 1997). В результате этого по-иному интерпретируются полученные результаты. Между тем, подобное «запаздывание», наверняка, будет иметь место и в относительно устойчивых по уровню численности популяциях (в пострепродуктивный период), но достаточно динамичных по данным весенних и раннелетних учетов. Более того, показано, что запаздывание реакции на плотность может быть вызвано и популяционными факторами - сезонностью размножения (Morris, 1984; Жигальский, 2000, 2002), задержкой полового созревания молодняка (Oli, 2001) и/или дисперсией (Sheftel, 2010).

И, наконец, для «циклической» динамики популяций, как мы уже указывали, характерна еще одна особенность – плотностно-зависимое изменение репродуктивных показателей (наиболее важным из которых является задержка полового созревания сеголеток), что многими авторами (в основном, зарубежными) часто недооценивается (Oli, 1999). Отрицательная зависимость созревания сеголеток от уровня численности известна и для относительно стабильных популяций лесных полевок в оптимуме ареала (Тупикова, 1971; Кошкина, 1975; Новиков, 1994; Жигальский, 2012). Заметим, но плотностно-зависимое половое созревание сеголеток красносерой полевки отмечено для ряда пунктов юга Хоккайдо (Abe, 1976, цит. по: Nakata, 1989;

Saitoh, 1981), отнесенных исследователями к области «нециклическости» (Saitoh, 1998). Таким образом, ограниченный подход и использование только лишь статистических методов может в значительной степени исказить результаты, а соответственно, и влиять на их интерпретацию. В общем же, разделение популяционной динамики на «циклическую» и «нециклическую», в достаточной мере, искусственно (Sandell, 1991), а для адекватной классификации требуется комплексный подход.

Крайним вариантом динамики численности является сбой ритма колебаний, когда в нестабильных условиях среды популяции подвержены сильным нерегулярным внешним воздействиям. Численность населения в такой ситуации обычно невысока, а ее изменения происходят, по большей части, случайно. По всей видимости, для «нециклической» динамики популяций характерна стабильно низкая весенняя численность, а осеннее обилие никогда не опускается ниже такого уровня (Hansson, 1984). То есть в этом случае стабильна низка будет весенняя численность. В такой ситуации популяционная динамика находится под управлением факторов среды и характеризуется практически полным отсутствием авторегуляции, а интенсификация воспроизводства совпадает во времени с улучшением условий (Sheftel, 2010). Установлено, что в «нециклической» динамике отмечается прямая связь успеха размножения с плотностью населения (Zakharov, 1991; Boonstra, 2012). Показатели участия сеголеток в размножении не коррелируют с уровнем плотности и, часто, имеют достаточно высокие значения (Кошкина, 1975; Martell, 1979; Moshkin, 2000; Большакова, 2010; Новиков, 2012). Нарушение ритма динамики численности обычно наблюдается в пессимальных местообитаниях, будь то периферия ареала (Martell, 1979; Moshkin, 2000; Angerbjörn, 2001) или антропогенно-трансформированный ландшафт (Кошкина, 1975; Большакова, 2010; Новиков, 2012). Причем в последнем случае сбой ритма отмечается только при значительном изменении естественных местообитаний или при сильном загрязнении среды обитания. При сохранении укрытий и наличии необходимого количества пропитания (например, в лесопарках), отклонения популяционных характеристик от фонового уровня у мелких млекопитающих могут не наблюдаться (Самойлова, 2002). «Нециклическая» динамика населения отмечается на побережье северных акваторий, где такой тип динамики популяции формируется вследствие слабых защитных свойств невысокого снежного покрова и нестабильного климата (Захаров, 2011). Таким образом, основную роль в формировании «нециклической» динамики обычно отводят климатическим факторам. Между тем, по предположению некоторых исследователей у лесных полевок эффект такого влияния может проявляться и опосредованно - через аритмичность урожайности важных кормовых объектов - ягод и семян (Boonstra, 2012), что наблюдается даже в относительно благоприятных по климатическим условиям районах (Jensen, 1982). Тем не менее, чтобы установить «нециклический»

характер динамики численности (как собственно и «циклическость») в распоряжении нужно иметь значительные по протяженности временные ряды. В частности, литературные данные свидетельствуют о том, что «нециклические» популяции лесных полевок (Ивантер, 1980; Boonstra, 2006) после накопления данных учетов и дальнейшем статистическом анализе «превращаются» во вполне «циклические» (Жигальский, 2011; Boonstra, 2012).

По всей видимости, оригинальная теория популяционных циклов, предложенная Ю.Т. Артемьевым (Артемьев, 1981, 1982) в большей мере отражает особенности «нециклической» динамики популяций. Этот автор исходит из того, что существует обратная зависимость жизнеспособности потомства от плодовитости родителей. Более плодовитая часть популяции оставляет непропорционально большое количество потомков. В ходе нарастания численности популяция поступательно утрачивает исходную жизнеспособность и становится предельно чувствительной к действию различных неблагоприятных факторов. При любом ухудшении условий существования происходит вымирание маложизнеспособных, хотя и более плодовитых особей. Наиболее устойчивые, но малоплодные особи выживают. Это предположение базируется на прямой связи численности и репродуктивного эффекта, что нехарактерно для «циклических» популяций.

Теперь перейдем к рассмотрению динамики численности лесных полевок в различных пунктах СВА. В таблице 4.1 приведены показатели численности красной и красно-серой полевок. Из нее видно, что у красной полевки, несмотря на различия в уровне обилия в конце лета, а также в изменении летнего роста, амплитуда межгодовых колебаний по учетам, проводимым в августе, демонстрируют поразительное сходство. Напротив, у красно-серой полевки при продвижении на северо-восток региона амплитуда колебаний уменьшается, что, наверняка, связано со снижением в том же направлении летнего прироста обилия. Это не согласуется с представлениями Н.П. Наумова (Наумов, 1945а), о возрастании амплитуды колебаний на периферии ареала, и, в некоторой степени, подтверждает заключение Н.В. Башениной (Башенина, 1977) о сокращении размаха колебаний в пессимальных условиях. Вероятно, амплитуда колебаний численности, в том числе определяется и интенсивностью репродукции. В тех периферийных районах, где интенсивность размножения лесных полевок высока, например, в Карелии (Жигальский, 2011), можно наблюдать увеличение размаха колебаний численности по годам. Это происходит благодаря тому, что параллельно интенсификации репродуктивного процесса увеличивается смертность. Представляется, что в таком случае нужно абстрагироваться от колеблющейся переменной «размножение» и принять во внимание только величину отхода особей из популяции в пострепродуктивный период.

Таблица 4.1. Некоторые демографические показатели относительной численности красной и красно-серой полевков в СВА

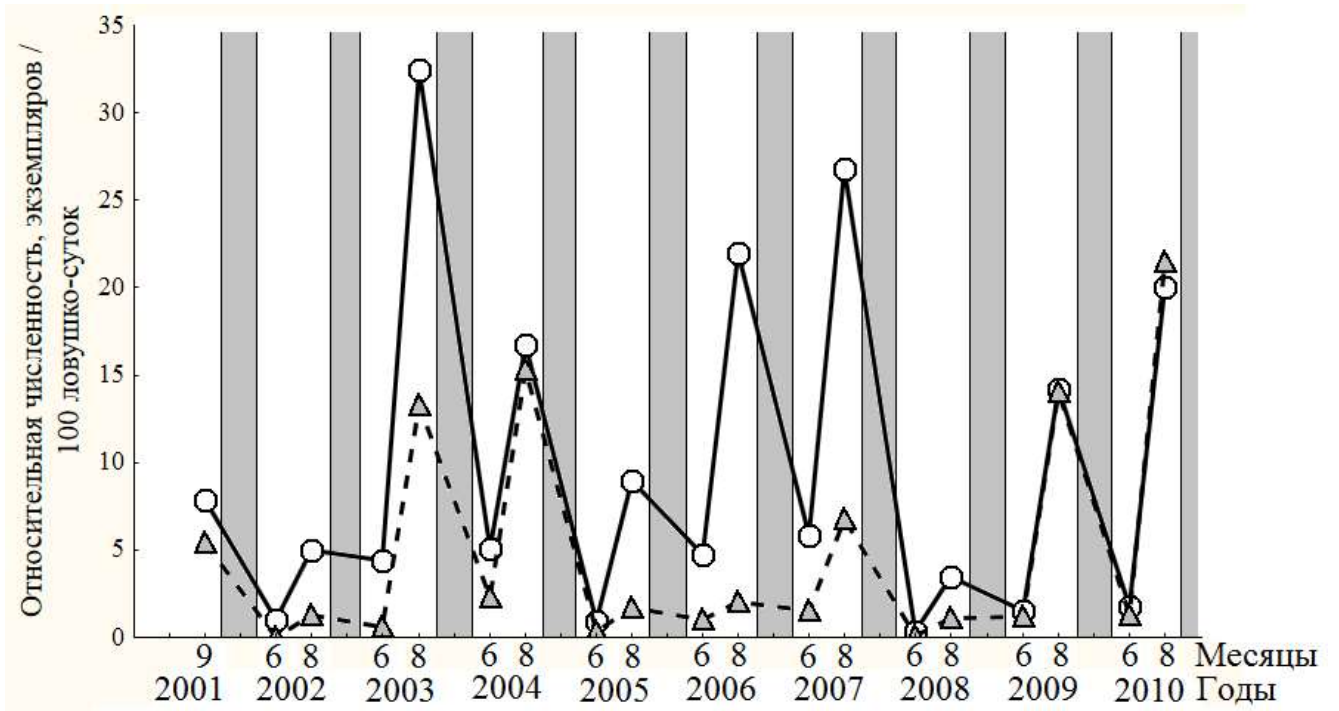
Пункт	Вид	Относительная численность в начале лета (ОЧНЛ)				Относительная численность в конце лета (ОЧКЛ)				Рост (ОЧКЛ _t / ОЧНЛ _t)		Смертность (ОЧНЛ _{t+1} / ОЧКЛ _t)	
		<i>n</i>	<i>M±m</i>	<i>Lim</i>	Амплитуда, крат	<i>n</i>	<i>M±m</i>	<i>Lim</i>	Амплитуда, крат	<i>n</i>	<i>M±m</i>	<i>n</i>	<i>M±m</i>
		Снежная	I	-	-	-	-	7	6,8±1,98	2,2 – 15,1	6,9	-	-
Долина	II	-	-	-	-	7	9,2±4,40	1,5 – 34,8	23,2	-	-	-	-
Челомджа	I	11	1,7±0,42	0,4 – 4,0	10,0	11	9,8±1,88	1,6 – 23,0	14,4	11	7,6±1,52	10	0,7±0,11
	II	11	2,6±0,79	1,0 – 8,0	8,0	11	8,2±2,44	0,3 – 25,2	84,0	9	4,0±0,91	10	0,5±0,15
Кулу	I	5	1,5±0,57	0,8 – 3,4	4,3	5	2,7±0,82	0,6 – 5,5	9,2	4	1,5±0,38	4	0,4±0,24
	II	5	0,6±0,37	0,2 – 2,0	10,0	5	0,7±0,38	0,06 – 1,9	31,7	4	1,4±0,88	3	0,4±0,29
Буюнда	I	9	2,8±0,71	0,3 – 5,8	19,3	10	15,8±3,05	3,5 - 32,5	9,3	8	7,6±1,07	8	0,7±0,09
	II	9	0,9±0,25	0,1 – 2,3	23,0	10	8,2±2,30	1,1 – 21,5	19,6	8	10,4±2,13	8	0,7±0,12
Омолон	I	6	1,7±0,55	0,4 – 4,2	10,5	6	4,2±2,77	1,3 – 7,9	6,1	6	3,3±0,79	4	0,6±0,21
	II	6	0,3±0,14	0,02 – 0,8	40,0	6	0,7±0,23	0,2 – 1,8	9,0	6	4,6±3,10	4	0,7±0,24
Анадырь	I	5	0,9±0,34	0,1 – 1,9	19,0	5	2,6±0,86	0,6 – 5,4	9,0	5	3,9±0,88	4	0,7±0,22
	II	5	0,9±0,46	0,4 – 2,6	6,5	5	2,2±1,16	0,8 – 6,4	8,0	5	1,8±0,47	4	0,6±0,24
Чаун	I	7	1,6±1,03	0,1 – 7,2	72,0	7	4,5±1,09	1,0 – 8,9	8,9	7	2,9±0,74	6	0,8±0,16

Примечание: *n* – число лет исследований; I- красная полевка, II- красно-серая полевка.

Сравнение размаха колебаний численности в географическом масштабе может быть действительно объективным только при сопоставлении численности населения в начале репродуктивного сезона. В таком случае на периферии ареала, как и в иных неблагоприятных условиях, амплитуда будет реально возрастать. Приведенная закономерность, отчасти, прослеживается на материале по красной полевке – в пунктах с более суровыми условиями обитания численность в начале сезона размножения, подчас, имела нулевые значения, что, соответственно, дает высокое расчетное значение амплитуды.

Анализ публикаций и собственные материалы позволяют заключить, что лесные полевки в СВА демонстрируют 3-5 летние циклы. Спектральный анализ показал, что у красной полевки на Челомдже наибольшая дисперсия на спектре приходилась на годовой период, а у красно-серой на 5-летний (Чернявский, 2004). Следуя интерпретации количественных критериев «циклическости», при применении анализа Фурье (Максимов, 1985; Ермаков, 1990) авторы заключили, что популяция красной полевки в этом пункте является «нециклической», а популяция красно-серой – «циклической». Визуализация динамики численности красной и красно-серой полевок по усредненным данным в основных местообитаниях на Буюнде представлена на рисунке 4.1. Здесь самые мощные гармонические составляющие у обоих видов лесных полевок имеют период в 3 года (Рис. 4.2). Это говорит о том, что изменения численности в этом пункте происходят примерно с 3-летней периодичностью. В общем, визуальный анализ кривых динамики численности лесных полевок в СВА позволяет заключить, что, в целом, подъемы численности наблюдались здесь через 3-4 года (Ямборко, 2011б).

В литературе по динамике численности мелких грызунов разделение популяционного цикла на отдельные фазы, а также их наименование строго не унифицировано (Чернявский, 1982). В зависимости от периода цикла по совокупности популяционных характеристик разные исследователи выделяют 3-4 фазы (Krebs, 1974; Башенина, 1977; Кошкина, 1980; Жигальский, 1999; Norrdahl, 2002; Жигальский, 2011). Из всех приведенных классификаций, наиболее универсальной представляется синтетическая схема, предложенная Ч. Кребсом и Дж. Майрс (Krebs, 1974). Согласно ей, популяционный цикл можно разделить на четыре последовательные фазы: подъем, пик, спад и депрессия. Фазы могут продолжаться от одного до нескольких лет. В ряде случаев, фаза депрессии может вообще отсутствовать ввиду резкого перехода из фазы спада в фазу подъема. Другие авторы предлагают, что помимо данных о специфике изменения показателей относительного или абсолютного обилия в анализ также нужно включать другие демографические показатели (плодовитость, участие сеголеток в размножении и др.) (Кошкина, 1980; Жигальский, 1999; Чернявский, 2004), что, несомненно, будет способствовать уточнению классификации.



Примечание: сплошная линия и круги - красная полевка; пунктирная линия и треугольники – красно-серая полевка.

Рисунок 4.1. Динамика численности лесных полевок на Буюнде.

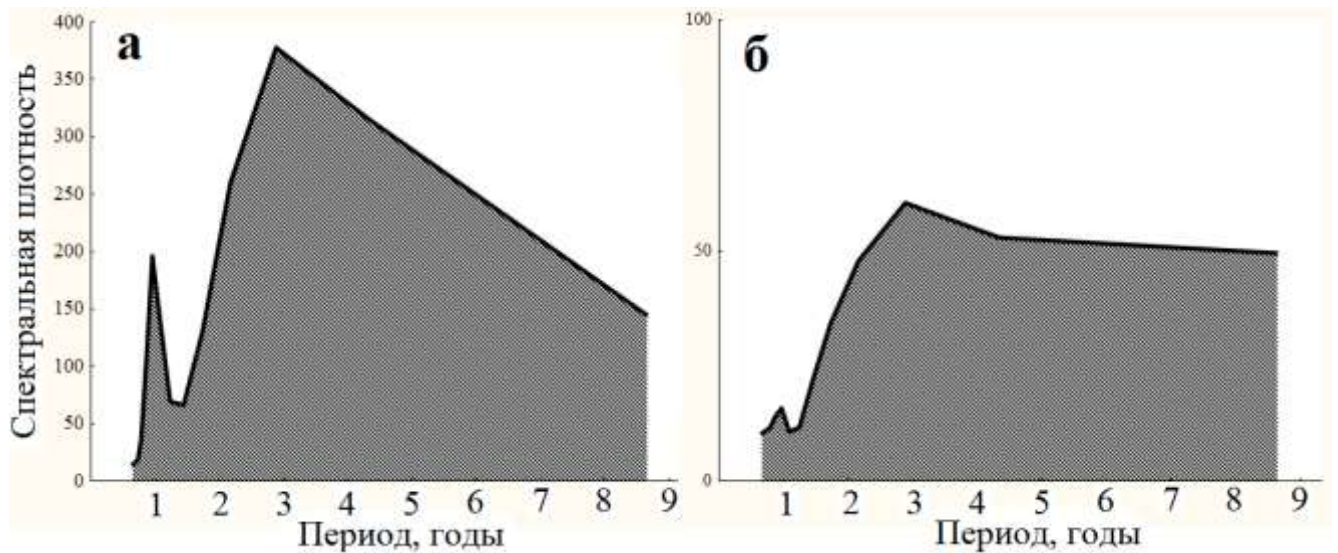


Рисунок 4.2. Спектр временного ряда относительной численности красной (а) и красно-серой (б) полевок на Буюнде.

В нашей работе будут использоваться следующие наименования популяционного цикла: депрессия, рост, пик и спад, а основой для выделения будет служить относительная численность зверьков в начале репродуктивного сезона. Структуру популяционных циклов можно проследить на материалах наиболее продолжительных мониторингов, выполненных на Снежной Долине, Челомдже (Чернявский, 2004) и Буюнде. У обоих видов полевок на Снежной долине и Буюнде визуально можно выделить 3-летние циклы следующей структуры: депрессия (= низкая численность), рост и пик. После пика наблюдается резкий «крах» численности, происходящий за один осенне-зимне-весенний период, и к весне следующего года популяция приходит значительно поредевшей. На Челомдже динамика численности красной полевки характеризуется тем, что здесь встречается фаза спада. Особенностью динамики популяции красно-серой полевки в этом пункте можно считать присутствие пролонгированных на 2 года фаз роста и депрессии.

Представляется, что на структуру популяционных циклов и амплитуду колебаний могут оказывать влияние интенсивность популяционного роста, которая, вероятно, видоспецифична. Так красная полевка, в отличие от красно-серой, быстрее наращивает свою численность после демографического «краха». Депрессии численности у первого вида выражены в меньшей степени и не так глубоки: обычно численность низка только в начале репродуктивного сезона, а к осени наблюдается ее заметный прирост. На следующий год после минимальной численности обилие этого вида почти всегда возрастает. Относительно слабый прирост численности популяции красной полевки после пика наблюдался на Снежной Долине в 1982 и 1985 гг., Челомдже в 1986 г., Кулу в 1985 г., Омолоне в 1973 г., Анадыре в 1987 г., Чауне в 1977 и 1980 гг. (Кривошеев, 1981в; Чернявский, 2004).

Красно-серая полевка наращивает численность более медленными темпами. На Челомдже отмечалась двухлетняя депрессия численности этого вида (1982 и 1983 гг.), после года пика (Лазуткин, 1997). В аналогичной ситуации относительно низкая численность красно-серой полевки держалась два года подряд на Буюнде (2005 и 2006 гг.). Вообще, если обратить внимание на показатели относительного обилия этого вида в начале и конце лета после лет с высокой численностью практически во всех пунктах заметного прироста обилия не наблюдается. Таким образом, затяжные депрессии численности после «краха» в СВА ярко выражены в основном у красно-серой полевки (Чернявский, 2004). В то же время как будет показано ниже, в годы низкой численности у обоих видов полевок размножение в значительной мере интенсифицируется, тем не менее, локального подъема численности не наблюдается, что может быть связано с репарационными миграциями (Наумов, 1955; Лукьянов, 1993).

Другой важной особенностью динамики популяций красной и красно-серой полевок является линейная связь исходной численности популяции весной или в начале лета с конечной численностью в конце лета (Табл. 4.2). Это указывает на то, что уровень численности в репродуктивный период определяется не только интенсивностью размножения, но и величиной смертности зверьков в предыдущий осенне-зимне-весенний период. То есть, от того как перезимовали зверьки и будет, в основном, зависеть численность населения в текущем году.

Таблица 4.2. Оценка связи между показателями относительной численности лесных полевок в начале и конце репродуктивного сезона

Пункт	n	Красная полевка		Красно-серая полевка	
		r_{sp}	p	r_{sp}	p
Челомджа	11	0,69	<0,05	0,80	<0,01
Кулу	5	0,97	<0,01	0,72	>0,05
Буюнда	9	0,82	<0,01	0,82	<0,01
Омолон	6	0,54	>0,05	0,61	>0,05
Анадырь	5	0,98	<0,01	0,99	<0,05
Чаун	7	0,83	<0,05	-	-

Примечание: n – число лет наблюдений.

В настоящее время, несмотря на то, что некоторые исследователи не обнаружили значимых изменений репродуктивных показателей на разных фазах динамики численности (Klemola, 2002; Norrdahl, 2002; Getz, 2009), не вызывает сомнений, что популяционным циклам, как биологическому явлению, сопутствуют изменения ряда демографических характеристик, влияющих на размножение (Krebs, 1974; Чернявский, 1982; Oli, 1999; Чернявский, 2004). В связи с этим основной нашей задачей станет проведение детального анализа изменчивости репродуктивных и других демографических параметров красной и красно-серой полевок на Буюнде. Важным критерием «цикличности» будет считаться демографическая гетерогенность популяции при разном уровне обилия.

4.2. Изменчивость популяционно-демографических показателей

Продолжительность репродуктивного периода. Период размножения большинства видов полевок и леммингов достаточно изменчив по годам, что по мнению Ч. Кребса и Дж. Майрса (Krebs, 1974) является главной движущей силой «циклических» колебаний численности. Мы уже указывали, что сроки начала размножения лесных полевок обычно связывают с ходом весенних фенологических явлений и появлением растительности. В то же время, в ряде работ от-

мечается как особая роль метеофакторов, так и констатируется факт связи активации процесса репродукции с уровнем численности популяции (Жигальский, 2002). Задержка начала репродуктивного периода наблюдается в годы с высокой численностью, а ранее размножение отмечается в годы роста численности популяции (Kalela, 1957; Кошкина, 1975; Hansson, 1985c; Бойко, 1988; Norrdahl, 2002; Новиков, 2012). Более того, некоторыми авторами отмечалось, что годам, в которых наблюдался подъем численности лесных полевок, предшествует раннее весеннее размножение, вызванное благоприятными кормовыми и погодными условиями осени предыдущего года (Кривошеев, 1981a; Коросов, 2001). Известно, что в годы, предшествующие пику численности, при уникальных кормовых и температурных условиях зимовки у рыжей (Кудряшова, 1971; Жигальский, 2012) и красной полевок (Хлебников, 1970) может наблюдаться зимнее размножение, которое в большей мере характерно для леммингов (Krebs, 1974; Чернявский, 2004). Между тем, результаты множества работ показывают, что урожай кормов является необходимой, но, отнюдь, не достаточной предпосылкой для зимней репродукции, а последняя, в свою очередь, не всегда связана с фазой популяционного цикла (Krebs, 1974).

В этом отношении, интересны результаты, полученные О.А. Жигальским (Жигальский, 2012) по зимнему размножению рыжей полевки в Удмуртии. Он, в частности, показал, что годам пика численности в большинстве случаев (но не всегда!) предшествует зимнее размножение, вызванное благоприятными климатическими и кормовыми условиями. Однако пуск столь ранней репродукции осуществим при одном обязательном условии – определенной возрастной структуре популяции. Интересно, но в этом случае наблюдалось более позднее начало размножения у рыжей полевки в годы депрессии численности (Жигальский, 2000).

Стоит отметить, что некоторые исследователи сомневаются в ведущей роли зимней репродукции для прироста численности популяции полевок и генерации популяционных циклов ввиду того, что в зимний период у грызунов только незначительная часть самок участвует в размножении (Меженный, 1975; Norrdahl, 2002), а само явление встречается достаточно редко (Kaneko, 1998; Оленев, 2008). Для красной и красно-серой полевок это подтверждается многочисленными литературными данными (Чипанин, 1973; Юдин, 1976; Whitney, 1976; Nakata, 1989; Костенко, 2000).

В то же время, некоторые авторы вообще не отмечали связи сроков начала размножения лесных полевок с плотностью популяции, погодными условиями или состоянием кормовой базы (Ивантер, 1975) или же считали, что колебания сроков в одну - две декады незначительны для изменения интенсивности репродукции (Тупикова, 1971).

Сроки окончания размножения у лесных полевок обычно колеблются в большем диапазоне и, помимо, погодной и трофической обусловленности снижения интенсивности и заверше-

нию репродукции (Смирнов, 1970; Сурков, 1976, 1982а, б; Оленев, 1981; Коросов, 2001; Добринский, 2011), часто связывают с плотностью популяции (Krebs, 1974; Чернявский, 2004). В этом вопросе у исследователей меньше противоречий. В годы пика численности репродуктивный период у лесных полевок, как правило, короче (Кошкина, 1966а, 1975; Тупикова, 1971; Ивантер, 1975, 2000; Ревин, 1983; Мордосов, 1984; Тестов, 1987; Бойко, 1988; Nakata, 1989; Новиков, 1994; и др.). В то же время, в Новом Свете сокращение продолжительности периода размножения у лесных полевок явление достаточно редкое (Boonstra, 2012).

В СВА, как мы уже указывали, продолжительность периода размножения лесных полевок является достаточно изменчивым показателем. На Снежной Долине у красной полевки самый продолжительный сезон размножения был зафиксирован в 1983 году, причем удлинение произошло за счет более раннего начала. У красно-серой полевки также наблюдалась пролонгация сезона размножения в год, предшествующий пику численности, но за счет более позднего его окончания (Курышев, 1988а). Для остальных пунктов, в целях более точного установления времени начала размножения, мы дополнительно привлекли материалы по возрастной структуре популяции в начале лета.

На Челомдже, даты поимок первых беременных самок у обоих видов варьировали в пределах 2-3-х декад, но, тем не менее, в целом совпадали. Связи сроков начала размножения самок с уровнем численности и урожаем кормов в предыдущем году не обнаружено. Однако, основные фенологические показатели весны – средняя температура мая и время схода снега коррелировали с датами отлова первых беременных самок, что убедительно показывает значимость погодных условий для начала репродукции. Сроки окончания размножения были еще более изменчивы - более месяца у красной полевки и месяц у красно-серой. У красной полевки сроки окончания репродукции находились в обратной зависимости от плотности популяции. У красно-серой полевки наблюдалось та же картина, однако, связь была не столь очевидна. Так для красной полевки обнаружена связь между урожайностью кормов (ягод и грибов) и сроков окончания размножения. При благоприятных кормовых условиях период размножения удлинялся. В период исследований погодные условия в конце лета – начале осени сильно различались по годам и влияли на длительность репродуктивного цикла, по-видимому, не оказывали (Лазуткин, 1997).

По сообщению А.А. Цветковой (Цветкова, 1990), у красной полевки на Кулу сроки начала размножения не испытывали заметных колебаний по годам, о чем свидетельствуют даты поимок первых беременных перезимовавших самок и первых сеголеток. Однако довольно изменчивыми оказались сроки окончания размножения. При низкой численности популяции перезимовавшие самки и самцы участвуют в размножении с первых чисел мая до конца июля; в авгу-

сте в уловах их нет. В год роста и, особенно, пика численности последние беременные самки отлавливались до конца августа, а самцы не теряли половой активности до сентября.

Судя по материалам Ф.Б. Чернявского и Г.Е. Короленко (Чернявский, 1979), на Омолоне сроки размножения красной полевки варьировали в пределах 3-х недель. Приведенные этими авторами данные свидетельствуют о том, что сроки начала размножения в 1972-1974 годах изменяются весьма незначительно. Сдвиг на более поздние даты отмечен лишь в 1975 и 1976 годах. Авторы считают, что если в 1976 году это, вероятно, было обусловлено холодной и поздней весной, то в 1975 году, при весьма незначительном отклонении среднемесячной температуры мая от многолетней, отсрочку размножения следует поставить в связь с высокой численностью популяции после года пика. Вне зависимости от погодных условий варьировали и сроки окончания размножения. Особенно рано размножение прекратилось в 1972 году, то есть в год высокой численности популяции (Чернявский, 1979).

У красной полевки на Чауне размножение протекало с третьей декады мая по середину августа. В год пика численности по сравнению с годами роста и низкой численности размножение началось позднее и закончилось особенно рано (Кривошеев, 1981в). О том, что в тундровой зоне на Чауне период размножения красной полевки в годы низкой численности удлиняется, а в годы высокой сокращается, ранее сообщалось Б.С. Юдиным с соавторами (Юдин, 1976).

Сроки вступления в размножения зверьков красной и красно-серой полевок на Буюнде варьируют в разные годы в пределах 3-х, а окончания – 4-х недель (Табл. 4.3). Как показали наши исследования, средние температуры мая в разные годы значительно не отличались. Снеготаяние проходило примерно в одни и те же сроки. При сопоставлении сроков начала размножения с температурами апреля, которые существенно колебались от года к году, обнаружилась задержка размножения лесных полевок в наиболее холодные годы (2006, 2010). Настолько же запоздалое размножение зверьков обоих видов при незначительном отклонении средней месячной температуры апреля от таковой в среднем за все годы мы наблюдали в 2007 году, что на наш взгляд связано с очень высокой весенней численностью полевок в этом году. То, что в 2004 году размножение началось в более поздние сроки, подтверждается анализом возрастной структуры популяций лесных полевок (Табл. 4.4 и 4.5). Молодые зверьки в июньской выборке, по сравнению с 2002 и 2003 гг., составляли в населении небольшую долю.

У красной и красно-серой полевок сроки окончания размножения варьировали, по всей видимости, вне зависимости от погодных и трофических условий, которые в конце лета - начале осени были относительно стабильны. Вероятно, значительную роль здесь играет фактор плотности. Так в годы высокой численности обоих видов, размножение заканчивалось, как правило, в августе, а в годы низкой численности и роста – в сентябре (Лазуткин, 2012).

Таблица 4.3. Сроки и продолжительность периода размножения лесных полевок на Буюнде

Год	Красная полевка			Красно-серая полевка		
	Начало размножения, число, месяц	Окончание размножения, число, месяц	Продолжительность, дни	Начало размножения, число, месяц	Окончание размножения, число, месяц	Продолжительность, дни
2002	15 V	6 IX	115	15 V	30 VIII	108
2003	9 V	11 IX	126	15 V	31 VIII	109
2004	14 V	07 IX	117	7 V	23 VIII	109
2005	12 V	17 IX	129	11 V	8 IX	121
2006	26 V	9 IX	107	21 V	1 IX	104
2007	26 V	20 VIII	87	20 V	26 VIII	99
2008	19 V	15 IX	120	7 V	2 IX	119
2009	12 V	11 IX	122	11 V	4 IX	116
2010	22 V	16 VIII	87	27 V	23 VIII	88

Таким образом, можно заключить, что сроки начала размножения красной и красно-серой полевок в СВА зависят как от фенологических условий весны, так и от плотности популяции после зимовки. При этом определяющее значение имеет обилие зверьков в начале сезона размножения. В годы высокой численности отмечается задержка репродукции. Наиболее отчетливо связь сроков начала размножения с плотностью населения прослеживается на Челомдже, Буюнде и Омолоне для обоих видов лесных полевок и на Кулу и Чауне у красной полевки. В отношении сроков окончания размножения такая зависимость улавливается еще лучше. То, что в годы высокой численности репродукция заканчивается раньше, установлено для обоих видов лесных полевок в СВА.

Степень участия в размножении сеголеток является наиболее лабильным показателем регуляции размножения и формировании демографической структуры мелких грызунов (Krebs, 1974; Oli, 1999; Чернявский, 2004). Это характерно и для лесных полевок (Кошкина, 1957, 1966а, 1975; Kalela, 1957; Семенов-Тян-Шанский, 1970; Тупикова, 1971; Чипанин, 1973; Окулова, 1975; Martell, 1979; Куприянова, 1986; Тестов, 1987; Экология..., 1988; Nakata, 1989; Новиков, 1994; Жигальский, 1989, 2000; Ивантер, 2000; Вольперт, 2002; Кшняев, 2005; Бобрецов, 2009; Чепраков, 2013; и др.). Известно, что в годы высокой численности происходит подавление полового созревания прибылых зверьков, в результате чего интенсивность размножения у молодняка снижается, а иногда практически «блокируется». Считается, что такой механизм

плотностно-зависимой регуляции размножения наиболее выражен и характерен для «циклической» динамики популяций (Krebs, 1974).

Изучение последствий эффекта «скученности» на репродуктивные возможности млекопитающих имеет давнюю историю (Майерс, 1970; Шилов, 1977). Подавление репродуктивной функции при переуплотнении популяции известно для многих видов грызунов (Solomon, 1997). Известно, что изъятие неполовозрелых сеголеток красной полевки из природной среды в годы высокой численности и последующее их индивидуальное содержание (Novikov, 1998), а также удаление взрослых грызунов из поселений (Boonstra, 1994) стимулирует нормальное половое созревание молодняка. Предполагается, что взрослые особи могут оказывать влияние на половое созревание молодняка напрямую, посредством территориальных взаимоотношений (Vujalska, 1973, 1985; Saitoh, 1981; Bondrup-Nielsen, 1986; Оленев, 2011) или косвенно, через запаховые сигналы (феромоны) (Batzli, 1977; Boonstra, 1994; Oli, 1999). Последнее, в свою очередь, не всегда подтверждается на практике. Так экспериментальные работы, выполненные на полевках рода *Microtus*, показывают, что запах мочи взрослых особей не подавляет репродукцию молодых самцов (Mateo, 1994) и самок (Wolff, 2001). Предполагается, что помимо социальных взаимодействий влияние на скорость полового созревания молодняка мелких грызунов в текущем году может оказывать и риск хищничества (Kaitala, 1997), что будет нами обсуждено отдельно.

Установлено, что скорость полового созревания молодняка грызунов не фиксирована строго наследственно, а изменяется в зависимости от складывающихся условий среды (Шварц, 1964; Оленев, 1981, 2009). Так же известно, что интенсивность полового созревания и факторы, влияющие на этот процесс у молодняка, могут отличаться у разных видов лесных полевок. Как показали исследования Л.Б. Кравченко с соавторами (Кравченко, 2011) у красной и красносерой полевок механизмы регуляции воспроизводства у прибылых животных различны. Созревание позднелетних генераций второго вида больше зависит от внешних условий, нежели от социальной обстановки.

В то же время, в литературе имеются сведения об отсутствии влияния половозрелых самцов и самок рыжей полевки на половое созревание молодняка в колониях, полученных из популяции, демонстрирующей «нециклическую» динамику. Однако молодые зверьки, рожденные от животных из «циклической» популяции, реагировали на присутствие половозрелых сородичей задержкой полового созревания (Gustafsson, 1983; Bondrup-Nielsen, 1986). Результаты этих работ предполагали наличие генетически детерминированного характера плотностно-зависимой регуляции размножения в популяциях с различным уровнем «циклическости».

Предполагается, что степень участия молодняка в размножении связана с тем, что скорость полового созревания прибылых зверьков грызунов одного возраста не одинакова в годы с разной плотностью населения. Очевидно, это может оказывать влияние на репродуктивные возможности популяции. Известно, что в годы низкой весенней численности молодые зверьки достигают половой зрелости в более раннем возрасте, а в годы высокой – созревание сеголеток замедляется (Kalela, 1962; Тупикова, 1971; Krebs, 1974; Кошкина 1975; Лазуткин, 1997; Карасева, 2008). Разница в сроках достижения половой зрелости резко изменяет потенциал размножения. На математических моделях было показано, что изменение скорости полового созревания, в зависимости от фазы популяционного цикла, может быть причиной периодических колебаний численности (Бененсон, 1982; Oli, 2001).

В СВА, как и других частях ареала красной и красно-серой полевок, степень участия в размножении прибылых зверьков является чрезвычайно изменчивым показателем и в значительной мере зависит от плотности популяции (Чернявский, 2004). Опубликованные материалы свидетельствуют, что интенсивность полового созревания молодняка красной и красно-серой полевок и, как следствие, степень его участия в размножении при высокой численности резко снижаются на Снежной Долине (Курышев, 1988а), Челомдже (Лазуткин, 1997), Омолоне (Чернявский, 1979; Лазуткин, 1981), Кулу (Цветкова, 1990), Буюнде (Чернявский, 2007; Ямборко, 2011а; Лазуткин, 2012) и Чауне (Юдин, 1976; Кривошеев, 1980, 1981).

Как мы уже указывали, половое созревание молодняка разных полов проходит с различной интенсивностью. На основе имеющихся в нашем распоряжении материалов мы проведем оценку изменчивости данного демографического показателя отдельно в группе прибылых самцов и самок. Наши данные по Буюнде достаточно убедительно подтверждают положение о том, что данный показатель, безусловно, оказывает влияние на регуляцию размножения прибылых зверьков. На рисунке 4.3 представлены результаты, иллюстрирующие изменчивость интенсивности размножения сеголеток красной и красно-серой полевок. В годы низкой численности зверьков обоих видов (2002, 2005, 2008 годы) доля участвующих в размножении самок и самцов среди сеголеток была высокой. При высокой численности обоих видов (2004, 2007, 2010 годы) значение упомянутого показателя для прибылых самцов и самок красной и красно-серой полевок снижалось. В 2007 году, по причине высокой численности размножение сеголеток красной полевки оказалось практически «заблокированным». В годы роста численности популяции у самок-сеголеток красной (в 2003 году) и красно-серой (в 2003 и 2006 годах) полевок процент участвующих в размножении самок-сеголеток был выше, чем в годы депрессии. Это указывает на немонотонный характер связи исследуемого показателя с обилием зверьков. По-

добная закономерность на многолетних данных отмечалась для рыжей полевки (Чепраков, 2013).

У обоих видов была установлена достоверная отрицательная коррелятивная связь, между количеством участвующих в размножении сеголеток и численностью зверьков в начале лета. Для самцов красной и красно-серой полевки коэффициенты корреляции составили соответственно $r_{sp}=-0,87$; $p=0,0025$ и $r_{sp}=-0,80$; $p=0,0096$; для самок красно-серой полевки - $r_{sp}=-0,67$; $p=0,049$. Отрицательная, но недостоверная связь отмечена только в одном случае: между долей участвующих в размножении самок красной полевки и относительным обилием этого вида - $r_{sp}=-0,57$; $p=0,1116$.

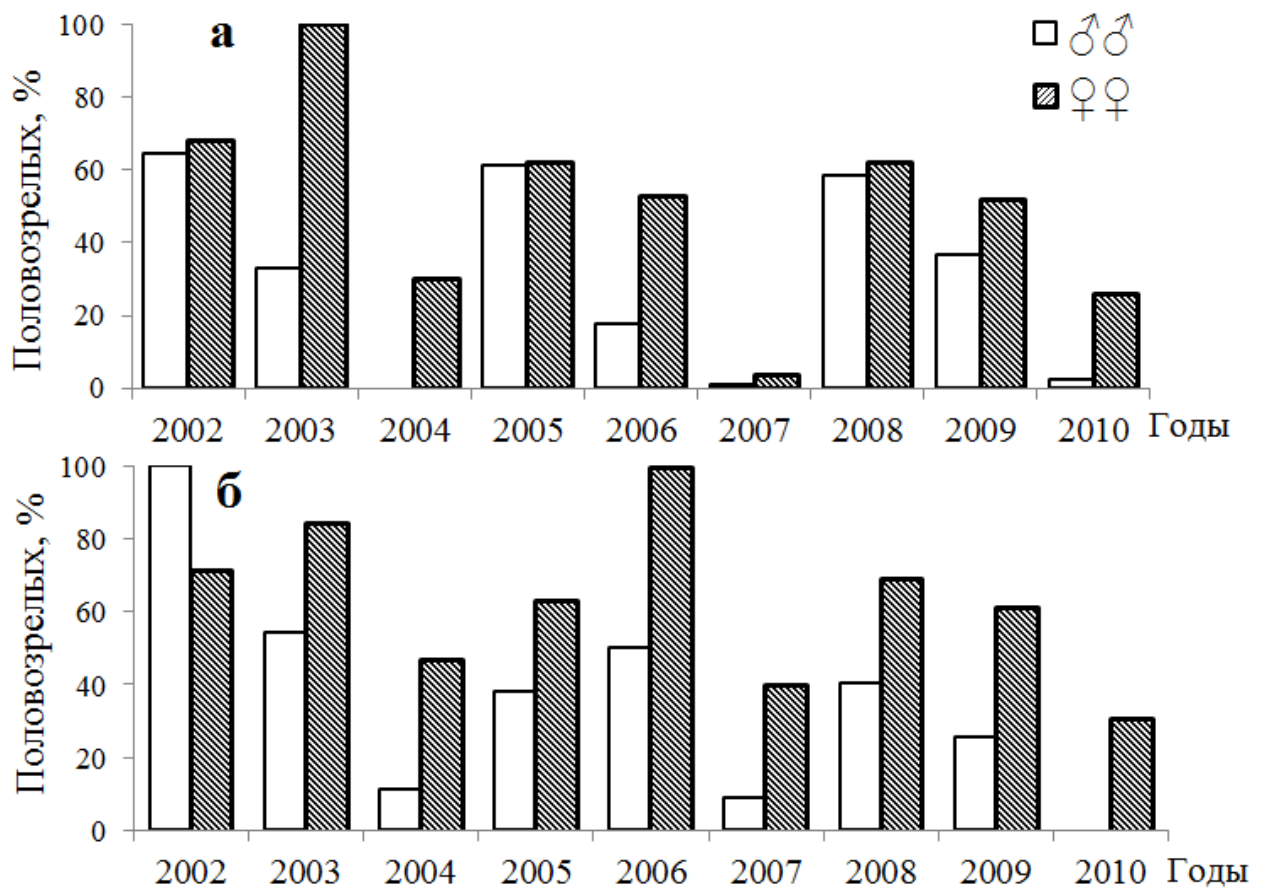


Рисунок 4.3. Степень участия сеголеток красной (а) и красно-серой (б) полевки в размножении в разные годы на Буюнде.

Проведенный анализ позволяет нам сделать следующие выводы. Во-первых, размах межгодовых колебаний анализируемого показателя у красно-серой полевки ниже, чем у красной. На Буюнде, где в годы высокой численности обоих видов при значительном снижении в населении доли половозрелых сеголеток красной полевки, у красно-серой полевки в размноже-

нии участвовало больше молодняка. Во-вторых, в годы высокой численности самцы-сеголетки, по сравнению с самками, в размножение вступали в меньшей степени, что для лесных полевков известно давно (Кошкина, 1966а, 1975; Евсиков, 1994; Вольперт, 2002). Считается, что снижение половой активности прибылых самцов вызвано более высокой чувствительностью последних к эффектам переуплотнения (Ивантер, 2000; Кшнясев, 2005). Предполагалось, что этот феномен обусловлен различиями в территориальном поведении размножающихся самцов и самок: индивидуальные участки половозрелых самцов превышают таковые у самок, в результате чего конкуренция за территорию у самцов обостряется раньше и при меньшей плотности населения (Кошкина, 1965). На экспериментальных популяциях показано, что с повышением плотности нарастает физиологическая напряженность организма, особенно резко выраженная у самцов (Кубанцев, 1970). Эти авторы предполагали, что последнее может способствовать повышению смертности особей мужского пола в этой репродуктивно-возрастной группе. В предыдущей главе, на материалах по сезонной изменчивости соотношения полов у половозрелого молодняка нами было показано снижение числа размножающихся самцов-сеголеток, обусловленное, вероятно, элиминацией. Тем не менее, считается, что сокращение числа половозрелых самцов в населении у грызунов не может служить причиной снижения интенсивности размножения, ввиду высокой подвижности и полигамии последних (Кошкина, 1966а; Семенов-Тян-Шанский, 1970; Тупикова, 1971; Krebs, 1974; Gustafsson, 1983; Карасева, 2008).

В дополнение стоит указать, что в годы высокой численности снижается не только «количество», но и «качество» самцов. На примере рыжей полевки показано, что у половозрелых самцов на пике численности происходит деструкция ткани семенников, а это, как правило, обуславливает нарушение морфофункционального состояния сперматозоидов, приводящего к снижению их оплодотворяющей способности (Мамина, 2006). При высокой плотности популяции у зверьков происходит активация гипоталамо-гипофизарно-адреналовой оси, способствующей угнетению процесса сперматогенеза. В результате чего спаривания не приводят к репродуктивному успеху, так как сперма таких самцов неконкурентоспособна (Мамина, 2012). Наличие описанного механизма, вероятно, может дать дополнительный эффект для «торможения» процесса размножения у грызунов при критических значениях плотности.

Плодовитость. В отношении изменения величины выводка у мелких грызунов в большинстве своем имеются противоречивые сведения (Krebs, 1974). Некоторые исследователи отмечали относительную стабильность плодовитости лесных полевков по годам (Kalela, 1957; Семенов-Тян-Шанский, 1970; Тупикова, 1971). В других работах отмечено повышение средней величины помета в период подъема численности и ее снижения, а также в годы пика. Это ха-

рактерно и для интересующих нас видов (Кошкина, 1966а, 1975; Окулова, 1986; Тестов, 1987; Бойко, 1988; Экология..., 1988; Nakata, 1989; Коросов, 2001; Сафронов, 2009).

На Снежной Долине связи между показателями плодовитости и относительным обилием красной и красно-серой полевков не обнаружено (Курышев, 1988а). Несмотря на сравнительно высокую изменчивость величины выводка по годам у красной полевки на Челомдже статистически значимых различий, связанных с изменениями плотности, также не установлено. Однако у красно-серой полевки высокая отрицательная связь плодовитости с численностью популяции достоверно присутствовала (Лазуткин, 1997). На Кулу, по сообщению А.А. Цветковой (Цветкова, 1990), плодовитость перезимовавших и прибылых самок красной полевки претерпевает незначительные колебания по годам, хотя в отдельные годы при низкой численности и в предпиковую фазу величина выводка у молодняка имеет тенденцию к увеличению. По указанию Ф.Б. Чернявского и Г.Е. Короленко (Чернявский, 1979), в омонской популяции красной полевки плодовитость, как перезимовавших самок, так и самок-сеголеток не обнаруживает достаточно четкой связи с плотностью популяции, а наблюдаемые различия средних значений по годам лишены статистической значимости. На Чауне у красной полевки в год пика численности популяции отмечена тенденция к снижению плодовитости, о чем свидетельствует уменьшение средней величины выводка (Кривошеев, 1981в).

Результаты, полученные при анализе плодовитости лесных полевков на Буюнде, в достаточной мере подтверждают изменчивость этого показателя от численности популяции (Рис. 4.4), что ранее нами было показано с помощью непараметрического дисперсионного анализа, выполненного при группировании выборок по фазе (Лазуткин, 2012).

Хотя статистически значимые различия средней величины выводка при межгодовом сравнении обнаружены только лишь у перезимовавших самок красной полевки ($H(8, N=363)=21,46; p=0,0060$), 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 имеется тенденция к таковым ($H(8, N=170)=13,91; p=0,0842$ и $H(8, N=200)=15,35; p=0,0527$ соответственно). Более того, в результате проведения корреляционного анализа, установлена статистически значимая отрицательная связь между показателями плодовитости перезимовавших ($r_{sp}=-0,85; p=0,0037$) и прибылых самок красной полевки ($r_{sp}=-0,80; p=0,0105$), а также у самок-сеголеток красно-серой ($r_{sp}=-0,75; p=0,0199$) с обилием зверьков в начале лета. Однако, несмотря на достаточно высокую вариабельность средней величины выводка по годам у старых самок красно-серой полевки, коэффициент корреляции оказался близким к нулю ($r_{sp}=-0,02; p=0,9659$). Таким образом, изменение плодовитости у лесных полевков выполняет некоторую регулирующую роль в «торможении» репродукции при высокой численности населения, по крайней мере, на Челомдже и Буюнде.

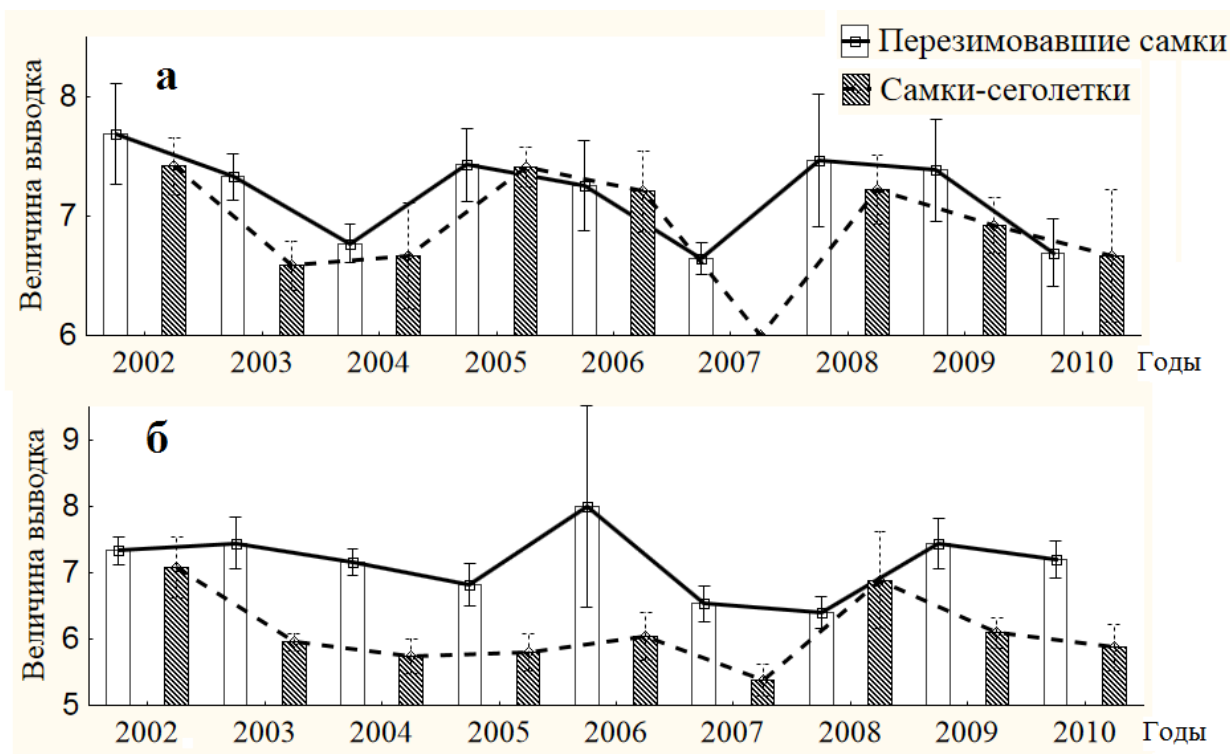


Рисунок 4.4. Изменение величины выводка у самок красной (а) и красно-серой (б) полевок по годам на Буюнде.

Эмбриональная смертность. Смертность *in utero* могла бы быть дополнительной движущей силой популяционной динамики, однако, судя по литературе, эмбриональные потери у мелких грызунов, в общем, незначительны и, в большинстве своем, не связаны с изменениями численности популяции (Krebs, 1974). Однако по данным некоторых авторов, размеры гибели эмбрионов у мелких грызунов заметно увеличивались на пике (Тестов, 1987; Экология..., 1988; Коросов, 2001) или спаде (Евсиков, 1994; Евсиков, 1999) численности населения.

Как мы уже указывали, уровень эмбриональных потерь на Снежной Долине, Челомдже, Кулу, Буюнде и Омолоне, в целом, был незначителен. Несмотря на то, что число встреч самок с нарушением нормального течения беременности несколько варьировало по годам, однозначной связи с численностью популяций красной и красно-серой полевок в этих пунктах не наблюдалось. В пунктах с высокой частотой встречаемости резорбции эмбрионов (Анадырь и Чаун), таковая колебалась независимо от обилия лесных полевок. Таким образом, гибель зародышей после имплантации какой-либо роли в динамике численности у двух видов полевок в СВА, по-видимому, не играет.

Соотношение полов. Изменчивость половой структуры может выполнять регулирующую функцию, выражающуюся в уменьшении доли самок в населении при высокой численности, что приведет к снижению репродуктивной мощности популяции (Северцов, 1941). Реаль-

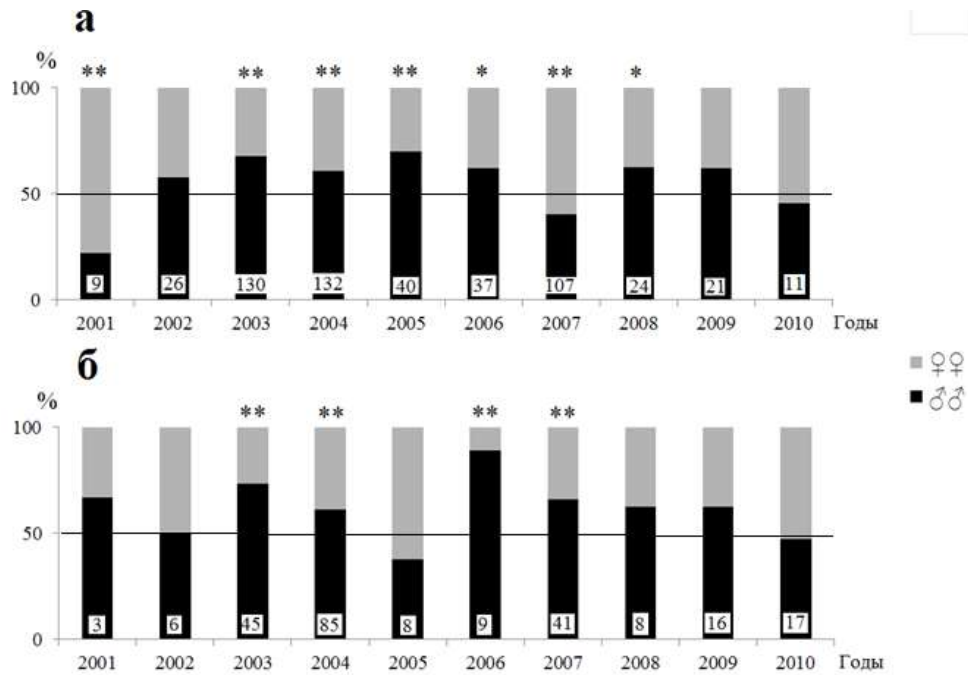
ное соотношение полов может быть установлено только при определении пола у эмбрионов. Впервые для мелких грызунов, связь между первичным соотношением полов и плотностью популяции была установлена для лесного лемминга (Kalela, 1966). Результаты, полученные С.П. Наумовым с соавторами (Наумов, 1969), так же свидетельствуют, что первичное соотношение полов действительно изменчиво и находится в зависимости от плотности населения. При высокой численности доля самцов в выводке возрастала, приводя к снижению темпов размножения, а при низкой – повышалась доля самок. На приспособительный характер половой структуры в регуляции численности населения, указывают результаты работ, выполненных на экспериментальных популяциях, где с повышением плотности популяции в пометах возрастала доля самцов (Кубанцев, 1970).

Многие исследователи, сообщают об изменениях половой структуры популяций микромлекопитающих в связи с динамикой их численности, и, в частности, о значительном преобладании на пике численности особей мужского пола (Ивантер, 1975; Jannett, 1981; Большаков, 1984). Между тем, детерминированную связь между изменениями половой структуры и численностью населения у грызунов обнаружить удастся далеко не всегда (Krebs, 1974; Оленев, 2011). Возможно, это происходит из-за того, что при анализе выборок, полученных при добыче зверьков ловушками, соотношение полов в большей мере зависит от подвижности особей разного пола и, в первую очередь, большей активности самцов (Наумов, 1969; Bryja, 2005). Наконец, изменение численности популяции всегда сопровождается изменением ее возрастного состава (Большаков, 1984), что может влиять на наблюдаемое соотношение полов у зверьков в уловах. Тем не менее, результаты некоторых работ свидетельствует о том, что в субтретичном и третичном соотношении полов у красной и красно-серой полевок наблюдаются изменения, связанные с численностью населения. В одних случаях отмечалось повышение доли самок при низкой численности или на стадии роста и преобладание мужских особей (либо паритет полов) при высокой численности (Чипанин, 1973; Сурков, 1976, 1982а; Бойко, 1988; Вольперт, 2002). В других случаях наблюдалось обратное: при повышении численности населения и в годы пика, соотношение полов решительно сдвигалось в пользу самок (Кошкина, 1966а, 1975; Nakata, 1989). Указанные авторы объясняют данный феномен повышенной смертностью самцов при высокой плотности популяции, а также более выраженной задержкой полового созревания молодых самцов по сравнению с самками в годы пика численности, что должно сказаться на их подвижности. Таким образом, судя по литературным данным, анализ половой структуры популяции, выполненный на материалах по отловам мелких грызунов, не всегда свидетельствует о наличие плотностно-зависимой регуляции размножения в результате увеличения или снижения доли самок в населении.

В этом отношении результаты, полученные в СВА, неоднозначны. На Снежной Долине не обнаружено связи между численностью популяций и динамикой половой структуры красной и красно-серой полевков. Во все годы в этом пункте в отловах стойко преобладали самцы (Курьшев, 1988а). Превалирование самцов в населении у обоих видов лесных полевков отмечено на Челомдже. Однако здесь обнаружено некоторое смещение половой диспропорции в годы с неодинаковым обилием зверьков. В группе перезимовавшей части населения как красной, так и красно-серой полевков изменчивость половой структуры не была связана с плотностью популяции. Между тем, у размножающихся сеголеток с ростом обилия доля самцов в населении снижалась (Лазуткин, 1997). Анализ половой структуры популяции красной полевки на Кулу показал, что во все годы наблюдалось устойчивое преобладание самцов, как среди взрослых, так и среди молодняка (Цветкова, 1990). Для омонской популяции красной полевки характерно превалирование самцов в обеих возрастных группах, причем у сеголеток оно наблюдалось в меньшей степени (Чернявский, 1979). Судя по материалам В.Г. Кривошеева с соавторами (Кривошеев, 1981в), на Чауне в год депрессии численности красной полевки в исследованной выборке преобладали самцы, среди которых все, за исключением одного зверька, были сеголетками. Авторы объясняют это высокой подвижностью самцов при различной численности населения. В год, когда обозначился рост численности населения, в уловах также превалировали самцы, однако уже не так выражено. В год пика численности в популяции общее соотношение полов оказалось практически паритетным, а на следующий за ним год депрессии снова заметно стали преобладать самцы. Анализ полового состава популяций лесных полевков на Буюнде показал, что практически во все годы среди старых зверьков преобладали самцы. Однако статистические различия у красной полевки обнаруживались в 70 %, а у красно-серой - в 40 % случаев. Интересно, но в 2007 году (высокая численность), половой состав у перезимовавших зверьков красной полевки статистически значимо был смещен в сторону самок (Рис. 4.5).

Среди сеголеток красной полевки во все годы достоверно преобладали самцы (Рис. 4.6). Однако в годы высокой численности населения (2004, 2007 и 2010 годы) доля особей мужского пола несколько снижалась. Отмеченная тенденция характерна и для сеголеток красно-серой полевки. Ранее мы предположили, что это, вероятно, является следствием резкого снижения доли половозрелых самцов в населении в годы пика численности (Ямборко, 2011а), что нами было отмечено (Рис. 4.7). В таком случае, в группе неполовозрелых сеголеток по причине отсутствия различий в подвижности самцов и самок и, соответственно, одинаковой вероятности поимки особей разного пола (Большаков, 1984) видимого полового дисбаланса в годы с различным обилием зверьков не должно наблюдаться (Тестов, 1983). Между тем, описанная тенденция, хотя и выраженная в меньшей степени, все же отмечается в группе неразмножающихся сеголеток

у обоих видов полевков на Буюнде (Рис. 4.8) и у красно-серой полевки на Челомдже (Лазуткин, 1997).



Примечание: в столбцах приведены объемы выборок; звездочками обозначен уровень значимости ϕ -критерия: * - $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$.

Рисунок 4.5. Соотношение полов в группе перезимовавших особей красной (а) и красно-серой (б) полевков по годам на Буюнде.

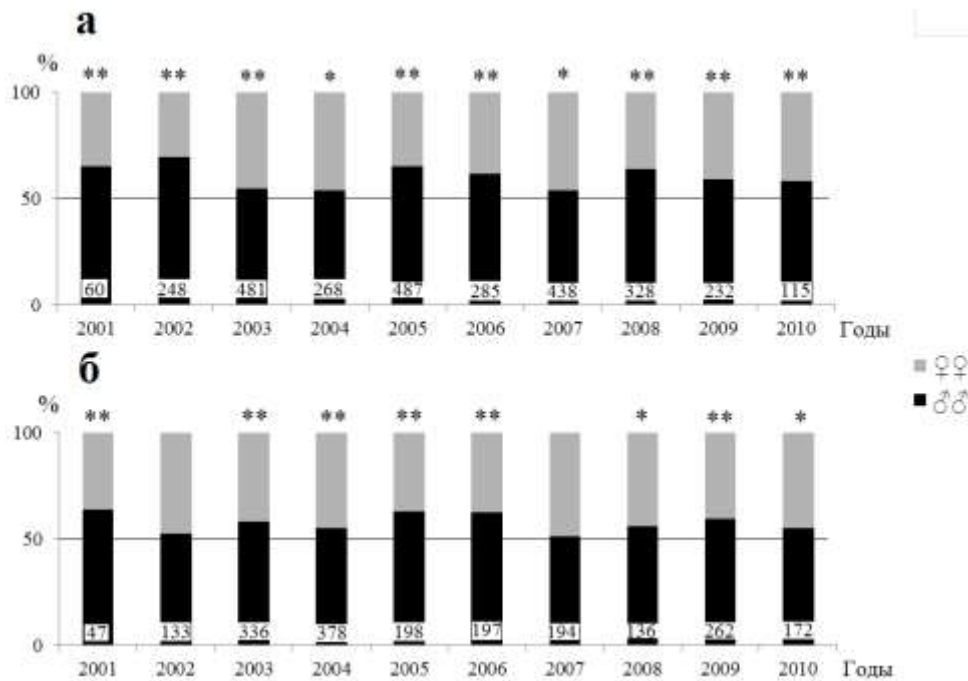


Рисунок 4.6. Соотношение полов в группе сеголеток красной (а) и красно-серой (б) полевков по годам на Буюнде. Обозначения см. на рис. 4.5.

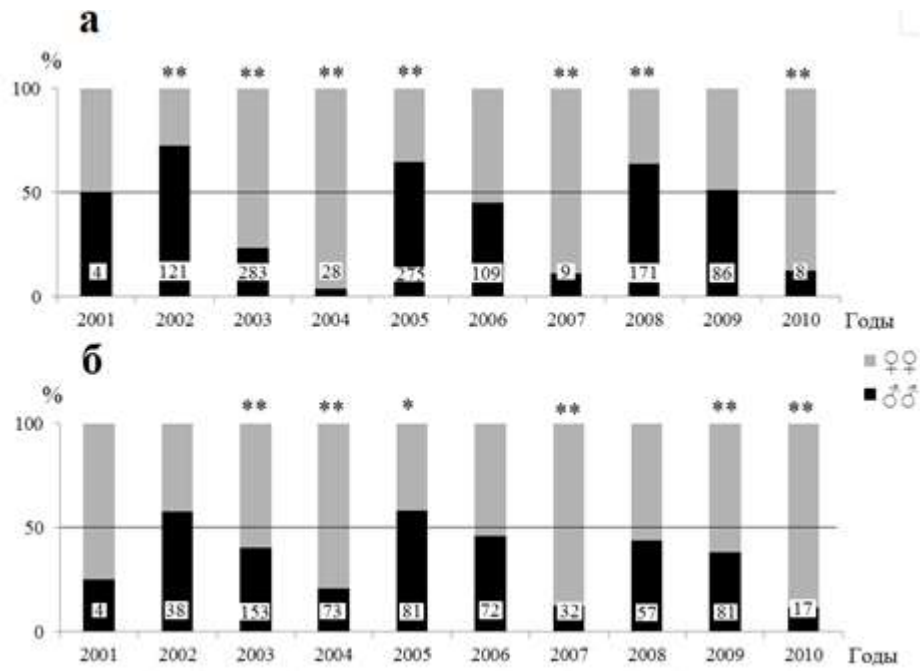


Рисунок 4.7. Соотношение полов в группе половозрелых сеголеток красной (а) и красно-серой (б) полевок по годам на Буюнде. Обозначения см. на рис. 4.5.

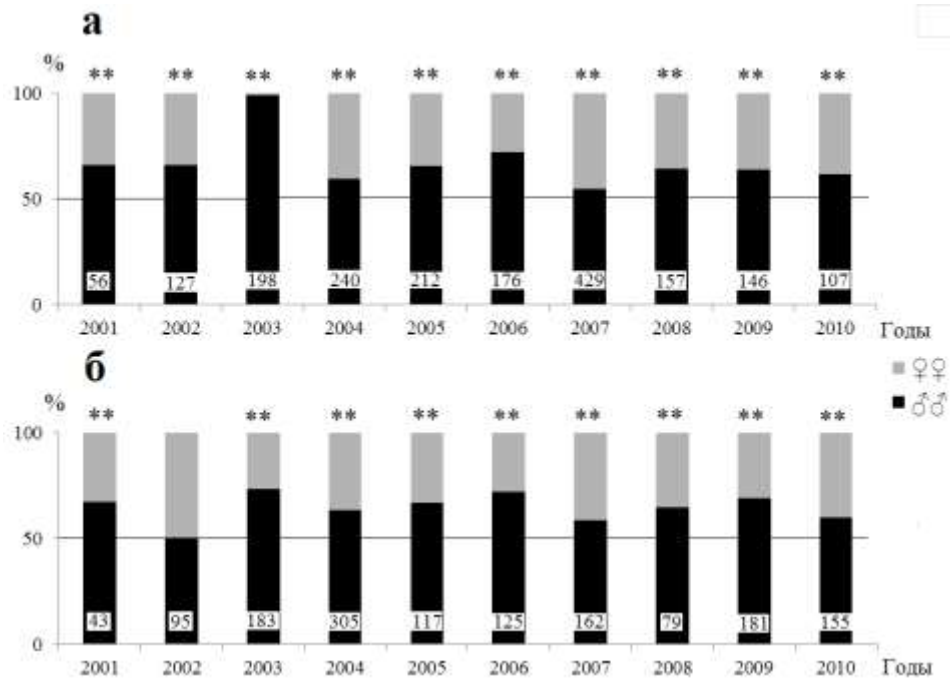


Рисунок 4.8. Соотношение полов в группе неполовозрелых сеголеток красной (а) и красно-серой (б) полевок по годам на Буюнде. Обозначения см. на рис. 4.5.

Вследствие этого можно предположить, что наблюдаемое снижение доли самцов среди сеголеток лесных полевок в годы высокой численности в этих пунктах является результатом изменений не только интенсивности полового созревания и смертности размножающихся сам-

цов-сеголеток, но и иными причинами. Таким образом, выполненный анализ половой структуры популяций лесных полевок, а также обзор литературных данных по региону позволяет заключить, что связь этого демографического показателя с уровнем численности населения в СВА обнаруживается не всегда. На Челомдже, Буюнде, Чауне и, отчасти, на Омолоне тенденция к снижению относительного числа самцов-сеголеток в годы высокой численности определенно присутствует.

Исследователи, получившие аналогичные результаты, указывают на возможность формирования отмеченной динамики полового состава изменением в частоте рождаемости особей определенного пола (представляется, что самок) (Кошкина, 1975; Тестов, 1983). Так как определение пола у эмбрионов нами не проводилось, влияние этого фактора на соотношение полов мы оценить не беремся. Правда, в таком случае о «торможении» роста численности населения в результате отмечаемого полового дисбаланса речи идти, конечно, не может.

Возрастная структура формируется под действием процессов размножения и смертности и может служить фактором, определяющим динамику численности мелких грызунов (Чернявский, 1982; Жигальский, 2002). Гипотеза о механизме регуляции численности популяции грызунов посредством изменчивости специфики сезонных генераций была впервые сформулирована С.С. Шварцем в начале 60-х годов прошлого века (Садыков, 1992). Указанным автором и коллективом его сотрудников было показано, что грызуны, родившиеся в конце лета и осенью, отличаются большей продолжительностью жизни, чем животные весенних генераций. Во-первых, это связано с тем, что осеннее поколение проводит под снегом больше времени и, соответственно, находится в лучших защитных условиях. Во-вторых, грызуны старшего возраста отличаются высокой смертностью (Шварц, 1964). Позже, это было продемонстрировано на имитационной модели, где было показано, что фактором, определяющим динамику численности грызунов, может выступать соотношение их сезонных генераций, определяемое скоростью полового созревания у зверьков разных поколений (Шварц, 1976). В результате активной репродукции у грызунов к концу сезона размножения, уходящая в зиму популяция состоит преимущественно из прибылых зверьков поздних генераций, а сеголетки более раннего рождения присутствуют в меньшем количестве (Ивантер, 1975; Оленев, 1980; Сафронов, 1983; Карасева, 2008; и др.). Таким образом, к следующему сезону размножения весенняя популяция состоит в основном из ювенильных осенних прибылых (Тупикова, 1971). Именно это обстоятельство лежит в основе предположений о ведущей роли возрастной структуры при периодических изменениях численности популяции. Суть их заключается в том, что в результате снижения интенсивности размножения прибылых зверьков и, как следствие, более раннего окончания размножения в годы пика численности популяция уходит на зимовку в более старшем возрасте (боль-

шую часть ее составляют сеголетки весенних и раннелетних генераций). Дополнительным фактором «старения» населения в переуплотненной популяции служит повышенная ювенильная смертность (Тупикова, 1971; Krebs, 1974; Кошкина, 1975; Окулова, 1975; Norrdahl, 2002; Serqueira, 2006), одной из причин которой может быть инфантицид (Korpela, 2011). Все это, в совокупности с предположением о низкой зимней выживаемости старших сеголеток, по представлениям некоторых исследователей, может привести к повышению уровня смертности в пострепродуктивный период после года пика (Кошкина, 1966а; Жигальский, 2000; Коросов, 2001).

Спустя 30 лет после исследований советских экологов и, по всей видимости, будучи незнакомым с этими работами Р. Бунстра (Boonstra, 1994) предположил, что изменения возрастной структуры в теории популяционных циклов до сих пор было проигнорировано. Он предложил гипотезу «старения» популяции в общих чертах основанную на приведенных выше допущениях. По представлениям этого автора, изменения возрастной структуры предопределяют события, считающиеся одной из главных проблем популяционной динамики – спады численности и, наблюдающиеся после них депрессии. Более того, дополнительным фактором «старения» особей в год пика численности, по мнению этого исследователя, может быть физиологический стресс, часто наблюдаемый у грызунов в годы высокой численности (Чернявский, 2004; Charbonnel, 2008). Позже Е. Ткадлек и Я. Зейда (Tkadlec, 1998), дополнили гипотезу Р. Бунстра (Boonstra, 1994) эффектом «сезонности» (длительность репродуктивного периода, в зависимости от продолжительности теплого сезона года), считающимся достаточно сильным дестабилизирующим численность фактором и предложили синтетическую гипотезу «сезонности – старения». По мнению этих авторов более короткий репродуктивный период грызунов в северных районах будет вызывать значительные межгодовые изменения в возрастной структуре населения, в частности, ее упрощение, а это, в свою очередь, должно сказаться на популяционной динамике. Известно, что наиболее сложный возрастной состав характерен для популяций с устойчивой численностью (Наумов, 1967).

Предположения, лежащие в основе гипотез о ведущей роли возрастной структуры, были протестированы в полевых условиях. Особого успеха в этом направлении добились отечественные зоологи. Проведя глубокий анализ возрастной структуры популяции рыжей полевки, Н.В. Тупикова и Э.А. Коновалова (Тупикова, 1971), разделяя мнение С.С. Шварца с коллегами (Шварц, 1964) о различиях в продолжительности жизни зверьков, родившихся в разное время, между тем, выразили несогласие с доводом, что зверьки летне-осеннего рождения обладают повышенной стойкостью к зимним условиям. При сопоставлении зимней смертности зверьков разного возраста они обнаружили, что нет никакой разницы в гибели зверьков родившихся в

первой и второй половине лета. Просто, к весне зверьков позднелетнего рождения больше потому, что они доминируют уже осенью. То, что после переживания осенне-зимне-весеннего периода процентное соотношение генераций остается практически таким же, впоследствии было показано исследованиями Г.В. Оленева (Оленев, 1982, 2008). В частности, было отмечено, что у рыжей полевки доля зверьков первой и второй генераций в населении, на самом деле не так мала, как считалось и, обычно, составляет 10-25 % (Оленев, 1982). Важным является и то обстоятельство, что если молодой более ранних генераций по каким-либо причинам не участвовал в размножении, он будет составлять заметную долю в зимующем населении (Оленев, 1980). Из этого вытекает, что время рождения, как и собственно сам абсолютный возраст, не имеют существенного значения для переживания неблагоприятных условий, а определяющая роль принадлежит функциональному статусу зверьков (Оленев, 2008), определяемому в рамках функционально-онтогенетического подхода (Оленев, 2009). Продолжительность жизни грызунов определяется не календарным возрастом, а тем, каким путем онтогенетического развития пойдет животное. Половозрелые сеголетки быстро стареют и живут от 3 до 6 месяцев. В то время как неполовозрелые, вне зависимости от времени рождения, имеют большую продолжительность жизни, превышающую годовой рубеж (Оленев, 2009). То есть, даже если в год пика численности в населении доля старшей возрастной группы будет выше, чем в год низкой численности или роста, в основной массе они будут неполовозрелы, то есть «молоды», а это значит, что качественные характеристики популяции при различной численности будут нивелированы. Как мы уже указывали, можно считать достоверно установленными только различия в продолжительности жизни между весенне-раннелетними и позднелетне-осенними когортами. Даже если предположить, что средний возраст жизни у «старых» сеголеток будет равен примерно 1 году, это не в силах объяснить «крах» численности, происходящий у мелких млекопитающих в осенне-зимне-весенний период.

Результаты некоторых работ показывают, что роль возрастной структуры в динамике численности может быть основана на эффектах «старения» населения вследствие возрастных изменений стереотипов поведения (Gliwicz, 1975). Предполагается, что в изолированной островной популяции рыжей полевки общественные отношения с более «старыми» особями могут снижать интенсивность размножения молодых первопометников. По существу, такой механизм представляет собой следующее. Когда весной состав популяции представлен перезимовавшими зверьками, родившимися в прошлом году, в первой половине лета наблюдается торможение репродукции прибылых зверьков, однако, только до того момента, когда старые зверьки полностью элиминируют из популяции. После отхода перезимовавших (во второй половине лета), начинается размножение прибылых и на следующий год популяция состоит преимущественно

из более «молодых» зверьков, что способствует интенсивному размножению сеголеток уже в начале лета. Далее, значительно «состарившиеся» перезимовавшие особи начинают оказывать заметное влияние на размножение сеголеток, в результате чего репродукция тормозится и, как следствие, популяция уходит под снег в более «старшем» возрасте. Сходный механизм «старения» популяции полевки-экономки после пика численности наблюдал на Южном Ямале Ф.В. Кряжковский (Кряжковский, 1982). На следующий год после пика репродуктивная способность популяции резко снизилась в результате позднего появления и размножения молодняка. По предположению этого автора, депрессия численности может быть спровоцирована ослаблением репродукции прибылых зверьков вследствие социальных взаимоотношений со старыми особями.

Специальные исследования и глубокий анализ возрастной структуры популяций лесных полевок в СВА не проводился. Тем не менее, некоторые особенности и закономерности формирования возрастного состава в зависимости от хода движения численности исследователям, в том числе и нам, отметить удалось. Так, на Снежной Долине в результате снижения интенсивности размножения, а, возможно, и повышения уровня смертности в годы пика численности у обоих видов полевок установлено существенное уменьшение доли сеголеток последних генераций (Курьшев, 1988а). Процесс сезонной перестройки возрастной структуры красной и красно-серой полевок на Челомдже, в сущности, одинаков и заключается в постепенной элиминации на протяжении лета перезимовавших особей с последующим замещением их сеголетками. При низкой численности этот процесс ускоряется, что особенно заметно у красно-серой полевки (Чернявский, 1985б). О плавной смене поколений при высокой численности населения красной полевки на Кулу сообщает А.А. Цветкова (Цветкова, 1990). Процесс замещения перезимовавших зверьков сеголетками у красной полевки на Омолоне шел более интенсивно также при низкой численности популяции (Чернявский, 1979). Незначительные по объему выборки имеются для Чауна. Однако, учитывая отмеченную у красной полевки особенность течения репродуктивного процесса, мы склонны считать, что в годы пика численности, когда размножения прибылых зверьков практически «заблокировано», доля сеголеток поздних генераций к осени будет невелика, а это будет обуславливать отмеченную в других пунктах закономерность.

Сезонная и годовая изменчивость возрастной структуры популяций красной и красно-серой полевок на Буюнде, представлена в таблицах 4.4 и 4.5. В июне выборки включали еще значительное количество перезимовавших зверьков. В июле-сентябре старые особи, как правило, вымирают, постепенно замещаясь сеголетками. Как отмечалось для других пунктов в СВА, на Буюнде в годы с разным уровнем численности этот процесс шел с различной интенсивностью.

Таблица 4.4. Изменение возрастного состава у красной полевки на Буюнде по годам

<i>Год</i>	<i>Месяц</i>								<i>За весь период</i>	
	<i>Июнь</i>		<i>Июль</i>		<i>Август</i>		<i>Сентябрь</i>			
	<i>Из них,</i>		<i>Из них,</i>		<i>Из них,</i>		<i>Из них,</i>		<i>Из них,</i>	
	<i>Всего</i>	<i>сеголеток,</i>	<i>Всего</i>	<i>сеголеток,</i>	<i>Всего</i>	<i>сеголеток,</i>	<i>Всего</i>	<i>сеголеток,</i>	<i>Всего</i>	<i>сеголеток,</i>
	<i>%</i>		<i>%</i>		<i>%</i>		<i>%</i>		<i>%</i>	
2001	-	-	-	-	-	-	69	87,0	69	87,0
2002	12	41,7	104	85,6	125	98,6	33	100,0	274	90,5
2003	66	24,2	300	77,0	202	97,0	43	88,4	611	78,7
2004	39	5,1	207	61,4	114	91,2	40	87,5	400	67,0
2005	33	54,5	209	91,9	261	96,9	24	100,0	527	92,4
2006	31	45,2	140	87,1	100	98,0	51	100,0	322	88,5
2007	-	-	277	72,9	229	86,9	40	92,5	546	80,2
2008	11	54,5	126	88,9	161	96,9	54	100,0	352	93,2
2009	-	-	109	86,9	106	95,3	38	97,4	253	91,7
2010	-	-	54	88,9	72	93,1	-	-	126	91,3

Таблица 4.5. Изменение возрастного состава у красно-серой полевки на Буюнде по годам

Год	Месяц								За весь период	
	Июнь		Июль		Август		Сентябрь			
	Из них,		Из них,		Из них,		Из них,		Из них,	
	Всего	сеголеток, %	Всего	сеголеток, %	Всего	сеголеток, %	Всего	сеголеток, %	Всего	сеголеток, %
2001	-	-	-	-	-	-	50	94,0	50	94,0
2002	0	-	28	89,3	57	96,5	51	98,0	136	95,7
2003	16	56,2	146	79,4	203	96,1	16	100,0	381	88,2
2004	17	29,4	202	72,3	181	92,8	63	93,7	463	81,6
2005	1	54,0	49	89,8	106	100,0	50	96,0	206	95,9
2006	10	60,0	71	93,0	90	100,0	35	100,0	206	95,9
2007	-	-	110	71,8	112	92,0	13	92,3	235	82,5
2008	4	25,0	29	86,2	77	100,0	34	97,1	144	94,4
2009	-	-	96	86,5	146	97,9	36	100,0	278	94,2
2010	-	-	67	83,6	122	95,1	-	-	189	91,0

Плавная смена поколений у лесных полевок в годы с высоким обилием, отмеченная в некоторых пунктах, по всей видимости, является прямым следствием процессов репродукции и смертности. В результате подавления полового созревания молодняка, а, вероятно, и повышенной ювенальной смертности, процесс смены поколений происходит медленнее. В то же время, можно с уверенностью заключить, что интенсивность размножения сеголеток заметно не изменялась в присутствии перезимовавших зверьков более старшего возраста, как это было отмечено некоторыми исследователями (см. выше). Как на Буюнде, так и в ряде других пунктов СВА наиболее активная репродукция прибылых зверьков обоих видов полевок, обычно наблюдалась как раз в годы низкой численности. В эти годы в начале репродуктивного сезона в населении теоретически должна быть значительна доля перезимовавших зверьков, родившихся весной-первой половине лета прошлого года (в год пика численности).

Изменчивость общей репродуктивной способности. Своеобразным показателем, учитывающим основные репродуктивные параметры и позволяющим оценить роль размножающихся сеголеток в приращении общего поголовья полевок, может служить отношение суммы эмбрионов и плацентарных пятен у всех отловленных за сезон размножения прибылых самок к общей сумме, включающей таковые у перезимовавших самок (Лазуткин, 1997). Выраженный в таком виде относительный вклад, обеспечивающий прирост поголовья размножающимся молодняком, испытывает значительные колебания в годы с разным уровнем численности населения. Изменение доли продукции перезимовавших самок и самок-сеголеток красной и красно-серой полевок установлено на Челомдже (Чернявский, 2004).

Отрицательная связь между этими показателями установлена у обоих видов лесных полевок на Буюнде: у красной полевки на высоком уровне статистической значимости ($r_{sp} = -0,91$; $p = 0,0006$), у красно-серой полевки - на уровне тенденции ($r_{sp} = -0,60$; $p = 0,0876$). В годы высокой численности вклад прибылых зверьков в прирост численности, был минимален; в годы роста и пика численности - значительно возрастал (Рис. 4.9).

Таким образом, результаты, полученные для ряда локальных популяций лесных полевок в СВА, подтверждают связь интенсивности размножения с исходной численностью, что особенно ярко выражено на Буюнде, где практически все популяционно-демографические показатели изменялись в противофазе с уровнем численности.

В дополнение хотелось бы отметить один любопытный факт. Предыдущими исследованиями установлено, что тундровые популяции красной полевки (Чаун) полиморфны по окраске меха (Кривошеев, 1980; Кривошеев, 1981в). На протяжении популяционного цикла от депрессии к пику численности происходит закономерное возрастание частоты встречаемости темноокрашенных зверьков этого вида. Дальнейший анализ показал, что в процессе воспроизводства

популяции большее значение имеют зверьки стандартной окраски меха: темноокрашенные самки менее плодовиты, а сеголетки развиваются и созревают медленнее. Таким образом, выявленный эпигенетический полиморфизм красной полевки на Чауне может иметь адаптивное значение в регуляции численности популяции. Различия в репродуктивной способности полиморфных по окраске шерстного покрова особей на разных фазах популяционного цикла установлены в популяции водяной полевки в Барабе (Евсиков, 1999). О корреляции, между встречаемостью aberrантно окрашенных особей красной полевки с численностью популяции в лесопарковой зоне Новосибирского научного центра сообщают сибирские зоологи (Потапов, 2011). Наблюдаемые процессы по маркерным фенотипическим признакам, вероятно, отражают глубокие генотипические перестройки в популяции и изменение ее разнообразия по рассматриваемым признакам, по-видимому, способствуют поддержанию гомеостаза на разных фазах динамики численности (Структура..., 1991).



Рисунок 4.9. Относительный вклад прибылых самок лесных полевки в прирост численности популяции на Буюнде.

Смертность. Изменение смертности – вторая часть демографических событий, участвующих в формировании популяционной динамики (Krebs, 1974). Резкое изменение показателей смертности лесных полевок в ходе периодических изменений численности отмечает Т.В. Кошкина (Кошкина, 1966а). По данным этого автора, гибель зверьков была ниже всего в фазе нарастания и наиболее велика в годы пика и последующей депрессии численности. По материалам Н.В. Тупиковой и Э.А. Коноваловой (Тупикова, 1971), отход зверьков наиболее высок в годы высокой численности, нежели в годы низкой. Однако, по сообщению всех указанных исследователей зимой, смертность грызунов все же меньше, чем в летний период. Впрочем, это не всегда заметно на фоне довольно интенсивного размножения и может быть выявлено только по

результатам мечения зверьков. Повышение гибели молодняка в репродуктивный период летом, конечно, может сказаться на конечных показателях обилия, но решающее значение в формировании популяционной динамики все-таки принадлежит смертности в осенне-зимне-весенний период. В годы популяционного роста смертность изменяется незначительно, а обилие зверьков от весны к весне увеличивается. В этом отношении особенно интересен феномен «краха» популяции, когда обилие зверьков снижается в десятки и сотни раз. Наиболее ярко это проявляется в «циклической» динамике численности, так как «крахи» происходят периодически, чем ознаменовывают конец одного и начало нового популяционного цикла. Таким образом, одним из критериев «циклической» динамики популяции будет закономерно повторяющаяся массовая гибель после критических показателей обилия. По всей видимости, по-иному обстоит дело в «нециклическом» населении: здесь зимняя смертность велика, что обуславливает ежегодно низкую весеннюю численность популяции (Hansson, 1984; Boonstra, 2012).

При отсутствии данных по мечению лесных полевок в СВА судить о смертности в популяции можно только на основании косвенных показателей (Чернявский, 2004), например «индекса выживаемости (смертности)» - отношения численности в начале репродуктивного сезона к аналогичному показателю в конце прошлого года (Окулова, 1973б). В среднем за все годы показатель смертности красной полевки был выше, чем у красно-серой на Челомдже и Буюнде; несколько ниже на Кулу и Омолоне и практически одинаковым у обоих видов на Анадыре (Табл. 4.1). Ввиду отсутствия данных весенних и раннелетних учетов численности лесных полевок на Снежной Долине рассчитать индекс не представляется возможным. Тем не менее, опубликованные материалы по этому пункту (Курышев, 1985, 1988а) позволяют определить годы максимального падения численности. Судя по графикам изменения численности красной и красно-серой полевок, наибольшая гибель зверьков происходила в осенне-зимне-весенний период 1981/1982 гг. и 1984/1985 гг., то есть после пика численности. Причем в первом случае к октябрю в значительной мере снизила свою численность красная полевка, а во втором – красно-серая. Это говорит о том, что рост смертности может наблюдаться уже в середине осени.

На Челомдже зимняя смертность лесных полевок значительно варьировала по годам. У красной полевки она колебалась от 4 до 98 % (в среднем 58 %), у красно-серой – от 2 до 97 % (в среднем 55 %) и была наиболее высока после лет с высоким весенним обилием зверьков (Лазуткин, 1997). На Кулу, судя по данным об изменении численности, значительное снижение поголовья красной и красно-серой полевок наблюдалось в пострепродуктивный период 1984/1985 гг. после года с высокой весенней численностью. Для омолодонской популяции красной полевки значения индекса выживаемости были наиболее низки осенью и зимой 1972/1973 гг. и 1974/1975 гг. (Чернявский, 1979). Смертность красной полевки существенно изменялась на

Чауне. Весной в годы депрессии, наблюдающиеся после ярко выраженных пиков численности, зверьки отсутствовали в сборах и появлялись в уловах только в июне (Юдин, 1976; Кривошеев, 1981в).

На Буюнде у красной и красно-серой полевки наиболее высокие показатели гибели наблюдались после лет с высокой весенней численностью популяции в осенне-зимне-весенний периоды 2001/2002, 2004/2005 и 2007/2008 гг. Для красной полевки показатель смертности в среднем равнялся 94 %, а для красно-серой – 98,7 %. Тогда как в остальные годы, индекс в среднем принимал значения в 60,5 % и 49,5 % соответственно. В годы роста численности популяции вплоть до пика численности выживаемость зверьков обычно была высока.

Таким образом, можно заключить, что у лесных полевков в СВА смертность является важным звеном в формировании динамики численности. Внимания заслуживает и то факт, что у обоих видов полевков наименьшие показатели выживаемости, приводящие к наиболее низкой весенней численности, наблюдались после лет с высокой численностью популяции. Как мы уже показали, в такие годы в результате переуплотнения практически во всех популяциях снижалась интенсивность размножения зверьков. В связи с этим напрашивается вопрос: не связаны ли данные события между собой? Как показывают литературные данные, фактор переуплотнения может сказаться не только на репродуктивной функции популяции. В годы пика численности популяция меняется не только количественно, но и что немаловажно, качественно. Так установлено, что на пике численности у мелких млекопитающих возрастает фенотипическое разнообразие, оцениваемое по величине флуктуирующей асимметрии (Захаров, 1984) или частоте встречаемости абберантно окрашенных особей (Кривошеев, 1981в; Евсиков, 1999), а также ухудшается общее физиологическое состояние зверьков (Чернявский, 1982; Евсиков, 1994; Лазуткин, 1997, 2009; Charbonnel, 2008; Vladimirova, 2012). Если уровень флуктуирующей асимметрии, по-видимому, не сказывается на выживаемости особей (Захаров, 1984; Гусева, 2012), то нестандартно окрашенные особи оказывались недостаточно жизнеспособными и элиминировались в первую очередь (Кривошеев, 1981в). Таким образом, существование связи морфологических и биохимических показателей, отражающих работу звеньев эндокринного комплекса с процессами смертности в популяциях достаточно вероятно (Чернявский, 2004). К близким выводам приходят Э.В. Ивантер с соавторами (Ивантер, 2013) отмечающие, что падения и депрессии численности мелких грызунов вызваны внутрипопуляционными механизмами, так как высота пика прямо коррелирует с глубиной и длительностью наступающей депрессии численности.

С другой стороны, по представлению некоторых исследователей (например, Пантелеев, 2008), феноменология смертности, в отличие от воспроизводства, не может считаться эндоген-

ным популяционным явлением, так как колебания этого показателя ведут только к сокращению численности. Действительно, литература пестрит сведениями о том, что выживаемость лесных полевков слабо связана с плотностью популяции, и в большей мере зависит от внешних факторов, как биотических (корма, хищники и др.) (Hansson, 1979; Batzli, 1983; Norrdahl, 2002; Getz, 2006; и мн. др.), так и абиотических (метеоусловия) (Окулова, 1973б, 1975; Ивантер, 1975, 2000; Сафронов, 1980; Садыков, 1992; и др.). Влияние этой группы факторов на показатели выживаемости лесных полевков мы оценим в специальном разделе настоящей главы.

Миграционная активность (дисперсия). Локальные изменения численности популяции связаны не только с рождаемостью и смертностью, но и с процессом дисперсии зверьков в пространстве (Наумов, 1962; Krebs, 1974). Важная роль этого процесса в популяционной регуляции у грызунов отмечалась многими исследователями (Lidicker, 1975; Садыков, 1992; и др.). Изучение интенсивности миграционной активности мелких млекопитающих от уровня их обилия считается центральным вопросом в исследованиях феномена миграционных явлений (Лукьянов, 2002). Дисперсию животных обычно связывают с гетерогенностью окружающей среды, что предполагает наличие более и менее благоприятных участков для обитания. Выселение зверьков на неоптимальные участки при переуплотнении популяции, где они в большей мере подвержены губительному влиянию внешних факторов, может служить механизмом регуляции населения. Более того, некоторые авторы (например, Sheftel, 2010) считают, что миграции являются основным фактором формирования «циклической» динамики популяций мелких млекопитающих. Действительно, в некоторых работах было показано, что при искусственном ограничении миграционного потока у грызунов наблюдалась стабилизация численности, причем, на соседних участках плотность населения оставалась достаточно динамичной (Gaines, 1979; Abramsky, 1980). В естественных условиях косвенным подтверждением этому можно считать относительно стабильную динамику населения рыжей полевки, отмеченную на небольших озерных островах в Польше (Gliwicz, 1975). Другим косвенным указанием на это можно считать то, что у некоторых стенотопных петрофильных микромамаллий, таких как пищухи (р. *Ochotona*) и высокогорные полевки (р. *Alticola*), гомогенные местообитания которых представляют собой, в некотором роде, «острова», численность обычно слабо меняется по годам (Беляев, 1967; Большаков, 1972; Кривошеев, 1988б; Цветкова, 1990).

С другой стороны, некоторые исследователи отмечают, что имеющиеся материалы по большей части противоречивы, а миграции не причина колебаний численности, а их следствие (Башенина, 1977; Erlinge, 1991). К тому же не все они могут однозначно заключить, что «циклическая» динамика наблюдается в гетерогенной среде, нежели «нециклическая» (Morris, 1984). Более того, Ч. Кребс с соавторами (Krebs, 1969) показали, что стабильная численность, напро-

тив, не характерна для популяций, у которых отсутствует возможность к расселению. Проявляется это в том, что поголовье животных увеличивается до критических показателей численности, превышающих емкость среды, в результате чего популяция практически полностью вымирает. Более того, результаты ряда работ идут в разрез с положением о стабильности численности изолированных популяций мелких грызунов. Интересные данные получены при изучении островной популяции рыжей полевки на озере в Литве (примерно на той же широте, что и в Польше (см. выше)) (Мальджюлайте, Прусайте, 1976; цит. по: Европейская ..., 1981). По сведениям этих исследователей, численность зверьков на острове по годам была нестабильна, а степень участия в размножении самок-сеголеток зависела от численности популяции. Близкие выводы сделаны в отношении динамики численности дальневосточной полевки (*Microtus fortis*) на малых морских островах в Японском море, когда годы высокой численности этих грызунов сменялись такой же продолжительной многолетней депрессией. Тем не менее, даже в условиях островной изоляции механизмы популяционной регуляции размножения (исключение из размножения прибылых зверьков) при переуплотнении работали достаточно эффективно (Катин, 1989).

Не менее противоречивыми являются и сведения о направлении связи миграционной активности с плотностью популяции (Erlinge, 1991). Это подтверждают материалы обстоятельного обзора, сделанного по этому поводу О.А. Лукьяновым и Л.Е. Лукьяновой (Лукьянов, 2002), а также подтверждает проведенный нами литературный экскурс. Одни исследователи считают, что нерезидентная активность микромамманий усиливается при высокой плотности популяции, нежели при низкой (Gaines, 1980; Ishibashi, 1998; Калинин, 2012; и др.); другие, утверждают об обратном (Наумов, 1955; Лукьянов, 1993; Жигальский, 1995; Ивантер, 2000; Ims, 2005). В последнем случае, механизмом снижения подвижности зверьков могут быть социальные взаимодействия, рассматриваемые в рамках гипотезы «социального ограждения» (Hestbeck, 1982), когда миграционная активность зверьков при переуплотнении популяции затухает в результате отсутствия свободных участков для поселения.

По мнению В. Лидикера (Lidicker, 1975), в «циклических» популяциях доля мигрантов изменяется иным образом: при низкой численности дисперсия высока, затем, при росте численности, происходит снижение миграционной активности и при высокой подвижности вновь увеличивается. К аналогичным выводам приходят и отечественные авторы (Лукьянов, 2002). О нелинейном характере связи, между миграционной активностью и уровнем численности красной полевки на Южном Урале в более поздней своей работе сообщают О.А. Жигальский и О.Р. Белан (Жигальский, 2006).

В СВА работы с применением мечения зверьков проводились не во всех пунктах. Тем не менее, имеющиеся материалы по территориальному поведению лесных полевок позволяют заключить, что на Омолоне (Короленко, 1979а), Кулу, Анадыре (Кривошеева, 1993, 1995) и Чауне (Кривошеев, 1984) при низкой численности миграционная активность возрастала, а при высокой - снижалась. На Буюнде специальных исследований миграционной активности лесных полевок не проводили. Однако помимо давилок, отлов зверьков дополнительно производили стационарными многоместными ловушками – конусами. Считается, что с их помощью в результате многосуточного изъятия, добываются преимущественно мигрирующие особи (Наумов, 1955; Тупикова, 1983; Лукьянов, 2002; Щипанов, 2003). Учитывая то, что отлов зверьков в этом пункте параллельно производился конусами, мы постараемся косвенно оценить интенсивность миграционных процессов, происходящих в популяциях красной и красно-серой полевок в годы с разным уровнем обилия.

Попадаемость зверьков в конуса с 2002 по 2010 гг., усредненная по двум основным биотопам, представлена на рисунке 4.10. В отличие от данных других авторов (Наумов, 1955; Тупикова, 1983; Калинин, 2012; Новиков, 2012), показатели отлова лесных полевок в конуса и давилки на Буюнде были в достаточной мере сопряжены (Ямборко, 2008в). Однако показатель попадаемости в конуса у красно-серой полевки в среднем был выше, чем у красной, хотя по данным учетов ловушко-линиями, как мы уже указывали, в уловах преобладал последний вид. Аналогичная ситуация была отмечена Т.В. Кошкиной (Кошкина, 1966б) в год высокой численности красной и красно-серой полевок на Салаире. По указанию этого автора, наблюдаемый феномен свидетельствует о более высокой миграционной активности красно-серой полевки, что, в целом, подтверждается результатами работ, выполненными с помощью мечения и повторных отловов (например, Вольперт, 1988). По мнению Л.Б. Кравченко и Н.С. Москвитиной (Кравченко, 2008), причиной повышенной номадности неполовозрелых самцов красно-серой полевки могут быть высокая агрессивность и преобладание прямых контактов у самцов этого вида.

Более высокая миграционная активность красно-серой полевки в некоторой степени подтверждается при межгодовом сравнении показателей отлова лесных полевок конусами на Буюнде. Мы оценили величину относительного роста попадаемости в конуса у обоих видов полевок от начала лета к его концу в разные годы (отношение показателя в августе к показателю в июне). В результате выяснилось, что в годы пика численности (2004, 2007 и 2010) у красной полевки величина относительного роста обилия заметно снижалась. Конечно, прямая оценка обилия нерезидентной части населения при учетах в подобные ловушки оказывается не всегда приемлемой, так как уловистость последних отражает и уровень численности оседлого населе-

ния (Калинин, 2012). Более того, наблюдаемая тенденция может быть обусловлена такими факторами, как снижение темпа размножения и повышение смертности в населении в годы высокой численности. Однако в некоторой степени, полученные результаты указывают на снижение миграционной активности красной полевки при высокой численности. У красно-серой полевки, при аналогичных демографических изменениях, наблюдалась противоположная тенденция: в годы пика численности относительный рост уловов в конусах от начала лета к его концу при межгодовом сравнении был максимальным. Это обстоятельство, вероятно, можно трактовать, как повышение подвижности красно-серой полевки при высокой численности населения.

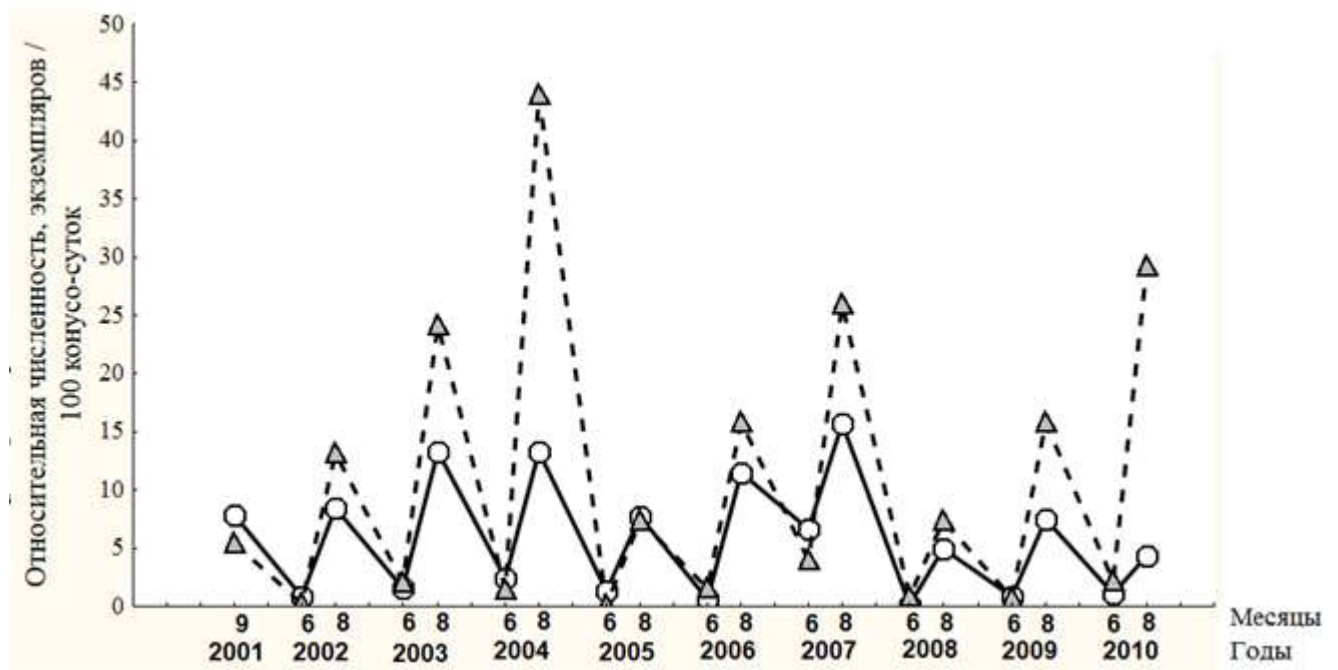


Рисунок 4.10. Динамика показателей относительного обилия лесных полевок на Буюнде по данным отловов конусами. Обозначения те же, что и на рис. 4.1.

4.3. Роль внешних факторов

Погодно-климатические факторы. К этой группе принадлежит весь комплекс абиотических воздействий, которые по своему влиянию относятся к факторам, не зависящим от плотности населения (Структура..., 1991). Известно, что мелкие грызуны, как зверьки с несовершенной терморегуляцией, весьма чувствительны к прямому влиянию погоды (Наумов, 1948), а их основная энергия расходуется на теплопродукцию, а не на двигательную активность, связанную с добыванием корма и устройством нор (Ивантер, 1985). Кажется естественным, что внимание исследователей, занимающихся изучением популяционной динамики, в первую очередь привлекали внимание именно изменения абиотических условий (Межжерин, 1991). Помимо прямого воздействия существует и косвенное влияние климатических факторов на жизнеспособность

зверьков. Известно, что в теплый период погодные условия определяют рост и развитие растительности (как источника кормов и укрытий), а зимой существование микромаммалий во многом зависит от мощности, распределения и свойств снежного покрова (теплоизоляционные и защитные свойства) (Формозов, 1946; Наумов, 1948; Башенина, 1977; Жигальский, 2002; Hörnfeldt, 2004; Kausrud, 2008). В настоящее время не у кого не вызывает сомнений, что климат так или иначе затрагивает популяционную динамику млекопитающих. Однако причинные связи сложно установить даже в относительно простых экосистемах. Корреляции между метеоданными и изменениями численности встречаются довольно часто, но понимание механизма ограничено из-за длинных причинных связей и разносторонних косвенных воздействий (Krebs, 2006).

Считается, что роль климатических факторов в динамике численности лесных полевок достаточно велика (Окулова, 1973б, 1975, 2003, 2004; Ивантер, 1975; Садыков, 1992; Сафронов, 2009). Причем эффекты погоды (температура, количество атмосферных осадков), могут отразиться не только на уровне смертности зверьков в пострепродуктивный период, но и на функции размножения особей в весенне-летний сезон (Садыков, 1992; Ивантер, 2000, 2013; Окулова, 2004; Хиревич, 2004). На динамику численности грызунов, обитающих в пойменных биоценозах, определенное влияние может оказывать гидрологический режим рек и, в частности, продолжительность и высота их разлива (Наумов, 1948). Сопряженность явлений интенсивности паводков или уровня подъема грунтовых вод с многолетней динамикой численности отмечалась для лесных полевок, обитающих в пойменных местообитаниях (Ердаков, 1987; Добринский, 1990; Колчева, 2001).

Тем не менее, многие авторы сходятся в том, что метеорологические факторы не могут быть причиной «циклической» динамики, так как изменения погодных условий нерегулярны, а в колебаниях климата не обнаружено коротких циклов в 3-4 года (Наумов, 1948; Семенов-Тянь-Шанский, 1970; Krebs, 1974; Межжерин, 1991; Жигальский, 2002). К тому же, в ряде работ показано, что экстремальные погодные явления в репродуктивный период не в силах остановить прирост населения мелких грызунов (Getz, 2007), а учитывая высокий биотический потенциал последних, даже в благоприятной и стабильной метеорологической обстановке нарастание численности рано или поздно приведет к «краху» популяции (Башенина, 1977; Бобрецов, 2009). Это достаточно убедительно продемонстрировано на лесных полевках, когда аналогичные фазы популяционного цикла приходятся на годы, сильно различающиеся по погодным условиям (Кошкина, 1966а, 1975; Новикова, 1979; Жигальский, 2000). Таким образом, абиотические факторы не могут служить причиной популяционных циклов, но они могут обуславливать специфику каждого из них: усилить или ослабить колебания численности (изменить амплитуду), а

также сказаться на продолжительности их периода (Семенов-Тянь-Шанский, 1970; Кошкина, 1975; Чернявский, 2004). Вероятно, нерегулярность воздействия метеоусловий, наравне с другими внешними факторами, обуславливает явление квазипериодичности популяционной динамики, вследствие чего составление точного прогноза численности мелких грызунов до сих пор остается практически важной, но нерешенной задачей (Нестеренко, 1988; Krebs, 2006; Оленев, 2008).

Материалы по СВА вполне согласуются с приведенными наблюдениями. Так на Омолоне из всего комплекса внешних воздействий лишь некоторые погодные условия (сроки установления снежного покрова, сроки наступления весны) могли несколько изменить амплитуду, не нарушая при этом структуры цикла красной полевки (Чернявский, 1979). На Челомдже доля выживших зверьков после наиболее холодных и малоснежных зим, как правило, была ниже, чем после теплых и многоснежных, однако, корреляция колебаний численности с зимними температурами воздуха, либо с высотой снега отсутствовала (Лазуткин, 1995).

Не являются определяющим фактором погодные условия и в формировании «циклической» популяционной динамики красной и красно-серой полевок на Буюнде. С целью установления возможного воздействия на выживаемость зверьков погодно-климатических условий зимнего периода, был проведен многолетний непрерывный мониторинг синхронных изменений температуры под снегом и в окружающем воздухе, а также уровня снежного покрова в местах обитания полевок (Лазуткин, 2011). Показатель зимней смертности, как мы уже указывали, оказался чрезвычайно изменчивым. Климатические условия зимнего периода на протяжении всех лет наблюдений колебались в значительной мере. Из проанализированных климатических показателей наибольшую связь с выживаемостью животных проявили среднемесячные температуры под снегом в местах непосредственного обитания зверьков. Так в зимы 2004/2005 и 2005/2006 гг. с самыми холодными за весь период наблюдений подснежными условиями были отмечены наименьшие показатели выживаемости полевок обоих видов. Периоды с довольно теплыми подснежными температурами (зимы 2003/2004, 2006/2007, 2008/2009 гг.) совпадали с относительно высокой выживаемостью полевок. Проведенный корреляционный анализ выявил положительную связь между зимней выживаемостью полевок и изменчивостью температуры под снегом (Лазуткин, 2011). Однако следует отметить, что повышенная смертность полевок зимой не всегда объяснялась ее суровыми условиями. В зиму 2007/2008 гг., при подснежных температурах на уровне средней многолетней, смертность обоих видов полевок была чрезвычайно высока. Мы считаем, что на выживаемость лесных полевок в эту зиму оказал существенное влияние фактор повышенной плотности популяции (Лазуткин, 2012). В этом отношении, как уже

указывалось, внутрипопуляционный фактор был определяющим и для сроков начала и окончания размножения зверьков.

В настоящее время накоплено большое количество данных по многолетней популяционной динамике мелких млекопитающих, которые позволяют заключить, что помимо краткосрочных трендов численности (2-7 лет), обнаруживается более общая тенденция постепенного, на протяжении десятилетий, роста и снижения численности населения (Селюнина, 2003; Окулова, 2009). Подобные изменения, наблюдаемые в виде многолетних трендов, отмечены у леммингов и лесных полевок в разных частях ареала (Hörnfeldt, 2004; Окулова, 2009). В последние годы рядом авторов отмечаются отрицательные тенденции в динамике численности мелких млекопитающих, зачастую приводящие к «крушению» популяционных циклов и переходу к нерегулярному режиму колебаний, что связывают с изменениями климата и, в частности, с его потеплением (Ims, 2008; Катаев, 2010, 2012; Захаров, 2011). С другой стороны, климатические изменения могут привести к общему возрастанию численности популяции и расширению ареала вида. Это убедительно показано на примере малых песчанок (р. *Meriones*). Наблюдаемый у них тренд к повышению численности в Северо-Западном Прикаспии вызван остепнением растительных комплексов полупустынь в результате заметного увеличения выпадения атмосферных осадков (Стахеев, 2012).

В результате многолетних исследований на Челомдже тренд к повышению численности обнаружен у красной полевки, тогда как обилие красно-серой полевки сохранялось примерно на одном уровне (Чернявский, 2004; Лазуткин, 2006). Это дало основание А.В. Алфимову с соавторами (Алфимов, 2009) предположить, что отмеченная тенденция связана с обнаруженным в регионе ростом минимальных температур в верхнем слое почв и грунтов в результате совместного действия температур воздуха и уровня снежного покрова. Эти авторы рассчитали, что весенняя численность красной полевки возрастала со средней скоростью 3,5 экз./100 ловушко-суток в 10 лет, при росте минимальных температур поверхностного слоя почвы за этот период, примерно на 1-1,5°C. Отсутствие описанной тенденции у обитающей в этих же местообитаниях красно-серой полевки исследователи объясняют известным фактом о более развитой физической терморегуляции у этого вида (Кривошеев, 1975; Сафронов, 1977), что, по мнению некоторых авторов (например, Башенина, 1977), обуславливает его лучшую адаптированность к низким температурам. По нашему мнению, отмеченное незначительное повышение температуры почвы, вряд ли может сказаться на существенном повышении выживаемости красной полевки. Этот вид обладает действенной химической терморегуляцией (Соломонов, 1974; Уманцева, 1975), обеспечивающей ему повышенную устойчивость к воздействию холода (Бабушкина, 1988; Сафронов, 2009), что во многом подтверждается широким географическим распространением.

нием красной полевки в таежной и тундровой зоне (Геологические..., 1984). По всей видимости, причины отмеченного положительного тренда численности нужно искать в ином. Так влияние абиотических факторов на животных может быть осложнено многоступенчатой опосредованностью, взаимодействием факторов (Окулова, 2005). С другой стороны, имеется мнение, что причиной наблюдаемых многолетних трендов численности могут быть факторы живой природы (хищники, корма и болезни) (Hanski, 1996; Hörnfeldt, 2004).

Трофический фактор. В настоящее время известно несколько гипотез основанных на питании мелких грызунов, объясняющих колебания их численности (Krebs, 1974; Hansson, 1979; Садыков, 1992). В основе одной из них лежит предположение, что при повышении плотности населения происходит переэксплуатация грызунами своей кормовой базы, а это, в свою очередь, приводит к снижению воспроизводства и повышению уровня смертности в популяции. В последующие годы растительность постепенно восстанавливается и цикл вновь повторяется (Lack, 1954). Однако фактов, подтверждающих эту гипотезу, в литературе не так много (Чернявский, 2004). Более того, некоторыми исследователями было показано, что необходимая для «циклических» колебаний численности временная задержка при подобных взаимодействиях отсутствует (Klemola, 2000; Turchin, 2001). В дополнение стоит отметить, что эта гипотеза в большей мере применима к относительно простым экосистемам (например, тундровым – «лемминговым»), а в более продуктивных лесных биоценозах трофические взаимоотношения, вероятно, играют не столь важную роль (Чернявский, 2004). Хотя некоторые авторы, все-таки, обнаруживали некоторые признаки «подрыва» кормовой базы полевок в годы высокой численности в бореальной зоне (Holisova, 1971; Huitu, 2007).

Другие гипотезы предполагают существование независимой «цикличности» кормовой базы. Известно, что происходящие в природе изменения запасов корма и его качества играют большую роль в динамике численности грызунов, а это в значительной мере отражается и на репродуктивной способности и величине гибели последних (Наумов, 1948; Чипанин, 1973; Башенина, 1977; Жигальский, 2002). Даже эврифагия лесных полевок не полностью избавляет этих грызунов от такой зависимости (Наумов, 1948). Существование связи между урожайностью хвойных и лиственных пород деревьев, а также ягодных кустарничков (в основном, рода *Vaccinium*) и динамикой численности лесных полевок отмечается довольно часто (Наумов, 1945б; Бромлей, 1970; Tast, 1971; Башенина, 1977; Кривошеев, 1981а; Сурков, 1982а; Jensen, 1982; Окулова, 2004; Катаев, 2008; Жигальский, 2012; и др.). Некоторые популяции демонстрируют признаки «нецикличности»: стабильно низкие показатели весенней численности и наличие прямой зависимости величины воспроизводства от плотности (например, Кривошеев, 1981а; Jensen, 1982).

Установлено, что урожайность кормов в большинстве своем связана с метеорологическими условиями и лишена какой-либо периодичности (Jensen, 1982; Krebs, 2009). Вероятно, «нециклическая» популяционная динамика определяется количеством корма (Boonstra, 2012), в то время как популяционные циклы существуют при несовпадении урожайности кормов и динамики численности лесных полевок (Кошкина, 1966а, 1975; Бобрецов, 2009). Даже если для некоторых «циклических» популяций определенная зависимость между урожайностью кормов и численностью населения выявляется, то она обычно не жестко детерминирована (Смирнов, 1974; Krebs, 2010; Жигальский, 2012). С другой стороны, в природе не всегда возможно разделить воздействие урожая кормов и метеорологических факторов на динамику численности мелких грызунов, так как оба этих явления зачастую изменяются параллельно (Ивантер, 1976; Башенина, 1977). Поэтому вероятность ошибки в установлении фактора, влияющего на динамику численности, достаточно высока.

Помимо изменений количества пищи грызунов в природе, в значительной мере может меняться и ее качество (Krebs, 1974; Башенина, 1977). Одним из предположений, лежащим в основе этой гипотезы, является то, что кормовая деятельность грызунов постепенно, в течение нескольких лет, может вызвать функциональный защитный ответ у растений (Naukioua, 1983). Это может проявляться в форме общего снижения количества питательных веществ (Bergeron, 1989) или выработке токсинов (Seldal, 1994; Jensen, 1999).

Относительно недавно опубликована работа, в которой подобный механизм регуляции численности, на примере пашенной полевки (*Microtus agrestis*) получил эмпирическое подтверждение (Massey, 2008). Авторы обнаружили, что содержание кремнезема в растениях, поедаемых зверьками, изменяется параллельно обилию последних. Высокий уровень содержания силикатов наблюдался в годы пика численности пашенных полевок, что приводило к снижению веса и репродуктивной способности зверьков. Возможность формирования популяционных циклов у этого вида серых полевок на основе изменения качества пищи было продемонстрировано на математической модели (Reynolds, 2011).

В СВА исследования по влиянию кормового фактора ограничились оценкой количества пищи. Степень связи уровня численности красной и красно-серой полевок с урожайностью ряда кормов была оценена на Омолоне (Короленко, 1979б), Челомдже (Лазуткин, 1997) и Буюнде (Ямборко, 2008а). Было установлено, что спектр кормов этих видов чрезвычайно широк и при неурожае одних видов растительных кормов они замещаются иными компонентами, роль которых, соответственно, заметно увеличивается (Чернявский, 2004). Однако для красной полевки на Челомдже была выявлена положительная корреляция зимней выживаемости с урожайностью семян лиственницы, ягод и грибов (Лазуткин, 1997). Тем не менее, анализ, выполненный нами

на основе данных этого автора, показывает, что, в частности, урожайность семян лиственницы на выживаемость зверьков этого вида влияния не оказывал. Напротив, после лет с обильным урожаем этой хвойной породы в 1981 и 1984 гг., подснежная смертность зверьков была особенно высока. Между тем, урожайность ягод брусники и голубики обнаруживает заметную связь с численностью зверьков на следующий год. Эти же исследования показали, что смертность красно-серой полевки в еще меньшей степени зависела от обилия кормов с нестабильной урожайностью.

Урожайность семян лиственницы и ягод брусники и голубики на Буонде, оцененная по шкале Каппера, представлена в таблице 4.6. Достоверной связи между урожайностью семян лиственницы и показателями смертности красной полевки здесь, как и на Челомдже, выявлено не было ($r_{sp}=-0,09$; $p=0,8219$). Урожайность ягодных кормов, по всей видимости, также оказывала слабое влияние на выживаемость зверьков. Так величина коэффициента корреляции между индексом смертности красной полевки и урожайностью ягод брусники и голубики указывает на слабую связь между этими показателями ($r_{sp}=0,29$; $p=0,4529$).

Несмотря на то, что семена лиственницы считаются привлекательным кормом для красной полевки, изменение их обилия не обнаруживает связи с движением численности популяции этого вида в СВА. Это согласуется с результатами специальных исследований, выполненных в других регионах. В частности установлено, что хотя лесные полевки в значительной степени едят семена ели, они не могут выжить лишь на этом корме (Grodzinski, 1971; Цит. по: Krebs, 2010). Более того, в результате строгих количественных оценок урожая ели в провинции Юкон (Канада) установлено, что даже после лет обильного урожая этой породы численность красной полевки заметно не изменялась (Boonstra, 2006).

Таблица 4.6. Урожайность некоторых кормов на Буонде (оценка в баллах по шкале Каппера)

<i>Корм</i>	<i>2002</i>	<i>2003</i>	<i>2004</i>	<i>2005</i>	<i>2006</i>	<i>2007</i>	<i>2008</i>	<i>2009</i>	<i>2010</i>
Семена лиственницы	0	0	4	5	0	0	0	4	5
Ягоды брусники	5	2	1	5	2	4	5	5	4
Ягоды голубики	5	1	4	5	3	4	2	5	4

Межвидовая конкуренция – нередко рассматривается в качестве фактора, определяющего численность и пространственное распределение симпатрических видов мелких млекопитающих. О наличии или отсутствии конкуренции обычно судят на основании косвенных свидетельств (Гиляров, 1990): по распределению зверьков на территории, а об ее интенсивности – по соотношению индексов обилия видов и синхронности их изменений (Жигальский, 2002). В первом приближении, логично предположить, что конкурентными взаимодействиями должен определяться асинхронный характер популяционной динамики вида-доминанта и соподчиненных видов. Наиболее яркий тому пример – динамика численности рыжей и красной полевков в ряде районов Восточной Европы, где первый вид всегда имеет явное превосходство в численности. Предполагается, что красная полевка, как угнетаемый вид, получает возможность роста численности лишь при низком обилии вида-доминанта – рыжей полевки. Так, в теплые и влажные годы доминирует рыжая полевка, а после суровых зим она уступает место более холодоустойчивому виду – красной полевке (Кошкина, 1971; Ивантер, 1975). Отрицательную связь между плотностью населения красной и красно-серой полевков, наблюдаемую в некоторых регионах Сибири, нередко объясняют именно конкурентными взаимодействиями между этими видами (Смирнов, 1974; Сафронов, 1980; Ревин, 1983; Ермаков, 1987; Вольперт, 2002; Галушко, 2002).

Предполагается, что иным проявлением межвидовой конкуренции может быть ситуация, когда численность соподчиненных видов увеличивается быстрее, чем вида-доминанта, а по достижении последним высокого уровня обилия темпы роста численности населения второстепенных видов снижаются, а их смертность значительно увеличивается (Sheftel, 2010). В таком случае динамика численности разных видов также будет сопряжена. Однако пик численности у второстепенных видов наступит на год раньше, чем у вида-доминанта, а после достижения последним критической численности, уже все сообщество микромаммалей претерпит популяционный «крах» (Кошкина, 1966б; Sheftel, 1989; Tast, 2005). Вероятно, общее увеличение численности населения оказывает угнетающее воздействие и на доминирующий, и на соподчиненные виды (Кошкина, 1971). Некоторым подтверждением тому может считаться обнаруженное как у вида-доминанта, так и у второстепенных видов микромаммалей нарушение стабильности развития (Захаров, 2001). Тем не менее, многие сторонники конкурентных взаимодействий считают, что численность вида-доминанта, в общем, регулируется внутривидовыми отношениями, а динамика популяций соподчиненных видов зависит от складывающейся общей плотностной обстановки.

В то же время, некоторые исследователи полагают, что симпатрические виды полевков рода *Clethrionomys* экологически разобщены (Ota, 1984, цит. по: Kaneko, 1998; Башенина, 1984;

Рыхликова, 1988; Катаев, 2006; Малькова, 2007), а механизмы экологической изоляции настолько надежны, что многолетние изменения их численности могут быть синхронными (Жигальский, 2007). В этом отношении заслуживают внимания результаты сравнительного анализа динамики численности красной и красно-серой полевков на Западном Саяне (Жигальский, 1987а). Он был проведен в условиях, где имелись участки с преобладанием первого и второго вида, а также участки, где обилие обоих видов было почти одинаковым (различные высотные пояса). Несмотря на смену доминанта в разных местообитаниях темпы роста численности, обеспечиваемые размножением, и показатели смертности у двух видов лесных полевков оставались на одном и том же уровне. В результате работы сделан вывод о том, что репродуктивная способность и выживаемость являются биологическими особенностями вида и синхронность динамики численности – показатель отсутствия конкурентных взаимоотношений. Близкие результаты, однако, уже в большем пространственном масштабе, получены А.В. Бобрецовым и И.Ф. Куприяновой (Бобрецов, 2002) при сравнении синхронности хода динамики численности красной и рыжей полевков на Европейском Севере. Эти авторы показали, что при продвижении на восток региона наблюдается смена доминирования у двух видов лесных полевков, но синхронность динамики численности сохраняется, тем самым указывая на отсутствие между ними конкурентных взаимоотношений. По мнению И.В. Чернышева с соавторами (Млекопитающие..., 1985), межвидовая конкуренция, по-видимому, является лишь механизмом, поддерживающим однотипное для всей области совместного обитания стациальное распределение, а разница в ходе динамики численности видов может быть объяснена и другими причинами (например, погодой и кормами), нежели соревнованием. Так же показано, что конкуренция между разными видами мелких грызунов обостряется лишь в репродуктивный период, а в течение зимних месяцев, ввиду территориального разобщения, напротив, наблюдается индифферентное сосуществование (Myllymäki, 1977). «Циклические» колебания численности микромаммалий, несомненно, влияют на степень конкурентных взаимоотношений, что может отражаться на высоте пиков численности (Henttonen, 1977), однако в этом случае антагонизм будет лишь следствием высокой численности.

Противоречивые данные имеются в отношении конкурентоспособности разных видов лесных полевков и их способности оказывать влияние друг на друга. Одни авторы считают, что повышенная агрессивность красной полевки обеспечивает ей доминирование над более крупным видом – красно-серой полевкой (Кошкина, 1971). Другие отмечали ощутимое воздействие второго вида на первый (Ims, 1985; Большакова, 2010). Поведение зверьков, конечно, зависит и от пространственно-этологической и половозрастной структуры взаимодействующих разновидовых группировок, а также от репродуктивного статуса особей в группах, в зависимости от

чего могут формироваться те или иные стереотипы поведения (Структура..., 1991). Поэтому в различных условиях доминант, в принципе, может меняться.

Экспериментальные данные, полученные при совместном содержании двух видов полевок (пашенной и рыжей), свидетельствуют, что при увеличении относительной численности доминирующего вида его влияние на соподчиненный вид постепенно сокращалось. При этом число размножающихся особей, а также размер их выводков практически не изменялся. Тем не менее, заметно изменялась миграционная активность подчиненного вида, что, как предполагается, может обуславливать характер использования территории (Eccard, 2007). В целом, опытное подтверждение межвидовой конкуренции между видами грызунов получены только для жестких условий полупустынь, тогда как для многих других случаев ее наличие, по-видимому, лишь постулируется, но не доказывается (Садыков, 1992).

По данным Н.В. Башениной (Башенина, 1977), межвидовая конкуренция не может быть отнесена к факторам динамики численности, несмотря на ее значение в распределении на местности и в деталях географического распространения. Анализ многочисленных литературных данных, выполненный О.А. Жигальским (Жигальский, 2002), показывает, что ни отсутствие, ни наличие синхронности изменений численности не может дать однозначного ответа о роли конкуренции в движении численности микромаммалий. Тем более, чтобы антагонистические отношения стали причиной популяционных циклов (Boonstra, 2012).

В таежной зоне СВА красная и красно-серая полевки являются наиболее многочисленными видами мелких грызунов. В некоторых районах в отдельные годы относительно высокой численности может достигать лесной лемминг - *Myopus schisticolor*. Обычен в лесных стациях азиатский бурундук (*Tamias sibiricus*). Типичным обитателем и доминантом в открытых луговых местообитаний является полевка-экономка (*Microtus oeconomus*), которая в годы высокой численности может выселяться в лесные биотопы. Каменистые биотопы (курумы) в верхних поясах гор населяют лемминговидная полевка (*Alticola lemminus*) и северная пищуха (*Ochotona hyperborea*), где эти виды могут достигать относительно высокой численности. В Северное Приохотье из более южных районов проникает восточноазиатская мышь (*Apodemus peninsulae*) (Чернявский, 1984; Позвоночные ..., 1996; Наземные..., 2006). В различных лесных стациях обычно присутствие землероек рода *Sorex*, которые в отдельных районах по численности населения могут быть сопоставимы с лесными полевыми (Докучаев, 1990; Докучаев, 2006). В заполярье на Чауне красная полевка имеет статус субдоминанта, а красно-серая вообще редка. Здесь доминируют по численности лемминги и полевка-экономка (Чернявский, 1984).

В задачах работы остановимся на двух интересуемых нас видах лесных полевок. В большинстве пунктов динамика численности красной и красно-серой полевок была в значи-

тельной мере сопряжена. В меньшей степени синхронность колебаний численности прослеживалась на Челомдже и Омолоне, а асинхронные изменения обилия лесных полевок наблюдались на Анадыре. Феномен синхронности динамики численности будет обсужден нами в специальном разделе настоящей главы. Здесь мы коснемся некоторых частных моментов, которые могут указывать на наличие конкурентных взаимоотношений между красной и красно-серой полевками.

При анализе кривых изменения численности красной и красно-серой полевок на Снежной Долине обнаруживается следующая закономерность. В годы пика численности (1981 и 1984), в зависимости от того у какого вида к середине лета показатель обилия был ниже, к октябрю он еще больше снижался. В 1981 году несколько выше была относительная численность красно-серой полевки, и к середине осени плотность населения красной полевки заметно сократилась. В 1984 году наблюдалась противоположная ситуация. На Челомдже, в общем, синхронная динамика популяций обоих видов лесных полевок нарушалась в нескольких случаях. Так при высокой исходной численности красно-серой полевки в 1981 и 1985 годах аналогичные показатели у красной полевки были крайне низки. В год высокой численности красной полевки в начале лета на Кулу (1984) обилие красно-серой полевки также достигало наивысших во временном ряду значений, однако к концу лета, несмотря на прирост у первого вида, численность второго даже несколько снизилась. На Буюнде мы не обнаружили каких-либо заметных отклонений в движении численности двух видов лесных полевок, хотя пространственная и трофическая ниши при высокой численности у них перекрывались больше, чем при низком обилии (Ямборко, 2008б). Интересна в этом отношении ситуация, наблюдающаяся на Анадыре. В этом пункте после снижения численности обоих видов лесных полевок в 1987 году динамика популяций в последующие годы приобрела асинхронный характер. На Чауне колебания численности красной полевки, в общем, были сопряжены с изменениями численности других видов микромлекопитающих (Кривошеев, 1981в).

Таким образом, можно заключить, что различия в динамике показателей относительного обилия двух видов лесных полевок в СВА могут быть сезонного (рост численности одного вида и снижение у другого) и межгодового характера (высокая численность одного вида в начале репродуктивного сезона и низкая численность другого в этот же год). В ряде пунктов колебания относительного обилия красной и красно-серой полевок в достаточной мере совпадали (Буюнда), как и красной полевки с другими видами мелких грызунов (Чаун). Между тем, нельзя однозначно заключить, являются ли отмеченные расхождения следствием межвидовой конкуренции или результатом влияния иных факторов.

Мы приводим несколько теоретических предпосылок, которые могут указывать на то, что наблюдаемые отклонения не могут однозначно трактоваться в пользу роли антагонизма. Во-первых: это неоднозначность в выявлении вида-доминанта, который теоретически может оказывать влияние (в форме конкуренции) на соподчиненные виды. Так если один вид в «своем» предпочитаемом биотопе будет более многочислен, тогда как в другом местообитании он может находиться уже в статусе суб- или содоминанта (например, красная и красно-серая полевки на Челомдже, Буюнде и Анадыре). В такой ситуации непросто заключить, какой вид и где является «угнетаемым», хотя динамика его населения в разных биотопах в достаточной мере синхронизирована. Во-вторых: приводимые в литературе и отмеченные нами сезонные и межгодовые различия и направление кривых изменения численности могут отражать биологические особенности видов – различия в репродуктивной способности, выживаемости и показателях подвижности особей, что уже было показано О.А. Жигальским с соавторами (Жигальский, 1987а). В-третьих: представляется, что динамика численности вида-доминанта должна изменяться с необходимым запаздыванием, чего в полностью синхронно движущейся численности популяций (например, на Буюнде) не наблюдается. И наконец, результаты специальных исследований конкурентных взаимоотношений, выполненных на Анадыре, показали, что в субарктическом сообществе мелких грызунов со сниженным видовым разнообразием и невысокой плотностью межвидовая конкуренция за экологические ресурсы ослаблена и, возможно, проявляется лишь в экстремальных ситуациях (Экология..., 1996).

Подводя итог можно резюмировать, что в отношении межвидовой конкуренции, как предполагаемого фактора динамики численности микромаммалей, сделано еще не много, а простой «визуальный» анализ графиков изменения показателей обилия дает весьма поверхностное представление о происходящих в сообществе процессах.

Хищники. В целом, пресс хищников можно рассматривать в контексте трофических взаимодействий, однако в таком случае регуляция численности микромаммалей будет осуществляться с верхнего трофического уровня. Роль плотоядных в динамике популяций мелких млекопитающих представляет наиболее спорный вопрос (Наумов, 1948; Башенина, 1977; Жигальский, 2002). С самого начала изучения динамики населения хищники рассматривались, как один из наиболее вероятных факторов для генерации популяционных циклов. Результаты большого количества специальных работ, поток которых не прекращается и в настоящее время, показывают, что хищники могут быть важным фактором динамики численности мелких грызунов (Elton, 1942; Наумов, 1948; Lack, 1954; Hörnfeldt, 1978; Norrdahl, 1995, 2002; Hanski, 1996; Getz, 2006; Окулова, 2007; Кшнясев, 2011; и мн. др.). По представлениям некоторых исследователей, хищники могли быть причиной географической изменчивости динамики численности

мелких грызунов в Скандинавии, обуславливая ее «циклический» характер на севере и «нециклический» на юге (Hansson, 1985b; Erlinge, 1991).

Напротив, авторы обстоятельных обзоров, проведя анализ публикаций по данной проблеме, приходят к выводу, что хищники без сомнения оказывают влияние на уровень смертности грызунов, тем не менее, не играют определяющей роли в формировании периодических колебаний численности последних (Krebs, 1974; Башенина, 1977; Жигальский, 2002). В этом отношении особенно интересны результаты работ, посвященных функционированию звена «хищники – лемминги», осуществленных под руководством профессора Ф.Б. Чернявского на о. Врангеля и в Колымской и Чаунской низменностях (Чернявский, 1988; Дорогой, 1995; Чернявский, 1995). В ходе исследований на основании достаточно точных количественных оценок было установлено, что пресс хищников, интенсивность которого значительно варьирует в зависимости от фазы популяционного цикла, принадлежит к числу важных элементов, участвующих в регуляции численности леммингов. Между тем, хищники способны лишь ускорить спад численности, а иногда пролонгировать фазу депрессии, что, несомненно, может сказаться на амплитуде и продолжительности популяционных циклов, но не может считаться причиной последних (Чернявский, 2004).

Неоднозначные результаты получены при попытках экспериментальной проверки гипотезы о ведущей роли прессы хищников в популяционной динамике мелких грызунов. В одних опытах изъятие хищников на экспериментальных площадках приводило к изменению хода движения численности жертвы на огороженных участках по сравнению с контролем (Korpimäki, 2002; Ekerholm, 2004). Результаты других, либо не обеспечивали убедительных доказательств (Sundell, 2003), либо достоверно свидетельствовали о том, что хищники не являются необходимым элементом циклов, так как популяционный «крах» происходит и без участия последних (Graham, 2002; Oli, 2003). Проведя анализ основных работ по манипуляциям с хищниками Дж. Сунделл (Sundell, 2006) приходит к заключению, что хищничество может ограничивать прирост населения мелких грызунов, а при некоторых обстоятельствах даже регулировать численность, но ни один эксперимент не демонстрирует того, что хищники изменяют структуру периодических флуктуаций.

Под вопросом остается и роль прессы хищников в наблюдаемых у мелких грызунов демографических перестройках, сопутствующих циклам численности. Как указывает К. Норрдахл с соавторами (Norrdahl, 2004), хищники могли бы оказывать влияние на структуру и репродуктивную мощность популяции двумя путями. Во-первых, избирательностью отлова по полу, возрасту или иерархическому положению жертвы. Во-вторых, посредством формирования у потенциальной добычи антихищнического поведения, приводящего к снижению кормовой ак-

тивности и переходу в менее благоприятные местообитания, что также должно приводить к снижению темпов роста и задержке полового созревания молодняка. То, что специализация хищников, связанная с местами и временем охоты, манерой выслеживания и нападения на добычу может менять половой и возрастной состав населения жертвы известно давно (Наумов, 1948). Так же вполне допустимо и косвенное влияние хищников на рост и репродукцию мелких грызунов (в части ограничения в пище и угодьях). Однако существование прямого влияния риска хищничества на биологию размножения жертвы пока еще подкреплено немногочисленными фактами. Действительно, некоторые исследователи наблюдали подавление размножения мелких грызунов при риске хищничества мелких куньих (Ylönen, 1994), другие, содержа грызунов рядом с пернатыми хищниками, «угнетения» функции размножения не отмечали (Klemla, 1998). Любопытны результаты полевых наблюдений за американским зайцем-беляком, показавшие, что высокий риск хищничества вызывает у этого вида хронические изменения в физиологии, которые могут сказаться на функции размножения (Boonstra, 1998b). Между тем, воздействие запаха хищника на поведение и физиологию полевок в эксперименте не вызывало острого гормонального ответа (стресса) у жертвы (Ylönen, 2006; Fletcher, 2006). Однако эти авторы считают, что хищничество, возможно, затрагивает только быструю реакцию недостаточную для выработки гормонов стресса и, вообще, обонятельные сигналы недостаточно надежны, чтобы подавить воспроизводство и половое поведение. Предполагается, что именно длительный эффект риска хищничества, а не острый стресс, может влиять на репродуктивные параметры жертвы (Clinchy, 2013).

Положение о том, что антихищническое поведение может стимулировать подавление размножения у жертвы, было поставлено под сомнение теоретиками (Kokko, 2000), так как оно само собой должно привести к стабилизации динамики численности: в случае с «циклической» популяционной динамикой, снижение репродуктивной функции должно отмечаться и у хищников. В работах с математическими моделями было показано, что задержка полового созревания хищников может быть основным фактором популяционной динамики жертвы (Wang, 2009). По мнению этих исследователей, задержка численного ответа хищников ввиду особенностей их воспроизводства определяет период популяционного цикла, тогда как сама функциональная реакция сказывается только на амплитуде колебаний. Таким образом, сопоставляя время полового созревания горностая, рыси и волка приведенные авторы объясняют, почему у леммингов циклы 4-летние, у зайца-беляка 10-летние, а у лося период колебаний численности растягивается на 20-40 лет. Так же из этой работы следует, что если срок полового созревания слишком короток, либо, напротив, очень продолжителен, популяционные циклы могут, вообще, не наблюдаться.

Действительно, запаздывание численного ответа хищника отмечается для некоторых четвероногих миофагов, например, таких как некоторые мелкие куньи, что обусловлено особенностями их биологии размножения (латентная фаза беременности) (Терновский, 1977). Однако роль последних в генерации популяционных циклов сомнительно в свете, хотя и косвенных, но неотвратимых фактов. В рамках гипотезы хищничества трудно объяснить часто отмечаемую синхронность динамики численности лесных полевок и землероек-бурозубок. Полевые наблюдения показывают, что как четвероногие хищники-полифаги, так и специалисты-миофаги последних едят в незначительном количестве (Туманов, 2003). Даже в районах, где землеройки-бурозубки в разы превышают по численности лесных полевок (например, на Среднем Енисее (Захаров, 2001)), в рационе такого хищника как соболь (*Martes zibellina*) насекомоядные являются все же вторым по предпочитаемости кормовым объектом (Brzezinski, 1994). Экспериментальные работы показали, что ласка (*Mustela nivalis*) добывает землероек лишь случайно и как корму испытывает к ним отвращение (Erlinge, 1975). В результате этого пресс хищников на эти группы должен быть различным, а динамика численности не должна совпадать во времени (Бобрецов, 2009). Более того, на территориях с полным отсутствием мелких мустелид, например на о. Врангеля (Чернявский, 1982) и архипелаге Шпицберген (Yoccoz, 1993) популяционные циклы мелких грызунов все же наблюдаются.

Другим обоснованным замечанием можно считать тот факт, что гипотезы хищничества полагаются главным образом на корреляции, не позволяющие отделить причину от следствия (Tkadlec, 1998). Такие суждения часто встречаются в отношении хищных птиц. Известно, что их численность изменяется синхронно с микромаммами: при увеличении численности последних у птиц локально увеличивается число гнездящихся пар и, в целом, интенсифицируется размножение (Бубнов, 1956; Lõhmus, 1999; Sundell, 2004; Шохрин, 2008). Напротив, при снижении обилия жертвы пернатые хищники практически не гнездятся и откочевывают в другие более кормные районы (Волков, 2009). Наблюдаемый характер связи указывает на зависимость хищных птиц от мелких грызунов, нежели наоборот. К тому же в подобной ситуации будет отсутствовать необходимая для генерации популяционных циклов запаздывание между колебаниями численности хищника и жертвы (Окулова, 2007).

Специальных исследований, касающихся взаимоотношений хищников и лесных полевок в СВА не проводилось. По этой причине в обсуждении мы будем опираться на отмеченные нами факты и приведенные выше теоретические предпосылки. В таежной зоне СВА обитает пять видов четвероногих хищников в большей или меньшей мере питающихся лесными полемками: соболь (*Martes zibellina*), горноста́й (*Mustela ermine*), ласка (*M. nivalis*), американская норка (*Neovison vison*) и обыкновенная лисица (*Vulpes vulpes*). Пернатые хищники представлены

мохноногим (*Buteo lagopus*) и обыкновенным (*B. buteo*) канюками, ястребом-перепелятником (*Accipiter nisus*), соколами дербником (*Aesalon columbarius*) и сапсаном (*Falco peregrinus*), болотной (*Asio flammeus*) и ястребиной (*Surnia ulula*) совами, бородатой (*Strix nebulosa*) и длиннохвостой (*S. uralensis*) неясытями и мохноногим сычем (*Aegolius funereus*). В тундре состав хищников, в целом обедняясь, незначительно дополняется новыми видами: песцом (*Alopus lagopus*), белой совой (*Nyctea scandiaca*), средним (*Stercorarius pomarinus*), короткохвостым (*S. parasiticus*) и длиннохвостым (*S. longicaudus*) поморниками (Чернявский, 1984; Позвоночные ..., 1996; Наземные..., 2006).

Тем не менее, практически все хищные птицы как на Челомдже (Чернявский, 2004), так и на Буюнде встречались достаточно редко. В последнем пункте по нашим наблюдениям и опросным данным, полученным от охотников, к наиболее многочисленным хищным млекопитающим в районе работ можно отнести соболя, горностая и обыкновенную лисицу. Точными данными о численности хищников и количественными оценками потребления ими лесных полевков на Буюнде мы, к сожалению, не располагаем. Однако, приблизительные расчеты величины изъятия мелких грызунов четвероногими хищниками, выполненные Ф.Б. Чернявским и А.Н. Лазуткиным (Чернявский, 2004) на Челомдже, показывают, что уровень смертности лесных полевков в осенне-зимне-весенний период значительно превышает такую убыль.

К тому же на Буюнде наблюдалась высокая степень синхронности колебаний численности обоих видов лесных полевков и землероек-бурозубок (Ямборко, 2009). Известно, что в рационе соболя, горностая и лисицы последние занимают довольно скромное место (Кривошеев, 1981а; Юдин, 1986; Девяткин, 1993; Дубинин, 2010, 2012). Не отмечено в СВА и географической изменчивости динамики численности лесных полевков: как в Приохотских районах (Снежная Долина), так и в бассейне р. Колыма (Буюнда) и в тундровой зоне на Чауне популяционные циклы лесных полевков были 3-летними. Таким образом, можно заключить, что воздействие хищников в интересующем нас регионе не имеет определяющего значения в формировании популяционной динамики, а, тем более, обуславливать ее «циклический» характер.

Паразиты и эпизоотии теоретически могут быть мощным фактором смертности мелких млекопитающих, а, соответственно, участвовать в формировании их популяционной динамики. Впрочем, как и в случае с хищниками, долговременные исследования в этой области в основном ограничиваются оценкой корреляций между изменениями численности хозяина и зараженностью паразитами или возбудителями болезней, что, как уже указывалось, затрудняет отделение причины от следствия.

Повышение экстенсивности и/или интенсивности глистных инвазий у мелких млекопитающих при увеличении численности их популяции отмечалось многими исследователями

(Наумов, 1948; Ochotina, 1970; Башенина, 1977; Чечулин, 2005; Ромашова, 2008; и др.), что без оснований дало право считать гельминтозы дополнительным фактором смертности микромаммалий.

Изменение хода динамики численности, вслед за хозяином известно и для членистоногих эктопаразитов (Наумов, 1948; Семенов-Тян-Шанский, 1979; Луковцев, 1980). В то же время, возможность прямого губительного воздействия, например иксодовых клещей, представляется довольно сомнительным, что находит подтверждение в некоторых работах (Окулова, 1973а). Иногда такое отмечается только в неспецифических для хозяина условиях (Балашов, 2012), как в случае с летальной инвазией клещом *Ixodes trianguliceps* у интродуцированной в Центральную Финляндию красно-серой полевки (Viitala, 1986). Однако влияние эктопаразитов на жизнеспособность микромаммалий может носить косвенный характер. Во-первых, имеются сведения о том, что паразитирование личинок и нимф иксодовых клещей может приводить к общему ослаблению зверьков (Окулова, 1973а), потому как они оказывают значительное влияние на изменчивость иммунологических характеристик (Добротворский, 1998). Во-вторых, возрастание численности паразитических членистоногих, равно как и возможностей их обменом, способствуют распространению трансмиссивных болезней, а также облегчает иные пути передачи инфекций: алиментарный, водный, раневой и другие (Наумов, 1948).

Зоонозам, как вероятному фактору смертности мелких млекопитающих, в свое время уделялось пристальное внимание (Северцов, 1941; Elton, 1942; Наумов, 1948; Кучерук, 1955). Известно, что целый ряд инфекций действительно может вызывать массовую гибель грызунов (Кучерук, 1955; Башенина, 1977). К тому же при увеличении численности последних происходит нарастание контакта между зверьками, которое обусловлено резким расширением площади перекрытия индивидуальных участков (Карасева, 1956), а чем выше плотность населения, тем эпизоотии бывают интенсивнее (Олсуфьев, 1977). Последнее в свое время дало основание считать инфекции одной из основных причин падения численности мелких грызунов. На значительную роль этого фактора в динамике численности красной и красно-серой полевков на Сахалине указывает В.С. Сурков (1976, 1982а). В зимний период среди зверьков, ослабленных недостатком кормов, он наблюдал развитие эпизоотий туляремии, псевдотуберкулеза, пастереллеза и эризипелоида, по его мнению, приведших к массовому падежу поголовья.

По всей видимости, при подснежном образе жизни у грызунов снижается иммунитет. Так в опытах с домовыми мышами установлено, что восприимчивость к такой инфекции, как туляремия, может возрастать при неполноценном питании и воздействии низких температур (Терещенко, 1956). Так же показано, что холодовой стресс снижает иммунную функцию у красно-серой полевки (Kusumoto, 2008). Из экспериментальных данных, полученных М.П.

Мошкиным с соавторами (Мошкин, 1995) при исследовании иммунного статуса рыжей и красной полевки на протяжении цикла численности следует, что при подъеме численности полевки начинает снижаться иммунорезистентность особей и, следовательно, создаются благоприятные условия для распространения инфекций.

Специальных работ по выявлению роли паразитов в динамике численности лесных полевки в СВА не проводилось. Тем не менее, паразитофауна красной и красно-серой полевки изучена достаточно хорошо. Фауна гельминтов обоих видов лесных полевки включает 2 вида трематод (Trematoda), 3 вида цестод (Cestoda) и 11 видов нематод (Nematoda) (Домнич, 1985). Этим автором показано, что с продвижением с юга на север региона видовое разнообразие цестод увеличивается, а трематод и нематод снижается. Это обусловлено суровостью климата при продвижении в высокие широты, давая преимущество, в первую очередь, биогельминтам. Дополнительно установлено, что на Омолоне грызуны в зимнее время освобождаются от ленточных червей, тогда как на Челомдже цестодная инвазия в холодный сезон отмечалась, но при низкой экстенсивности.

Несколько богаче в регионе видовое разнообразие членистоногих эктопаразитов. Исходя из сводки Б.С. Юдина с соавторами (Юдин, 1976) и работы Т.А. Леоновой и Н.Н. Ельшанской (Леонова, 1975б), красная полевка в СВА служит прокормителем 12 видам блох (Suctoria), 15 видам гамазовых клещей (Gamasoidea) и 6 видам вшей (Anoplura). На красно-серой полевке паразитируют 10, 9 и 2 вида этих эктопаразитов соответственно. Причем, 9 видов блох являются для полевки специфичными (Медведев, 2014). На обоих видах лесных полевки в Северном Приохотье обычен один вид иксодовых клещей (Ixodidae) – *Ixodes angustus* (Беляев, 1963; Ямборко, 2012), который, правда, выше 60° с.ш. не встречается (Беляев, 1965). Исследованиями установлено, что обилие этого вида иксодовых клещей напрямую зависит от численности основных хозяев – лесных полевки (Беляев, 1966), на которых он активно паразитирует на всех стадиях постэмбрионального развития (Данченко, 2015). Обнаруженный в последние годы в регионе таежный клещ (*I. persulcatus*) (Докучаев, 2015; Ямборко, 2015), встречается крайне редко и не может обеспечивать весомый вклад в формирование паразитарной нагрузки на популяции лесных полевки. Следует отметить, что к осени наблюдается постепенное снижение, как индексов обилия, так и встречаемости эктопаразитов, вероятно, связанное с изменением возрастной структуры популяций хозяев (Юдин, 1976).

Начиная с 60-х гг. прошлого века в Магаданской области и Чукотке с целью выявления природно-очаговых инфекций проводилось серологическое обследование коренного населения, сельскохозяйственных (северные олени) и диких (в основном, мелкие млекопитающие) животных. В результате этих работ были обнаружены антитела к возбудителям ряда зоонозов, таких

как ку-риккетсиоз, клещевой риккетсиоз Северной Азии, клещевой энцефалит, туляремия, псевдотуберкулез, кишечный иерсиниоз, сальмонеллез, токсоплазмоз и лептоспирозы (Сотникова, 1969; Леонова, 1975а; Сомов, 1978). Многие из этих инфекций встречаются в СВА во всех природных зонах - от таежных районов Северного Приохотья до тундр на севере Чукотки и, даже, на о. Врангеля. В частности, столь широкое распространение в регионе известно для иерсиниозов (Багрянцев, 1982; Шуберт, 1983) и туляремии (Олсуфьев, 1965; Мещерякова, 2006). Косвенные данные, полученные при исследовании зараженности иксодовых клещей инфекциями, указывают на возможное существование на юге Магаданской области природных очагов эрлихиозов, в частности, гранулоцитарного анаплазмоза (Ямборко, 2014). Как наиболее многочисленному виду в таежных биоценозах СВА большая роль в поддержании природных очагов инфекций принадлежит красной полевке (Сомов, 1978).

При проведении многолетнего мониторинга красной и красно-серой полевок на Буюнде каждая особь подвергалась тщательному визуальному осмотру. Даже в годы высокой численности зверьки внешне были здоровы и упитаны. Не наблюдали мы и патологических изменений внутренних органов при вскрытии, за исключением редких случаев поражения печени личиночными формами цестод (*Taeniidea*), которые, однако, встречались нерегулярно. Подобное поражение этого органа инкапсулированными ленточными глистами зарегистрировано и на Челомдже А.Н. Лазуткиным (Лазуткин, 1997). Между тем, достаточно интенсивная инвазия отмечалась лишь один год и, по всей видимости, на ход динамики численности лесных полевок влияния не оказала (Чернявский, 2004). Как нами, так и другими исследователями, во всех пунктах региона, во время подъемов численности изучаемых видов никогда не отмечалось случаев массовой гибели зверьков. Тем не менее, отсутствие данных о подснежном периоде жизни лесных полевок не дает нам оснований полностью исключить влияние этого фактора на смертность зверьков. В то же время мы присоединяемся к исследователям, считающим, что паразитозы и эпизоотии не имеют решающего значения в регуляции численности мелких млекопитающих. Часто наблюдаемая связь между интенсивностью течения инвазионных и инфекционных процессов с плотностью популяции зверьков отражает не зависимость хозяина от паразита или возбудителя, а противоположную ситуацию, когда распространение последних является следствием высокой численности зверьков, но не может служить причиной ее падения (Ивантер, 1976; Башенина, 1977; Олсуфьев, 1977; Kaneko, 1998; Sheftel, 2010).

Подводя итог, можно заключить, что роль внешних факторов в формировании популяционной динамики двух видов лесных полевок в СВА достаточно велика. Однако не один из проанализированных средовых факторов не может объяснить отмеченную 3-летнюю «цикличность» популяций красной и красно-серой полевок, зарегистрированную на Буюнде. В связи с

этим, мы придерживаемся мнения, что экосистемные факторы в значительной мере могут оказывать лишь модифицирующее, а не регулирующее воздействие, которое, по большей части, отражается на величине амплитуды и периоде колебаний (Смирнов, 1974; Нестеренко, 1986; Гиляров, 1990; Структура..., 1991; Чернявский, 2004). Представляется, что феномен «циклических» колебаний численности - явление, несомненно, эндогенное, а причины его происхождения кроются на популяционном уровне.

4.4. Синхронность изменений численности

Изучение феномена синхронности колебаний численности мелких млекопитающих имеет самостоятельное теоретическое значение. Различают два основных аспекта синхронии - межвидовую и пространственную. Межвидовая синхрония наблюдается среди близких видов или, даже, различных таксонов животных, обитающих в одной местности. Для многих видов мелких грызунов совпадение хода динамики численности можно считать экологическим правилом (Кривошеев, 1982). Некоторые авторы считают синхронность изменений численности особенностью «циклических» популяций (Hansson, 1985c), хотя совпадение динамики численности нередко отмечается и в «нециклическом» населении (Loman, 2008). Интересна заслуживает наблюдаемая сопряженность колебаний численности представителей разных отрядов зверьков, таких как насекомоядные (землеройки-бурозубки) и грызуны (лесные и серые полевки) (Стадухин, 1979; Кошкина, 1980; Лабзин, 1983; Norrdahl, 2002; Бобрецов, 2006; Дидорчук, 2009; Бобрецов, 2009; Ямборко, 2009; и мн. др.).

Пространственная синхрония – это совпадение динамики численности одного и того же вида на больших территориях. По указаниям исследователей ее масштаб неодинаков. Исследования, проведенные на о. Хоккайдо, показали, что пространственная синхронность динамики популяций красно-серой полевки составляет приблизительно 50 км (Bjørnstad, 1999). Близкие цифры (30-40 км) географической синхронности колебаний численности приводят для популяций рыжей полевки в Норвегии (Steen, 1996) и 80 км для серых полевок в Финляндии (Huitu, 2003). В то же время, другие авторы приводят данные о больших масштабах пространственной синхронии. Так изучение динамики численности полевок и леммингов в Норвегии (Myrberget, 1973), полевок в Финляндии (Sundell, 2004), а также флуктуаций сибирского лемминга на обширной территории Евразии от Кольского п-ова до о. Врангеля (Erlinge, 1999) показало, что синхронность колебаний может покрывать расстояния до нескольких сот километров.

Тем не менее, совпадения хода изменений численности лесных полевок на обширных территориях выявляется не всегда (Бобрецов, 2002; Окулова, 2003; Voonstra, 2012). Более того, данные по динамике численности леммингов на обширных просторах Канадской Арктики показали синхронность колебаний лишь в радиусе примерно 6 км (Predavec, 2001). Правда, срав-

нительный материал для этой работы был получен косвенным методом – изучением интенсивности погрызов леммингами стволов ивы (дендрохронология), в точности которого позже усомнился один из соавторов работы (Krebs, 2002).

Объяснение феномена синхронности колебаний численности мелких млекопитающих на сегодняшний день остается на уровне гипотез. Обычно рассматриваются три основных предположения (Ripa, 2000; Krebs, 2002; Liebhold, 2004; Huitu, 2005).

Во-первых, пространственная синхронизация численности могла бы достигаться деятельностью номадных пернатых хищников (Ims, 1990), а межвидовая – менее мобильными четвероногими миофагами (Korpimäki, 2005). Некоторое подтверждение этой гипотезы получено при наблюдении за динамикой численности мелких грызунов на малых островах (Heikkilä, 1994). Другим доводом в пользу роли хищников можно считать часто отмечаемое у разных видов микромаммалий совпадение фазы депрессии, тогда как фазы пика, часто хаотичны и некоррелированы (Blasius, 1999). По одному из мнений именно хищники вызывают одновременный спад обилия грызунов и землероек, хотя, как мы уже указывали, последние в их рационе занимают довольно скромное место. По нашему мнению, этот факт серьезно противоречит высказанному предположению. Не в пользу роли хищников в синхронизации динамики численности микромаммалий, говорят и результаты оригинального ландшафтного анализа, выполненного в Центральной Швеции (Loman, 2008). Он показал, что именно особенности пейзажа, а не хищники приводят к совпадению или расхождению во времени хода динамики численности мелких грызунов в гетерогенных местообитаниях.

Во-вторых, для объяснения явления синхронии привлекается такой популяционный процесс, как дисперсия или расселение, который мог бы скоррелировать динамику численности локальных популяций. Однако отмечаемый значительный географический масштаб синхронии колебаний численности мелких млекопитающих (более 10 км), указывает на явную недостаточность этого процесса (Bjørnstad, 1999; Angerbjörn, 2001; Krebs, 2002; Sundell, 2004). Как справедливо показывают результаты некоторых работ (например, Пруйт, 1974), этот механизм не смог бы работать на изолированных территориях, хотя пространственная синхронность динамики популяций между материком и островами достоверно зарегистрирована. Гипотезу о роли дисперсии ставит под сомнение и экспериментальное исследование, материалы которого показали, что миграции в популяции полевки-экономки не могут быть фактором пространственной синхронизации динамики, так как у этого вида грызунов отмечается отрицательная зависимость расселения от плотности (Ims, 2005). И наконец, если предположить, что географическая и межвидовая синхронность имеют единую причину, то дисперсия зверьков в пространстве не в силах объяснить сопряженность колебаний численности разных видов мелких млекопитающих.

В-третьих, синхронность колебаний численности микромаммилий могут вызвать погодноклиматические факторы. Экстремальные условия могли бы спровоцировать высокую смертность зверьков, а благоприятные – способствовать росту численности населения. Для объяснения причин синхронности динамики численности микромаммилий настоящая гипотеза наиболее популярна, хотя и достаточно сложна в проверке (Angerbjörn, 2001; Krebs, 2002; Бобрецов, 2006). Однако погодные условия, в таком случае оказывают влияние посредством механизма, названного по имени исследователя, впервые предложившего его (Moran, 1953). «Эффект Морана» предполагает, что если бы у двух популяций была бы одна и та же плотностно-зависимая структура населения, то коррелированные в разных областях независимые от плотности факторы (погода) сделали бы колебания численности синхронными. Действительно, «эффект Морана» лучше, нежели расселение предсказывает синхронность на больших расстояниях, так как климатические факторы обычно действуют на обширных территориях. Показательны в этом отношении результаты исследования по изучению динамики численности оленей карибу и овцебыков на о. Гренландия (Post, 2002). Результаты этой работы показывают, что при наличии значительных расстояний, а также полной физической и экологической изоляции копытных двух видов (тысячи километров льда в центре острова), исключаящей миграции и взаимодействия животных, синхронность изменений численности все же наблюдается.

Как межвидовую, так и пространственную синхронию динамики популяций мелких млекопитающих иногда пытаются объяснить действием иных факторов: качеством или количеством кормов (Tast, 1971; Zub, 2012), эпизоотиями (Fryxell, 1998) и даже межвидовой конкуренцией (Huitu, 2004).

Результаты математического моделирования предсказывают, что сопряженная динамика численности животных без дополнительных манипуляций может быть вызвана одним лишь «эффектом Морана» (Engen, 2005). Тем не менее, считается, что пространственная синхрония динамики популяций - следствие нескольких разных факторов (Ranta, 1995; Huitu, 2005).

Для оценки сопряженности колебаний численности двух видов лесных полевок в различных пунктах СВА применяли непараметрический корреляционный анализ Спирмена. В качестве точек использовали показатели относительной численности в начале репродуктивного периода. По результатам проведенного анализа (Табл. 4.7), статистически значимая связь обнаружена между динамикой численности лесных полевок на Буюнде. В виде тенденции, связь изменений численности красной и красно-серой полевок присутствует на Кулу и Омолоне. В остальных пунктах, коэффициенты корреляции, хотя иногда и принимают положительные значения, но не преодолевают принятый уровень значимости. Тем не менее, визуальная оценка совпадения динамики численности «по фазе» наблюдалась практически во всех пунктах. Толь-

ко в отдельные годы (1981, 1985) на Челомдже фазы пика и депрессии у красной и красно-серой полевков не совпадали, а на Анадыре, после синхронной депрессии в 1987 году, колебания обилия далее изменялись в противофазе (Ямборко, 2010). Кроме того, как мы уже отмечали, высокая степень синхронности изменений численности на Буюнде характерна и для землероек-бурозубок (Ямборко, 2009), а также лесного лемминга, подъемы и спады численности которых, происходили одновременно с лесными полевками.

Таблица 4.7. Оценка синхронности динамики численности красной и красно-серой полевков в различных пунктах СВА

<i>Пункт</i>	<i>n</i>	<i>r_{sp}</i>	<i>p</i>
Снежная Долина	7	0,61	>0,05
Челомджа	11	0,38	>0,05
Кулу	5	0,82	>0,05
Буюнда	9	0,80	<0,01
Омолон	5	0,77	>0,05
Анадырь	5	0,36	>0,05

Примечание: n – число лет исследований.

Для оценки географической синхронности колебаний численности лесных полевков использовались данные учетов, проведенных в одно и то же время в различных пунктах СВА (Рис. 4.11). В период с 1980 по 1990 гг. учеты параллельно проводились на Челомдже и Снежной Долине. Так же в этот отрезок времени попадают данные учетов на Кулу (1981-1985 гг.) и Анадыре (1986-1990 гг.). Расстояние между пунктами варьировало от 220 до 1000 км. Ввиду наличия коротких временных рядов, корреляционный анализ не выявил значимых связей между динамикой численности двух видов лесных полевков в различных пунктах СВА. Однако анализ кривых изменения обилия в трёх наиболее близко расположенных пунктах, позволяет говорить о некотором сходстве колебаний численности локальных популяций красной полевки. Особенно высока синхронность между динамикой населения в период 1982-1985 гг. в приохотских пунктах – Снежной Долине и Челомдже (расстояние 270 км). Непродолжительный промежуток времени учетов численности красной полевки на Кулу, позволяет выделить только синхронную с этими пунктами фазу пика численности в 1984 г., а также общий тренд движения динамики.

Поскольку динамика популяций двух видов синхронна при межвидовом сравнении, в этих трех пунктах отмечено сходство изменений численности и красно-серой полевки.

Не выявлено сходства между динамикой численности лесных полевков на Анадыре. В данном случае расстояния между сравниваемыми популяциями были значительно больше, чем в среднем между приохотскими и колымским пунктами. Впрочем, не были велики и сопоставляемые временные ряды учетов численности лесных полевков. Можно заключить, что межвидовая синхронность динамики численности лесных полевков проявляется в ряде пунктов СВА, но особенно ярко выражена на Буонде. В этом районе с полевками совпадает ход изменений численности и землероек-бурозубок.

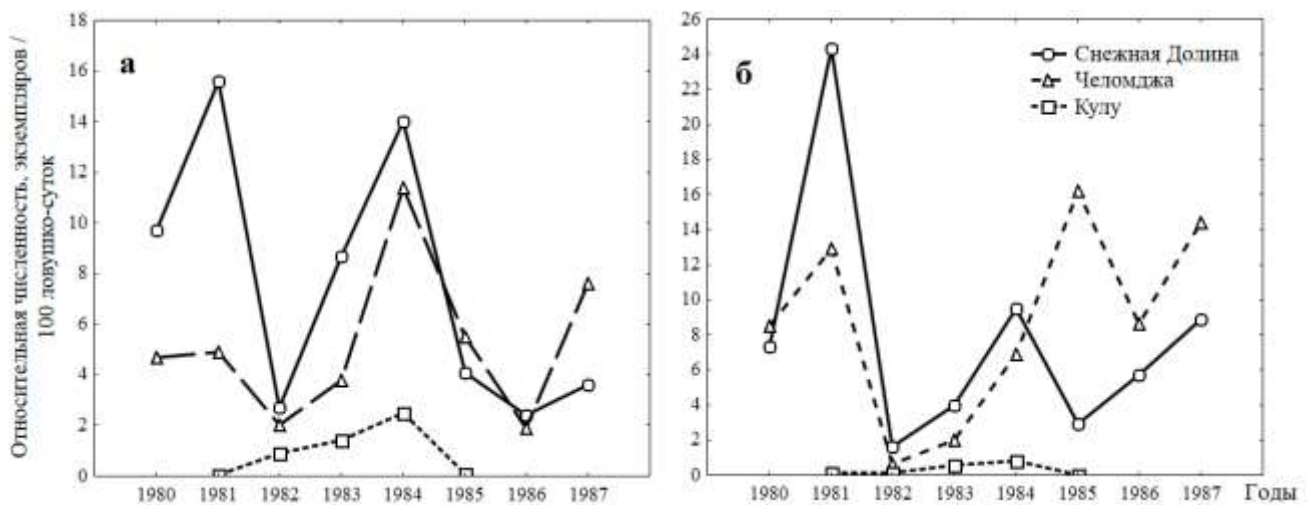


Рисунок 4.11. Динамика численности красной (а) и красно-серой (б) полевков в трех пунктах СВА.

Как мы уже указывали, наиболее многочисленными четвероногими хищниками в СВА насекомоядных зверьков практически не едят. В значительной мере различаются у лесных полевков и землероек-бурозубок и пищевые предпочтения, что исключает прямое влияние кормового фактора на синхроню. Поэтому мы предполагаем, что наиболее вероятной причиной синхронизации динамики популяций разных видов мелких млекопитающих можно считать погодноклиматические факторы. Более того, учитывая, что плотностно-зависимые механизмы регуляции численности достоверно присутствуют у обоих видов лесных полевков на Буонде, то межвидовая синхрония, вероятно, может достигаться посредством «эффекта Морана».

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.
3. В пунктах с более суровыми климатическими условиями у лесных полевок наблюдается сокращение периода размножения, сокращение количества выводков, задержка полового созревания сеголетов, 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 сеголетов обоих видов лесных полевок, в целом, смещено в сторону самцов. В группе половозрелых сеголетов, напротив, преобладают самки. Анализ изменения половой структуры от начала репродуктивного периода к его концу показал, что доля самцов в населении, как в группе перезимовавших зверьков, так и сеголетов 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 на Верхней Колыме (р. Буюнда) демонстрирует 3-летние популяционные циклы. Обнаружена отрицательная связь между рядом репродуктивных параметров и уровнем относительной численности лесных полевок. Проведенная оценка влияния внешних факторов (погода, корма, конкуренция, хищники и пр.) показала, что они не могут выступать в качестве причины циклических колебаний численности.
7. Популяции красной и красно-серой полевок на Верхней Колыме (р. Буюнда) показали высокую степень синхронии многолетней динамики численности, как показателей относительного обилия, так и других популяционно-демографических показателей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алфимов, А.В. Многолетние изменения зимних температур в бассейне Верхней Колымы и их влияние на биоту. Сообщение 2. Изменения температур и условия зимовки полевок рода *Clethrionomys* и берингийского суслика (*Spermophilus parryi*) / А.В. Алфимов, Д.И. Берман, З.А. Жигульская // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2009. – № 2. – С. 68–74.

Амантаева, Р.А. Возрастные изменения плодовитости и эмбриональной смертности у рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus*) / Р.А. Амантаева // Зоол. журн. – 1974. – Т. 53, Вып. 12. – С. 1865–1868.

Ананьина, Н.Л. Особенности питания лесных полевок Уральских гор / Н.Л. Ананьина // Экология горных млекопитающих (информационные материалы). – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982. – С.5–6.

Андреева, Т.А. Экологические предпочтения лесных полевок / Т.А. Андреева, Н.М. Окулова // Экология. – 2009. – № 2. – С. 149–154.

Артемьев, Ю.Т. Географическая, сезонная и биотопическая изменчивость плодовитости и эмбриональной смертности у рыжей полевки / Ю.Т. Артемьев, С.М. Окулова // VIII Всесоюзная зоогеографическая конференция: Тезисы докладов (Ленинград, 6–8 февраля 1985 г.). – М., 1984. – С. 270–271.

Артемьев, Ю.Т. Теория динамики численности, независимая от плотности популяционного населения / Ю.Т. Артемьев // Млекопитающие СССР: Тезисы докладов III съезда Всесоюзного териологического общества (Москва, 1–5 февраля 1982 г.). – Т. 1. – М., 1982. – С. 153–154.

Артемьев, Ю.Т. Теория популяционных циклов / Ю.Т. Артемьев // Микроэволюция. – Вып. 1. – Казань: Казанский филиал АН СССР, 1981. – С.41–63.

Бабушкина, Н.Ф. Некоторые эколого-биохимические особенности красной и красносерой полевок в горах Урала / Н.Ф. Бабушкина, О.Ф. Садыков // Вид и его продуктивность в ареале: Материалы V Всесоюзного совещания (Тбилиси, 10–12 ноября 1988 г.). – Вильнюс, 1988. – С. 5–6.

Багрянцев, В.Н. Роль грызунов и их пространственного распределения в формировании природных очагов иерсиниозов на Чукотке / В.Н. Багрянцев, Ф.Н. Шубин, С.В. Каверзин // Динамика численности грызунов на Дальнем Востоке СССР и их роль в естественных сообществах и агроценозах: Тезисы докладов региональной научной конференции (Владивосток, 17–19 марта 1982 г.). – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. – С. 33.

Балашов, Ю.С. Демография и популяционные модели клещей рода *Ixodes* с многолетними жизненными циклами / Ю.С. Балашов // Паразитология. – 2012. – Т. 46, № 2. – С. 81–90.

Башенина, Н.В. Пути адаптаций мышевидных грызунов / Н.В. Башенина. – М.: Наука, 1977. – 356 с.

Башенина, Н.В. Территориальные взаимоотношения красной и красно-серой полевков на площадках мечения в зависимости от плотности населения / Н.В. Башенина, М.Е. Рыхликова // Вид и его продуктивность в ареале: Материалы IV Всесоюзного совещания (Свердловск, 3–7 апреля 1984 г.). Ч. I. – Млекопитающие (насекомоядные, грызуны). – Свердловск, 1984. С. 7–8.

Башенина, Н.В. Экология обыкновенной полевки и некоторые черты ее географической изменчивости / Н.В. Башенина. – М.: Изд-во МГУ, 1962. – 310 с.

Бекишбеков, Э.З. Распределение красной полевки по биотопам Центрального Казахстана / Э.З. Бекишбеков, А.Б. Бекенов, А.Б. Бигалиев // Известия АН КазССР. – Серия биол. – 1988. – № 5 (149). – С. 88–90.

Беляев, В.Г. К вопросу о формировании фауны грызунов населенных пунктов Магаданской области / В.Г. Беляев, В.В. Барковская // Известия Иркутского гос. н.-и. противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока. – 1967б. – Т. 27. – С. 38–41.

Беляев, В.Г. К фауне эктопаразитов Магаданской области / В.Г. Беляев // Доклады Иркутского противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока. – 1963. – Вып. 6. – С. 180–185.

Беляев, В.Г. О северных границах распространения некоторых групп эктопаразитов на Дальнем Востоке / В.Г. Беляев // Тезисы докладов Итоговой научной конференции Владивостокского института эпидемиологии. – Владивосток, 1965. – С. 47–48.

Беляев, В.Г. Различные типы многолетней динамики численности иксодовых клещей Дальнего Востока как отражение их экологических особенностей / В.Г. Беляев, Р.Х. Кугушева // Тезисы докладов I Акарологического совещания. – М.-Л.: Наука, 1966. – С. 30–31.

Беляев, В.Г. Северная пищуха (*Ochotona alpina* Pallas) в Магаданской области / В.Г. Беляев // Известия Иркутского гос. н.-и. противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока. – 1967а. – Т. 27. – С. 60–68.

Бененсон, И.Е. Зависимость демографических параметров популяции от плотности как возможная причина колебаний численности популяций полевков (результаты имитационного моделирования) / И.Е. Бененсон, О.А. Жигальский // Экология. – 1982. – № 3. – С. 56–62.

Бердюгин, К.И. Некоторые аспекты экологии красно-серой полевки в связи с ее биотопическим распределением в пределах ареала / К.И. Бердюгин // Популяционная экология и морфология млекопитающих: Сб. статей. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984. – С. 87–102.

Бобрецов, А.В. Динамика популяций лесных полевков на Европейском Севере / А.В. Бобрецов, И.Ф. Куприянова // Экология. – 2002. – № 3. – С.220–227.

Бобрецов, А.В. Динамика численности красной полевки (*Clethrionomys rutilus*, Rodentia) в Северном Предуралье за полувековой период / А.В. Бобрецов // Зоол. журн. 2009. – Т. 88, № 9. – С. 1115–1126.

Бобрецов, А.В. Особенности динамики численности мелких млекопитающих на Европейском Севере / А.В. Бобрецов, И.Ф. Куприянова // Популяционная экология животных: Материалы Международной конференции «Проблемы популяционной экологии животных», посвященной памяти академика И.А. Шилова (Томск, 19–22 сентября 2006 г.). – Томск, 2006. – С. 78.

Бобрецов, А.В. Особенности размножения красной полевки (*Myodes rutilus*) в разных ландшафтных районах Печоро-Илычского заповедника / А.В. Бобрецов // Экология, эволюция и систематика животных: Материалы Международной научно-практической конференции (Рязань, 13–16 ноября 2012 г.). – Рязань: НП «Голос губернии», 2012. – С. 195–196.

Бойко, Н.С. Популяционно-демографические процессы во флуктуирующей популяции красно-серой полевки на побережье Белого моря / Н.С. Бойко, А.В. Истомин // Экология популяций: Тезисы докладов Всесоюзного совещания (Новосибирск, 4–6 октября 1988 г.). – Ч. II. – М.: АН СССР, 1988. – С. 61–63.

Бойков, В.Н. Особенности размножения красной полевки в лесотундре Приобья / В.Н. Бойков, Ф.И. Бойкова // Продуктивность биогеоценозов Субарктики: Материалы симпозиума по изучению, рациональному использованию и охране воспроизводимых природных ресурсов Крайнего Севера СССР. – Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1970. – С. 122–124.

Большаков, В.Н. Закономерности индивидуальной и географической изменчивости полевков рода *Clethrionomys*: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Большаков Владимир Николаевич. – Свердловск, 1962. – 27 с.

Большаков, В.Н. Половая структура популяций и ее динамика / В.Н. Большаков, Б.С. Кубанцев. – М.: Наука, 1984. – 233 с.

Большаков, В.Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям / В.Н. Большаков. – М.: Наука, 1972. – 200 с.

Большакова, Н.П. Эколого-физиологические и этологические характеристики популяций лесных полевков (р. *Clethrionomys*) при совместном обитании: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.04 / Большакова Наталия Павловна. – Томск, 2010. – 21 с.

Боровиков, В.П. STATISTICA. Искусство анализа данных на компьютере: для профессионалов: 2-е изд. / В.П. Боровиков. – СПб: Питер, 2003. – 688 с.

Бромлей, Г.Ф. Взаимосвязи лесных грызунов с кедром корейским в лесах среднего и южного Сихотэ-Алиня / Г.Ф.Бромлей, В.А. Костенко // Мелкие млекопитающие Приамурья и Приморья. – Владивосток: Дальневосточный филиал СО АН СССР, 1970. – С. 5–65.

Бубнов, М.А. Интенсивность размножения птиц в связи с размножением грызунов / М.А. Бубнов // Зоол. журн. – 1956. – Т. 36, Вып. 7. – С. 1095.

Буйдалина, Ф.Р. Размножение красной полевки среднетаежного Зауралья / Ф.Р. Буйдалина // Проблемы охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках лесной зоны: Тезисы докладов Всесоюзного совещания (Березинский заповедник, 23–25 сентября 1986 г.). – Москва, 1986. – С. 36–38.

Бурделов, А.С. О некоторых закономерностях резорбции эмбрионов у грызунов / А.С. Бурделов, В.Л. Шевченко // IV съезд Всесоюзного териологического общества: Тезисы докладов (Москва, 27–31 января 1986 г.). – Т. 1. – Москва, 1986. – С. 173.

Вартапетов, Л.Г. Сообщества мелких млекопитающих таежных междуречий Западной Сибири / Л.Г. Вартапетов // Размещение и численность позвоночных Сибири. – Новосибирск: Наука, 1982. – С. 237–253.

Волков, С.В. Влияние обилия мелких млекопитающих на выбор местообитаний и динамику численности ушастой (*Asio otus*) и болотной (*Asio flammeus*) сов / С.В. Волков, А.В. Шариков, В.Б. Басова, О.С. Гринченко // Зоол. журн. – 2009. – Т. 88, № 10. – С. 1248–1257.

Вольперт, Я.Л. Ландшафтная приуроченность лесных полевков на северо-востоке Якутии / Я.Л. Вольперт // Вид и его продуктивность в ареале: Материалы V Всесоюзного совещания (Тбилиси, 10–12 ноября 1988 г.). – Вильнюс, 1988. – С. 16–17.

Вольперт, Я.Л. Мелкие млекопитающие северо-востока Сибири / Я.Л. Вольперт, Е.Г. Шадрина. – Новосибирск: Наука, 2002. – 246 с.

Воронцов, Н.Н. О запасании корма полевкой *Clethrionomys rutilus* Pallas / Н.Н. Воронцов // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1956. – Т. 66, Вып. 4. – С. 82–83.

Галанин, А.В. Флора и ландшафтно-экологическая структура растительного покрова / А.В. Галанин. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. – 272 с.

Галушко, В.Н. Особенности размножения красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.) в Омской области в последней четверти XX века / В.Н. Галушко, Г.Н. Сидоров, Н.Г. Корсаков // Итоги и перспективы развития териологии Сибири: Материалы I научной конференции (Иркутск, 24–26 мая 2001 г.). – Иркутск, 2001. – С. 72–77.

Галушко, В.Н. Структура населения мышевидных грызунов на разных фазах динамики численности красной полевки в лесных, лесостепных и степных ландшафтах Омской области / В.Н. Галушко, Г.Н. Сидоров, А.В. Вахрушев, Н.Г. Корсаков // Териологические исследования. –

Вып. I. – СПб, 2002. – С. 76–81.

Гашев, С.Н. Динамика численности мелких млекопитающих и особенности ее прогнозирования в экологическом мониторинге / С.Н. Гашев // Вестник Тюменского государственного университета. – 2013. – № 12. – С. 140-150.

Гашев, С.Н. Особенности динамики численности лесных полевок в таежной зоне Западной Сибири / С.Н. Гашев, О.А. Хританько // Популяционная экология животных: Материалы Международной конференции «Проблемы популяционной экологии животных», посвященной памяти академика И.А. Шилова (Томск, 19–22 сентября 2006 г.). – Томск, 2006. – С. 81–83.

Геологические и экологические прогнозы / Т.Г. Рященко, Л.М. Мамонтова, Г.П. Панова и др. – Новосибирск: Наука, 1984. – 217 с.

Гиляров, А.М. Популяционная экология: учебное пособие / А.М. Гиляров. – М.: Изд-во МГУ, 1990. – 191 с.

Голикова, В.Л. Географические изменения уровня и динамики численности лесных мышевидных грызунов в европейской части СССР / В.Л. Голикова, Н.И. Ларина // Фауна и экология грызунов. – Вып. 8. – М.: Изд-во МГУ, 1967. – С. 28–43.

Гусева, Т.Л. Флуктуирующая асимметрия: влияние на выживание особей / Т.Л. Гусева // Экология, эволюция и систематика животных: Материалы Международной научно-практической конференции (Рязань, 13–16 ноября 2012 г.). – Рязань: НП «Голос губернии», 2012. – С. 236–237.

Данченко, М.Е. О локализации *Ixodes angustus* (Acarina, Ixodidae) на теле хозяина / М.Е. Данченко, Д.А. Козловская, А.В. Ямборко // Российский паразитологический журнал. – 2015. – № 1. – С. 29-34.

Девяткин, Г.В. Материалы по питанию соболя (*Martes Zibellina* L.) на Северо-Востоке Сибири / Г.В. Девяткин // Фауна и экология промысловых зверей Северо-Востока Сибири: Биологические проблемы Севера. – Владивосток: Дальнаука, 1993. – С. 76–85.

Дидорчук, М.В. Динамика численности и структура населения мелких млекопитающих Рязанской Мещеры / М.В. Дидорчук // Зоол. журн. – 2009. – Т. 88, № 1. – С. 78–91.

Дмитриева, Н.Г. Изменчивость величины выводка горных популяций красной (*Clethrionomys rutilus* Pall.) и красно-серой (*Cl. rufocanus* Sundev.) полевок / Н.Г. Дмитриева // Биопродуктивность и биоценотические связи наземных позвоночных юго-востока Западной Сибири: сб. статей. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 1989. – С. 122–132.

Добринский, Н.Л. Сроки окончания репродукции лесных полевок в связи с климатическими факторами после массового вывала леса на Среднем Урале / Н.Л. Добринский // Экология. – 2011. – № 5. – С. 395–397.

Добринский, Н.Л. Экспериментальное изучение роли кормового фактора в формировании структуры населения и динамике численности полевков рода *Clethrionomys*: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Добринский Николай Львович. – Свердловск, 1990. – 28 с.

Добринский, Н.Л. Элементарная хорологическая структура видового населения на примере полевков / Н.Л. Добринский // Экология. – 2010. – № 3. – С. 212–218.

Добротворский, А.К. Эндо- и эктопаразиты как факторы изменчивости реакций гуморального иммунитета красных полевков (*Clethrionomys rutilus*) в природной популяции / А.К. Добротворский, М.П. Мошкин, А.И. Чечулин, В.В. Панов, В.В. Мак // Паразитология. – 1998. – Т. 32, № 4. – С. 289-299.

Докучаев, Н.Е. Бурозубки (*Sorex, Insectivora*) Сеймчано-Буяндинской впадины / Н.Е. Докучаев, А.Н. Лазуткин, А.В. Ямборко, А.Ф. Чернявский // Геология, география и биологическое разнообразие Северо-Востока России: Материалы Дальневосточной региональной конференции, посвященной памяти А.П. Васьяковского и в честь его 95-летия (Магадан, 28–30 ноября 2006 г.). – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2006. – С. 338-340.

Докучаев, Н.Е. Запасание семян лиственницы красной полевкой (*Clethrionomys rutilus*) / Н.Е. Докучаев // Зоол. журн. – 2013а. – Т. 92, № 10. – С. 1293–1295.

Докучаев, Н.Е. Запасливые полевки / Н.Е. Докучаев // Природа. – 2012. – № 8. – С. 63–66.

Докучаев, Н.Е. О лихенофагии красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) / Н.Е. Докучаев // Зоол. журн. – 2009. – Т. 88, № 8. – С. 1013–1016.

Докучаев, Н.Е. Об использовании топонимов «Приохотье», «Охотоморье» и «Охотия» / Н.Е. Докучаев // Вестник ДВО РАН. – 2013б. – № 2(168). – С. 131–135.

Докучаев, Н.Е. Обнаружение таежного клеща – *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 (Parasitiformes, ixodidae) в Магаданской области / Н.Е. Докучаев // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2015. – №1. – С. 123–125.

Докучаев, Н.Е. Потребление семян лиственницы мелкими млекопитающими в Магаданской области / Н.Е. Докучаев // Динамика численности грызунов на Дальнем Востоке СССР и их роль в экосистемах: Тезисы докладов III Региональной научной конференции (Хабаровск, март 1988 г.). – Владивосток: ДВО АН СССР, 1988а. – С. 42-43.

Докучаев, Н.Е. Способ выявления семян хвойных растений в содержимом желудка животных / Н.Е. Докучаев // Авторское свидетельство на изобретение № 1465742 от 15 ноября 1988 г. – 1988б.

Докучаев, Н.Е. Экология бурозубок Северо-Восточной Азии / Н.Е. Докучаев. – М.: Наука, 1990. – 160 с.

Домнич, И.Ф. Гельминтофауна наземных млекопитающих Магаданской области (фауна,

жизненные циклы, экология): автореф. дис. ... канд. биол. наук / Домнич Инна Федоровна. – М., 1985. – 16 с.

Доржиев, Ц.З. Сравнительная экология размножения красно-серой и красной полевки в бассейне оз. Байкал / Ц.З. Доржиев, И.А. Телешева // Вестник Бурятского государственного университета. – 2013. – № 4. – С. 99-108.

Дорогой, И.В. Воздействие пернатых хищников на популяции тундровых леммингов Колымской низменности / И.В. Дорогой // Фауна и экология млекопитающих Северо-Востока Сибири. – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 1995. – С. 106–116.

Дубинин, Е.А. О половом диморфизме в зимнем питании соболя (*Martes zibellina* L.) / Е.А. Дубинин // Экология. – 2010. – № 3. – С. 207–211.

Дубинин, Е.А. Питание горностая в Магаданской области / Е.А. Дубинин // Сиб. экол. журн. – 2012. – № 1. – С. 149–155.

Дымин, В.А. Динамика численности мышевидных грызунов Верхнего Приамурья / В.А. Дымин // Размножение и численность грызунов на Дальнем Востоке. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. – С. 27–44.

Европейская рыжая полевка / Под ред. Н.В. Башениной. – М.: Наука, 1981. – 352 с.

Евсиков, В.И. Динамика и гомеостаз природных популяций животных / В.И. Евсиков, М.П. Мошкин // Сиб. экол. журн. – 1994. – № 4. – С. 331–346.

Евсиков, В.И. Популяционная экология водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в Западной Сибири. Сообщение 1. Репродуктивная способность самок, полиморфных по окраске шерстного покрова, на разных фазах динамики численности популяции / В.И. Евсиков, Г.Г. Назарова, В.Г. Рогов // Сиб. экол. журн. – 1999. – № 1. – С. 59–68.

Евсиков, В.И. Эволюционная экология плодовитости животных: 50 лет изучения размножения как связующего звена поколений млекопитающих / В.И. Евсиков, М.А. Потапов // Вавилов. журн. генетики и селекции. – 2011. – Т. 15, № 1. – С. 7–21.

Ердаков, Л.Н. Количественная оценка верности местообитанию / Л.Н. Ердаков, В.М. Ефимов, Ю.К. Галактионов, В.Е. Сергеев // Экология. – 1978. – № 3. – С. 105–107.

Ердаков, Л.Н. Количественная оценка популяционной цикличности у животных / Л.Н. Ердаков, В.В. Савичев, О.Н. Чернышова // Журн. общ. биол. – 1990. – Т. 51, № 5. – С. 661–668.

Ердаков, Л.Н. Циклические изменения численности лесных полевки в Барабе / Л.Н. Ердаков, В.В. Панов // Экология. – 1987. – № 3. – С. 36–40.

Жигальский, О.А. Анализ популяционной динамики мелких млекопитающих / О.А. Жигальский // Зоол. журн. – 2002. – Т. 81, № 9. – С. 1078–1106.

Жигальский, О.А. Взаимоотношения двух видов лесных полевки Западного Саяна / О.А.

Жигальский, Р.Л. Наумов, Е.Н. Жарикова // Экология. – 1987а. – № 3. – С. 47–52.

Жигальский, О.А. Высотное распределение и динамика демографических показателей красно-серой полевки в Западном Саяне / О.А. Жигальский, Р.Л. Наумов, Е.Н. Жарикова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1987б. – Т. 92, Вып. 4. – С. 3–12.

Жигальский, О.А. Демографическая и пространственная структура населения красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) в гетерогенных местообитаниях: сопряженный экологический анализ / О.А. Жигальский, О.Р. Белан // Зоол. журн. – 2006. – Т. 85, № 6. – С. 747–759.

Жигальский, О.А. Динамика численности и высотное распределение *Clethrionomys rutilus* (Rodentia, Cricetidae) в Западном Саяне / О.А. Жигальский, Р.Л. Наумов, Е.Н. Жарикова // Зоол. журн. – 1986. – Т. 65, Вып. 7. – С. 1072–1080.

Жигальский, О.А. Динамика численности и структуры населения рыжей полевки (*Myodes (Clethrionomys) glareolus*) при зимнем и весеннем начале размножения / О.А. Жигальский // Зоол. журн. – 2012. – Т. 91, № 5. – С. 619–628.

Жигальский, О.А. Исследования миграционной активности популяций полевок Ирмельского горного массива / О.А. Жигальский, О.Р. Белан // Экология. – 1995. – № 1. – С. 76–80.

Жигальский, О.А. Механизмы динамики популяций мелких млекопитающих: автореф. дис. ... доктора биологических наук: 03.00.16. / Жигальский Олег Антонович. – Свердловск, 1989. – 51 с.

Жигальский, О.А. Популяционные циклы европейской рыжей полевки в оптимуме ареала / О.А. Жигальский, И.А. Кшнясев // Экология. – 2000. – № 5. – С. 376–383.

Жигальский, О.А. Пространственно-временные взаимоотношения трёх симпатрических видов полевок (Mammalia: Rodentia) на Южном Урале / О.А. Жигальский // Журн. общ. биол. – 2007. – Т. 68, № 6. – С. 468–478.

Жигальский, О.А. Структура популяционных циклов рыжей полевки (*Myodes glareolus*) в центре и на периферии ареала / О.А. Жигальский // Изв. РАН. Сер. биол. – 2011. – № 6. – С. 733–746.

Жигальский, О.А. Структура популяционных циклов рыжей полевки / О.А. Жигальский, И.А. Кшнясев // Доклады АН. – 1999. – Т. 369, № 2. – С. 281–282.

Захаров, В.М. Изменение климата и популяционная динамика: возможные последствия (на примере мелких млекопитающих в Центральной Сибири) / В.М. Захаров, Б.И. Шефтель, С.Г. Дмитриев // Усп. совр. биол. – 2011. – Т. 131, № 5. – С. 435–439.

Захаров, В.М. Нарушение стабильности развития на фазе пика численности в популяциях млекопитающих / В.М. Захаров, Б.И. Шефтель, Д.Ю. Александров // Доклады АН СССР. – 1984. – Т. 275, № 3. – С. 761–764.

Захаров, В.М. Онтогенез и популяция: оценка стабильности развития в природных популяциях / В.М. Захаров, Н.П. Жданова, Е.Ф. Кирик, Ф.Н. Шкиль // Онтогенез. – 2001. – Т. 32, № 6. – С. 404–421.

Ивантер, Э.В. Адаптивные особенности мелких млекопитающих: эколого-морфологические и физиологические аспекты / Э.В. Ивантер, Т.В. Ивантер, И.Л. Туманов. – Л.: Наука, 1985. – 318 с.

Ивантер, Э.В. Географическая изменчивость динамики численности рыжей полевки в пределах ареала / Э.В. Ивантер // Механизмы регуляции численности леммингов и полевок на Крайнем Севере. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. – С. 55–60.

Ивантер, Э.В. К популяционной организации политипического вида (на примере рыжей полевки – *Clethrionomys glareolus* Shreb.) / Э.В. Ивантер // Экология. Экспериментальная генетика и физиология (Тр. Карельского научного центра РАН). – Вып. 11. – Петрозаводск, 2007. – С. 37–64.

Ивантер, Э.В. Опыт популяционного анализа механизмов динамики численности рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на северном пределе ареала / Э.В. Ивантер, О.А. Жигальский // Зоол. журн. – 2000. – Т. 79, № 8. – С. 976–989.

Ивантер, Э.В. Основные закономерности и факторы динамики численности мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР / Э.В. Ивантер // Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. – Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1976. – С. 95–112.

Ивантер, Э.В. Периферические популяции политипического вида и их роль в эволюционном процессе / Э.В. Ивантер // Принципы экологии. – 2012. – Т. 1, № 2. – С. 71–75.

Ивантер, Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР / Э.В. Ивантер. – Л.: Наука, 1975. – 246 с.

Ивантер, Э.В. Популяционные факторы динамики численности рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на северном пределе ареала / Э.В. Ивантер // Биогеография Карелии (Тр. Карельского научного центра РАН). – Вып. 7. – Петрозаводск, 2005. – С. 48–63.

Ивантер, Э.В. Экология темной полевки (*Microtus agrestis* L.) в коренных и антропогенных ландшафтах Восточной Фенноскандии / Э.В. Ивантер, Ю.П. Курхинен, А.В. Соколов // Экология. – 2013. – № 3. – С. 189–196.

Игнатенко, И.В. Запасы и структура растительной массы в горных ландшафтах Северного Охотоморья / И.В. Игнатенко, И.И. Котляров, А.А. Пугачев // Биологический круговорот в тундролесьях юга Магаданской области. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979. – С. 16–27.

Каверзин, С.В. Динамика численности и биотопическое распределение грызунов в бас-

сейне среднего течения реки Анадырь / С.В. Каверзин, Ф.Н. Шубин // Размножение и численность грызунов на Дальнем Востоке. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. – С. 51–56.

Калабухов, Н.И. Основные закономерности динамики популяций млекопитающих и птиц / Н.И. Калабухов // Усп. совр. биол. – 1937. – Т. 7, № 3. – С. 505–531.

Калинин, А.А. Оседлая и нерезидентная составляющая численности массовых видов мелких млекопитающих по данным учета на линиях живоловок / А.А. Калинин // Зоол. журн. – 2012. – Т. 91, № 6. – С. 759–768.

Каппер, В.Г. Об организации ежегодных систематических наблюдений за плодоношением древесных пород / В.Г. Каппер // Труды по лесному опытному делу. – 1930. – Вып. 8. – С. 103–139.

Карасева, Е.В. Некоторые особенности развития эпизоотии лептоспироза у полевок-экономок, изученные методом мечения зверьков / Е.В. Карасева // Зоол. журн. – 1956. – Т. 35, Вып. 9. – С. 1384–1390.

Карасева, Е.В. Особенности размножения, смертности и динамики возрастного состава в популяции полевых мышей (*Apodemus agrarius* Pall.) Терско-Кумской низменности / Е.В. Карасева // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2008. – Т. 113, Вып. 4. – С. 3–10.

Катаев, Г.Д. 75-летний мониторинг численности мелких млекопитающих на Кольском полуострове / Г.Д. Катаев // Экология. – 2012. – № 5. – С. 383–385.

Катаев, Г.Д. Межвидовая территориальность лесных полевок (*Clethrionomys*, *Cricetidae*) в горных условиях северной тайги / Г.Д. Катаев // Популяционная экология животных: Материалы Международной конференции «Проблемы популяционной экологии животных», посвященной памяти академика И.А. Шилова (Томск, 19–22 сентября 2006 г.). – Томск, 2006. – С. 131–132.

Катаев, Г.Д. Межгодовая динамика и цикличность популяций лесных полевок и леммингов на Кольском Севере / Г.Д. Катаев // Современное состояние и пути развития популяционной биологии: Материалы X Всероссийского популяционного семинара (Ижевск, 17–22 ноября 2008 г.). – Ижевск, 2008. – С. 146–148.

Катаев, Г.Д. Норвежский лемминг *Lemmus lemmus* L., 1758 и глобальное потепление / Г.Д. Катаев, Н.М. Окулова // Доклады АН. – 2010. – Т. 435, № 5. – С. 711–713.

Катин, И.О. Динамика популяций дальневосточной полевки в условиях островной изоляции / И.О. Катин // Териологические исследования на юге Дальнего Востока. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. – С. 89–99.

Клюкин, И.К. Климат / И.К. Клюкин // Север Дальнего Востока. – М.: Наука, 1970. – 487 с.

Колчева, Н.Е. Динамика численности грызунов в пойменных биоценозах / Н.Е. Колчева // Итоги и перспективы развития териологии Сибири: Материалы I научной конференции (Иркутск, 24–26 мая 2011 г.). – Иркутск, 2001. – С. 106–110.

Короленко, Г.Е. Некоторые особенности территориального поведения красной полевки *Clethrionomys rutilus* Pall. на Северо-Востоке Сибири / Г.Е. Короленко // Экология полевков и землероек на Северо-Востоке Сибири. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979а. – С. 70–76.

Короленко, Т.И. О питании красной полевки в горнотаежных редколесьях северо-востока Сибири / Т.И. Короленко, Г.Е. Короленко // Экология полевков и землероек на Северо-Востоке Сибири. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979б. – С. 77–85.

Коросов, А.В. Динамика численности и структура популяций лесных полевков Южного Прибайкалья / А.В. Коросов // Итоги и перспективы развития териологии Сибири: Материалы I научной конференции (Иркутск, 24–26 мая 2011 г.). – Иркутск, 2001. – С. 121–127.

Костенко, В.А. Грызуны (Rodentia) Дальнего Востока России / В.А. Костенко. – Владивосток: Дальнаука, 2000. – 210 с.

Костенко, В.А. Закономерности биотопического размещения и распределения грызунов на Дальнем Востоке / В.А. Костенко // Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР (Тр. Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР). – Владивосток, 1976. – Т. 37 (140). – С. 3–62.

Кошкина, Т.В. Взаимоотношения близких видов мелких грызунов и регуляция их численности / Т.В. Кошкина // Фауна и экология грызунов. – Вып. 8. – М.: Изд-во МГУ, 1966б. – С. 5–27.

Кошкина, Т.В. Межвидовая конкуренция у грызунов / Т.В. Кошкина // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1971. – Т. 76, Вып. 1. – С. 50–62.

Кошкина, Т.В. Метод определения возраста рыжих полевков и опыт его применения / Т.В. Кошкина // Зоол. журн. – 1955. – Т. 34, Вып. 33. – С. 631–639.

Кошкина, Т.В. О периодических изменениях численности полевков на Кольском полуострове / Т.В. Кошкина // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1966а. – Т. 71, Вып. 3. – С. 14–26.

Кошкина, Т.В. Плотность популяции и ее значение в регуляции численности красной полевки / Т.В. Кошкина // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1965. – Т. 70, Вып. 1. – С. 5–19.

Кошкина, Т.В. Регуляторные адаптации в популяциях красной полевки в оптимуме ареала / Т.В. Кошкина, Ю.С. Коротков // Фауна и экология грызунов. – Вып. 12. – М.: Изд-во МГУ, 1975. – С. 5–61.

Кошкина, Т.В. Сравнительная экология рыжих полевков в северной тайге / Т.В. Кошкина // Фауна и экология грызунов. – Вып. 5. – М.: Изд-во МГУ, 1957. – С. 3–65.

Кошкина, Т.В. Характеристика популяционных циклов мелких грызунов Субарктики (на примере полевков и леммингов Кольского полуострова) / Т.В. Кошкина // Механизмы регуляции численности леммингов и полевков на Крайнем Севере. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. – С. 77–81.

Кравченко, Л.Б. Поведенческие и физиологические особенности трех видов лесных полевков (*Clethrionomys*, Rodentia, Cricetidae) в связи с пространственной структурой их популяций / Л.Б. Кравченко, Н.С. Москвитина // Зоол. журн. – 2008. – Т. 87, № 12. – С. 1509–1517.

Кравченко, Л.Б. Половое созревание и возрастная динамика кортикостерона у двух видов лесных полевков (*Clethrionomys*, Rodentia, Cricetidae) в экспериментальных условиях / Л.Б. Кравченко, Е.Л. Завьялов, Н.С. Москвитина // Зоол. журн. – 2011. – Т. 90, № 12. – С. 1522–1529.

Кривошеев, В.Г. Биофаунистические материалы по мелким млекопитающим тайги Колымской низменности / В.Г. Кривошеев // Исследования по экологии, динамике численности и болезням млекопитающих Якутии. – М.: Наука, 1964. – С. 175–236.

Кривошеев, В.Г. Материалы по фауне и экологии мелких млекопитающих бассейна р. Яны / В.Г. Кривошеев, М.В. Попов // Материалы по биологии и динамике численности мелких млекопитающих Якутии. – Якутск, 1968. – С. 120–144.

Кривошеев, В.Г. Мелкие растительноядные млекопитающие верховий Анадыря: численность в 1987 г. и ее прогноз на 1988 г. / В.Г. Кривошеев, Н.В. Кривошеева // Численность грызунов на Дальнем Востоке СССР в 1987 г. и ее прогноз на 1988 г. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1988а. – С. 59–62.

Кривошеев, В.Г. Механизмы физической терморегуляции сибирского лемминга и субарктических популяций красной полевки и полевки-экономки / В.Г. Кривошеев, А.А. Варич, Н.Д. Уманцева, В.П. Кривошеева // Материалы по экологии мелких млекопитающих Субарктики. – Новосибирск: Наука, 1975. – С. 119–144.

Кривошеев, В.Г. О территориальности красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.) в Чаунской тундре Западной Чукотки / В.Г. Кривошеев, Н.Л. Добринский // Экология. – 1984. – № 1. – С. 46–51.

Кривошеев, В.Г. Полиморфизм и динамика численности красной полевки на Западной Чукотке / В.Г. Кривошеев, Н.Д. Уманцева, В.П. Кривошеева, А.А. Цветкова // Механизмы регуляции численности леммингов и полевков на крайнем Севере. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. – С. 81–86.

Кривошеев, В.Г. Проблемы популяционной регуляции леммингов и полевков на Севере Дальнего Востока / В.Г. Кривошеев // Динамика численности грызунов на Дальнем Востоке СССР и их роль в естественных сообществах и агроценозах: Тезисы докладов региональной

научной конференции (Владивосток, 17–19 марта 1982 г.). – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. – С. 5.

Кривошеев, В.Г. Пространственная структура и устойчивость популяций лемминговидной и красной полевки / В.Г. Кривошеев // Экология популяций: Тезисы докладов Всесоюзного совещания (Новосибирск, 4–6 октября 1988 г.). – Ч. 1. – М., 1988б. – С. 37–38.

Кривошеев, В.Г. Пространственная структура населения мышевидных млекопитающих горного таежно-тундрового ландшафта Чукотки / В.Г. Кривошеев, Н.В. Кривошеева // Фауна и экология млекопитающих Северо-Востока Сибири (Биологические проблемы Севера). – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 1995. – С. 44–61.

Кривошеев, В.Г. Трофические связи мелких растительноядных млекопитающих горного ландшафта Северо-Восточной Сибири / В.Г. Кривошеев, Н.В. Кривошеева // Комплексные экологические исследования на стационаре «Контакт» (Биологические проблемы Севера). – Владивосток: Дальнаука, 1993. – С. 251–270.

Кривошеев, В.Г. Факторы регуляции численности мышевидных грызунов и хищных млекопитающих тайги Колымской низменности / В.Г. Кривошеев // Экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири. – М.: Наука, 1981а. – С. 61–82.

Кривошеев, В.Г. Численность леммингов и полевки в равнинной тундре Чаунской низменности Западной Чукотки / В.Г. Кривошеев, А.А. Цветкова // Численность грызунов на Дальнем Востоке СССР в 1980 г. и ее прогноз на 1981 г. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981б. – С. 8–9.

Кривошеев, В.Г. Численность мелких растительноядных млекопитающих в бассейне верхнего течения р. Анадырь в 1986 г. и ее прогноз на 1987 г. / В.Г. Кривошеев, Н.С. Проскурина // Численность грызунов на Дальнем Востоке СССР в 1986 г. и ее прогноз на 1987 г. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1987. – С. 60–63.

Кривошеев, В.Г. Экологическая структура сообществ мелких грызунов и зайцеобразных в горных ландшафтах верховий Колымы / В.Г. Кривошеев, Л.И. Гутин // Экология млекопитающих тундры и редколесья Северо-Востока Сибири. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. – С. 30–43.

Кривошеев, В.Г. Эпигенетический полиморфизм популяций и динамика численности красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) на Чукотке / В.Г. Кривошеев, Н.Д. Уманцева, В.П. Кривошеева, А.А. Цветкова // Размножение и численность грызунов на Дальнем Востоке. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981в. – С. 5–26.

Кривошеева, Н.В. Мелкие растительноядные млекопитающие бассейна Анадыря: численность в 1989 г. и ее прогноз на 1990 г. / Н.В. Кривошеева // Численность грызунов на Даль-

нем Востоке СССР в 1989 г. и ее прогноз на 1990 г. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1990. – С. 59–61.

Кривошеева, Н.В. Мелкие растительноядные млекопитающие бассейна Анадыря: численность в 1988 г. и ее прогноз на 1989 г. / Н.В. Кривошеева, Т.А. Эсаулова, А.Ф. Иванив, В.Г. Кривошеев // Численность грызунов на Дальнем Востоке СССР в 1988 г. и ее прогноз на 1989 г. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1989. – С. 52–55.

Кривошеева, Н.В. Мелкие растительноядные млекопитающие бассейна верхнего течения р. Анадырь: численность в 1990 г. и ее прогноз на 1991 г. / Н.В. Кривошеева // Численность грызунов на Дальнем Востоке СССР в 1990 г. и ее прогноз на 1991 г. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1991. – С. 56–59.

Кривошеева, Н.В. О подвижности полевков горно-таежного ландшафта / Н.В. Кривошеева, В.Г. Кривошеев, А.Ф. Иванив // Экология. – 1993. – № 4. – С. 53–61.

Кривошеева, Н.В. Территориальность трех видов полевков (*Microtinae*, *Rodentia*) лесного пояса Анадырского плоскогорья в Центральной Чукотке / Н.В. Кривошеева // Зоол. журн. – 1995. – Т. 47, № 2. – С. 120–129.

Кряжимский, Ф.В. Возрастная структура популяции полевков-экономок на разных фазах динамики их численности / Ф.В. Кряжимский // Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий: Сб. статей. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982. – С. 3–8.

Кубанцев, Б.С. Плотность популяции и динамика полового состава у млекопитающих / Б.С. Кубанцев, В.Н. Дьяконов, Т.И. Рыбакова // Экология. – 1970. – № 3. – С. 49–57.

Кудряшова, Л.М. Подснежное размножение рыжей полевки в пойменных дубравах Окского заповедника зимой 1967/68 гг. / Л.М. Кудряшова // Экология. – 1971. – Вып. 2. – С. 84–87.

Куприянова, И.Ф. Особенности размножения мелких млекопитающих в средней тайге севера европейской части СССР / И.Ф. Куприянова, С.П. Наумов // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1986. – Т. 91, Вып. 5. – С. 17–29.

Курышев, С.В. Данные по демографии флуктуирующих популяций красной и красносерой полевков / С.В. Курышев // Экология млекопитающих тундры и редколесья Северо-Востока Сибири. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. – С. 119–132.

Курышев, С.В. Динамика демографических показателей в ходе популяционного цикла лесных полевков (род *Clethrionomys*) Приохотья / С.В. Курышев, Л.П. Курышева // Экология. – 1988а. – № 6. – С. 24–29.

Курышев, С.В. Изменчивость генетической структуры флуктуирующих популяций лесных полевков (*Clethrionomys*, *Rodentia*, *Cricetidae*) / С.В. Курышев, Ф.Б. Чернявский // Зоол. журн. – 1988б. – Т. 67, Вып. 2. – С. 215–222.

Курышев, С.В. Численность мышевидных грызунов в окрестностях Магадана в 1986 г. и ее прогноз на 1987 г. / С.В. Курышев // Численность грызунов на Дальнем Востоке СССР в 1986 г. и ее прогноз на 1987 г. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1987. – С. 56–57.

Курышев, С.В. Численность мышевидных грызунов в окрестностях Магадана в 1987 г. и ее прогноз на 1988 г. / С.В. Курышев, Л.П. Курышева // Численность грызунов на Дальнем Востоке СССР в 1987 г. и ее прогноз на 1988 г. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1988в. – С. 63–64.

Кучерук, В.В. Количественный учет важнейших видов грызунов и землероек / В.В. Кучерук // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. – М.: АН СССР, 1962. – С. 9–46.

Кучерук, В.В. Эпизоотии и их значение в регуляции численности грызунов / В.В. Кучерук // Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. – 1955. – Т. 9. – С. 168–178.

Кшнясев, И.А. Динамика плотности и структуры популяций лесных полевок в южной тайге / И.А. Кшнясев, Ю.А. Давыдова // Вестник Нижегородского государственного университета. Сер. биология. – 2005. – № 1. – С. 113–123.

Кшнясев, И.А. Популяционные циклы лесных полевок в южной тайге – сценарий динамики системы «хищник – жертва»? / И.А. Кшнясев, Ю.А. Давыдова, К.В. Маклаков // Математическое моделирование в экологии: Материалы II Национальной конференции с международным участием (Пушино, 23–27 мая 2011 г.). – Пушино: ИФХиБПП РАН, 2011. – С. 145–146.

Кшнясев, И.А. Популяционные циклы мелких млекопитающих в южной тайге / И.А. Кшнясев, Ю.А. Давыдова // Млекопитающие горных территорий: Материалы международной конференции (Нальчик, 13–18 августа 2007 г.). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. – С. 184–188.

Лабзин, В.В. Циклические изменения численности мышевидных грызунов и землероек в Западном Саяне / В.В. Лабзин, Р.Л. Наумов // Грызуны: Материалы VI Всесоюзного совещания (Ленинград, 25–28 января 1984 г.). – Л.: Наука, 1983. – С. 406–407.

Лазуткин, А.Н. Влияние зимних климатических условий на выживаемость лесных полевок / А.Н. Лазуткин // Геология, география, биологическое разнообразие и ресурсы Северо-Востока России: Материалы Дальневосточной региональной конференции, посвященной памяти А.П. Васьковского и в честь его 100-летия (Магадан, 22–34 ноября 2011 г.). – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2011. – С.140–141.

Лазуткин, А.Н. Динамика численности и изменчивость эколого-физиологических показателей у лесных полевок в Северном Приохотье: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Лазуткин Анатолий Николаевич. – Владивосток, 1997. – 23 с.

Лазуткин, А.Н. Динамика численности лесных полевок (р. *Clethrionomys*) в Северном Приохотье и определяющие ее факторы (Итоги 25-летних исследований в Кавачеломджинском лесничестве госзаповедника «Магаданский» за 1980-2005 гг.) / А.Н. Лазуткин // Геология, география и биологическое разнообразие Северо-Востока России: Материалы Дальневосточной региональной конференции, посвященной памяти А.П. Васьковского и в честь его 95-летия (Магадан, 28–30 ноября 2006 г.). – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2006. – С. 366–368.

Лазуткин, А.Н. Оценка факторов зимней выживаемости красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) в Северном Приохотье / А.Н. Лазуткин // Фауна и экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири. – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 1995. – С.72–81.

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.

Лазуткин, А.Н. Температурные условия, снежный покров и выживаемость лесных полевок в долине р. Буюнда / А.Н. Лазуткин // Чтения памяти А.П. Хохрякова: Материалы Всероссийской научной конференции (Магадан, 28–29 октября 2008 г.). – Магадан: Ноосфера, 2008. – С. 254–258.

Лазуткин, А.Н. Феномен синхронных изменений некоторых физиолого-биохимических показателей популяций лесных полевок / А.Н. Лазуткин // Чтения памяти академика К. В. Симакова: Тезисы докладов Всероссийской научной конференции (Магадан, 25–27 ноября 2009 г.). – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2009. – С. 245–246.

Лазуткин, А.Н. Численность мелких млекопитающих в горнотаежных ландшафтах бассейна реки Омолон в 1979 г. / А.Н. Лазуткин // Размножение и численность грызунов на Дальнем Востоке. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. – С. 70–72.

Леонова, Т.А. Природно-очаговые инфекции на территории Северо-Востока Азии / Т.А. Леонова, С.В. Акиншина // Паразитические организмы Северо-Востока Азии. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975а. – С. 289–303.

Леонова, Т.А. Эктопаразиты млекопитающих долины среднего течения р. Колымы / Т.А. Леонова, Н.И. Ельшанская // Паразитические организмы Северо-Востока Азии. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975б. – С. 284–286.

Лидикер, В. Популяционная регуляция млекопитающих: эволюция взгляда / В. Лидикер // Сиб. экол. журн. – 1999. – № 1. – С. 5–13.

Литвинов, Н.И. Запасание кормов красно-серой полевкой / Н.И. Литвинов, Г.И. Васильев // Экология. – 1973. – Вып. 1. – С. 94–95.

Луковцев, Ю.С. О динамике численности лесных полевок в Центральной Якутии / Ю.С. Луковцев, В.М. Сафронов, Я.Л. Вольперт, А.Л. Попов, Г.Г. Плеснивецца // Механизмы регуляции численности леммингов и полевок на Крайнем Севере. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. – С. 86–92.

Лукьянов, О.А. Анализ процессов миграции в популяциях мелких млекопитающих / О.А. Лукьянов // Экология. – 1993. – № 1. – С. 47–62.

Лукьянов, О.А. Феноменология и анализ миграций в популяциях мелких млекопитающих / О.А. Лукьянов, Л.Е. Лукьянова // Зоол. журн. – 2002. – Т. 81, № 9. – С. 1107–1134.

Майерс, К. Влияние плотности и пространства на социальность и состояние диких кроликов / К. Майерс // Экология. – 1970. – № 3. – С. 96–106.

Максимов, А.А. Циклические процессы в сообществах животных / А.А. Максимов, Л.Н. Ермаков. – Новосибирск: Наука, 1985. – 254 с.

Малькова, М.Г. Пространственная структура популяций лесных полевок рода *Clethrionomys* в южной тайге Среднего Прииртышья / М.Г. Малькова, В.В. Якименко // Экология. – 2007. – № 3. – С. 207–215.

Мамина, В.П. Анализ механизмов регуляции в системе «плотность – семенник – сперматозоиды – фертильность» у мелких млекопитающих / В.П. Мамина, О.А. Жигальский // Доклады АН. – 2006. – Т. 406, № 2. – С. 275–277.

Мамина, В.П. Механизмы формирования эмбриональных потерь у мышевидных грызунов / В.П. Мамина // Усп. совр. биол. – 2010. – Т. 130, № 4. – С. 426–432.

Мамина, В.П. Морфофункциональный анализ семенников и сперматозоидов в оценке репродуктивного успеха самцов рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) / В.П. Мамина // Изв. РАН. Сер. биол. – 2012. – № 5. – С. 554–562.

Марин, Ю.Ф. К экологии красной полевки в Прителецком районе Алтайского заповедника / Ю.Ф. Марин // Вид и его продуктивность в ареале: Материалы IV Всесоюзного совещания (Свердловск, 3–7 апреля 1984 г.). – Ч. I. – Млекопитающие (насекомоядные, грызуны). – Свердловск, 1984. – С. 46.

Мастицкий, С.Э. Методическое пособие по использованию программы STATISTICA при обработке данных биологических исследований / С.Э. Мастицкий. – Минск: РУП «Институт рыбного хозяйства», 2009. – 76 с.

Медведев, С.Г. Блохи мелких млекопитающих севера Дальнего Востока России / С.Г. Медведев, Н.Е. Докучаев, К.А. Третьяков, А.В. Ямборко, С.В. Киселев // Паразитология. – 2014. – Т. 48, № 2. – С. 97–109.

Меженный, А.А. Материалы по экологии мелких грызунов тундры и лесотундры Северной Якутии / А.А. Меженный // Материалы по экологии мелких млекопитающих Субарктики. – Новосибирск: Наука, 1975. – С. 53–118.

Межжерин, В.А. Комплексные подходы к изучению популяций мелких млекопитающих / В.А. Межжерин, И.Г. Емельянов, О.А. Михалевич; Отв. ред. В.Н. Большаков. – Киев: Наукова думка, 1991. – 204 с.

Мелкие млекопитающие Уральских гор (экология млекопитающих Урала) / Большаков В.Н., Балахонов В.С., Бененсон И.Е. и др. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986. – 104 с.

Мещерякова, И.С. Природные очаги туляремии на острове Врангеля / И.С. Мещерякова, Т.Н. Демидова, М.И. Кормилицина, Я.С. Подобедова // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 2006. – № 4. – С. 32–34.

Михайлов, В.М. Грунтово-фильтрационный талик в континентальной дельте р. Буюнда (Сеймчано-Буюндинская впадина) / В.М. Михайлов, Т.В. Банцекина // Криосфера Земли. – 2001. – Т. 5, № 2. – С. 20–28.

Мичурина, Л.Р. Оценка оптимальности местообитаний лесных полевок / Л.Р. Мичурина // Экологическая оценка местообитаний лесных животных. – Новосибирск: Наука, 1987. – С. 146–157.

Мичурина, Л.Р. Питание лесных полевок в экспериментальных условиях / Л.Р. Мичурина // Зоологические проблемы Сибири: Материалы IV совещания зоологов Сибири. – Новосибирск: Изд-во «Наука», Сиб. отделение, 1972. – С. 429–431.

Мичурина, Л.Р. Поведение и особенности развития лесных полевок в экспериментальных условиях / Л.Р. Мичурина // Экология популяций лесных животных Сибири. – Новосибирск: Наука, 1974. – С. 103–118.

Мичурина, Л.Р. Характеристика потребления кормов и энергии лесными полевками в таежных лесах Западного Саяна / Л.Р. Мичурина // Экология питания животных. – Новосибирск: Наука, 1978. – С. 36–49.

Млекопитающие в наземных экосистемах / Отв. ред. В.Е. Соколов. – М.: Наука, 1985. – 290 с. – (Вопросы териологии).

Млекопитающие Якутии / Под ред. В.А. Тавровского. – М.: Наука, 1971. – 660 с.

Мордосов, И.И. Материалы по размножению и движению численности красной полевки в Западной Якутии / И.И. Мордосов // Вид и его продуктивность в ареале: Материалы IV Всесоюзного совещания (Свердловск, 3–7 апреля 1984 г.). – Ч. I. Млекопитающие (насекомоядные, грызуны). – Свердловск, 1984. – С. 52–53.

Мосин, А.Ф. Физиологические и биохимические характеристики лесных полевков при разной плотности популяции / А.Ф. Мосин, А.Н. Лазуткин // Экология млекопитающих тундры и редколесья Северо-Востока Сибири. – Владивосток, ДВНЦ АН СССР, 1985. – С. 10–23.

Москалюк, Т.А. Структура и продуктивность лесов Северного Охотоморья / Т.А. Москалюк. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. – 144 с.

Москвитина, Н.С. Динамика популяций европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber) восточной периферии ареала / Н.С. Москвитина, Л.Б. Кравченко, Н.Г. Сучкова // Сиб. экол. журн. – 2000. – № 3. – С. 373–382.

Мошкин, М.П. Иммунореактивность полевков рода *Clethrionomys* на разных фазах популяционного цикла / М.П. Мошкин, А.К. Добротворский, В.В. Мак, В.В. Панов, Е.А. Добротворская // Доклады АН. – 1995. – Т. 345, № 2. – С. 280–282.

Наземные позвоночные Северо-Востока России: аннотированный каталог / А.В. Андреев, Н.Е. Докучаев, А.В. Кречмар, Ф.Б. Чернявский; ИБПС ДВО РАН. Издание 2-е, исправленное и дополненное. – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2006. – 315 с.

Наумов, Н.П. Географическая изменчивость динамики численности и эволюция / Н.П. Наумов // Журн. общ. биол. – 1945а. – Т. 6, № 1. – С. 37–52.

Наумов, Н.П. Географические особенности динамики численности мышевидных грызунов / Н.П. Наумов, С.С. Фолитарек // Журн. общ. биол. – 1945б. – Т. 6, № 5. – С. 331–345.

Наумов, Н.П. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок / Н.П. Наумов // Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. – Т. 9. – М., 1955. – С. 179–202.

Наумов, Н.П. О некоторых общих закономерностях динамики популяций животных / Н.П. Наумов, Г.В. Никольский // Зоол. журн. – 1962. – Т. 41, Вып. 8. – С. 1132–1141.

Наумов, Н.П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов / Н.П. Наумов. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1948. – 204 с.

Наумов, Н.П. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных / Н.П. Наумов // Зоол. журн. – 1967. – Т. 46, Вып. 10. – С. 1470–1486.

Наумов, С.П. Динамика полового состава при изменениях численности млекопитающих / С.П. Наумов, Л.А. Гибет, С.П. Шаталова // Журн. общ. биол. – 1969. – Т. 30, № 6. – С. 673–680.

Нестеренко, В.А. Динамика численности грызунов: цикличность и периодичность / В.А. Нестеренко // Динамика численности грызунов на Дальнем Востоке СССР и их роль в экосистемах: Тезисы докладов III Региональной научной конференции (Хабаровск, март 1988 г.). – Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. – С. 6–7.

Нестеренко, В.А. Специфичность динамики численности трех видов грызунов Приморского края / В.А. Нестеренко // Экология. – 1986. – №5. – С. 43–48.

Новиков, Г.А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных / Г.А. Новиков. – М.: Советская наука, 1953. – 503 с.

Новиков, Е.А. Динамика численности и пространственное распределение красной полевки в Прителецкой тайге / Е.А. Новиков // Экология. – 1994. – № 5. – С. 40–46.

Новиков, Е.А. Плотностно-зависимые механизмы регуляции численности популяций красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) в оптимальных и субоптимальных местообитаниях юга Западной Сибири / Е.А. Новиков, В.В. Панов, М.П. Мошкин // Журн. общ. биол. – 2012. – Т. 73, № 1. – С. 49–58.

Новикова, А.В. К экологической характеристике красной полевки Курганской области / А.В. Новикова // Млекопитающие Уральских гор (информационные материалы). – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. – С.53–54.

Новикова, А.В. Размножение красной полевки в Курганской лесостепи / А.В. Новикова // Вид и его продуктивность в ареале: Материалы IV Всесоюзного совещания (Свердловск, 3–7 апреля 1984 г.). – Ч. I. Млекопитающие (насекомоядные, грызуны). – Свердловск, 1984. – С. 57–58.

Окулова, Н.М. Биологические взаимосвязи в лесных экосистемах (на примере природных очагов клещевого энцефалита) / Н.М. Окулова. – М.: Наука, 1986. – 248 с.

Окулова, Н.М. Взаимосвязи «хищник – красно-серая полевка» в сообществах позвоночных животных Лапландского заповедника / Н.М. Окулова, Г.Д. Катаев // Зоол. журн. – 2007. – Т. 86, № 8. – С. 989–998.

Окулова, Н.М. Воздействие эктопаразитов на популяцию красной полевки на юге Западной Сибири / Н.М. Окулова, В.А. Аристова // Экология. – 1973а. – № 6. – С. 74–79.

Окулова, Н.М. Динамика численности мелких млекопитающих Пинежского заповедника. Сообщение 2. Лесные полевки / Н.М. Окулова, И.Ф. Куприянова, А.В. Сивков // Териологические исследования. – Вып. V. – СПб: 2004. – С. 33–47.

Окулова, Н.М. Доля размножающихся среди самок-сеголеток – гибкий демографический параметр у лесных полевок / Н.М. Окулова, А.Д. Бернштейн // Экология популяций: структура и динамика: Материалы Всероссийского совещания (Пушино, 15–18 ноября 1994 г.). – Ч. II. – Москва, 1995. – С. 667–677.

Окулова, Н.М. К оценке значения различных факторов в динамике численности сибирской красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) / Н.М. Окулова, А.А. Мыскин // Зоол. журн. – 1973б. – Т. 52, Вып. 12. – С. 1849–1860.

Окулова, Н.М. Многолетняя динамика численности красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus*) в разных частях ареала / Н.М. Окулова, Г.Д. Катаев // Зоол. журн. – 2003. – Т. 82, № 9. – С. 1095–1111.

Окулова, Н.М. Об изменениях сообществ млекопитающих Западного Казахстана в связи с многолетними изменениями абиотических условий / Н.М. Окулова, Ф.Г. Бидашко, А.К. Гражданов // Поволж. экол. журн. – 2005. – № 3. – С. 241–254.

Окулова, Н.М. Опыт изучения многолетней динамики численности млекопитающих / Н.М. Окулова // Поволж. экол. журн. – 2009. – № 2. – С. 125–136.

Окулова, Н.М. Размножение и смертность в популяции красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) и основные факторы, воздействующие на эти процессы / Н.М. Окулова // Зоол. журн. – 1975. – Т.54, Вып. 11. – С. 1703–1714.

Оленев, В.Г. Анализ особенностей зимующих генераций мышевидных грызунов / В.Г. Оленев, А.В. Покровский, Г.В. Оленев // Адаптация животных к зимним условиям. – М.: Наука, 1980. – С. 64–70.

Оленев, Г.В. Динамическое соотношение полов в популяциях цикломорфных млекопитающих (Rodentia, Cricetidae, Muridae) / Г.В. Оленев, Е.Б. Григоркина // Зоол. журн. – 2011. – Т. 90, № 1. – С. 45–58.

Оленев, Г.В. Долговременный мониторинг в популяционных исследованиях, функциональные особенности популяции грызунов в осенне-зимне-весенний период / Г.В. Оленев // Современное состояние и пути развития популяционной биологии: Материалы X Всероссийского популяционного семинара (Ижевск, 17–22 ноября 2008 г.). – Ижевск, 2008. – С. 291–294.

Оленев, Г.В. Определение возраста цикломорфных грызунов, функционально-онтогенетическая детерминированность, экологические аспекты / Г.В. Оленев // Экология. – 2009. – № 2. – С. 103–115.

Оленев, Г.В. Особенности возрастной структуры, ее изменения и их роль в динамике численности некоторых видов грызунов (на примере рыжей полевки) / Г.В. Оленев // Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий: Сб. статей. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982. – С. 9–22.

Оленев, Г.В. Популяционные механизмы приспособлений к экстремальным условиям среды (на примере рыжей полевки) / Г.В. Оленев // Журн. общ. биол. – 1981. – Т. 42, № 4. – С. 506–511.

Олсуфьев, Н.Г. Итоги и перспективы изучения природной очаговости туляремии в СССР / Н.Г. Олсуфьев // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 1977. – Т. 46, № 3. – С. 273–282.

Олсуфьев, Н.Г. Основные принципы и итоги изучения географии природных очагов туляремии в СССР / Н.Г. Олсуфьев, Б.П. Доброхотов // Методы медико-географических исследований. – М., 1965. – С. 229–251.

Остров Завьялова (геология, геоморфология, история, археология, флора и фауна) / Отв. ред. Л.А. Зеленская, М.Г. Хорева. – М.: ГЕОС, 2012. – 212 с.

Павлинов, И.Я. Краткий определитель наземных зверей России / И. Я. Павлинов. – М.: Изд-во МГУ, 2002. – 167 с.

Пантелеев, П.А. Динамика численности грызунов: возможные пути к решению проблемы / П.А. Пантелеев // Сиб. экол. журн. – 2008. – № 1. – С. 195–203.

Перфильев, В.И. Материалы по распространению мелких млекопитающих в тундре северо-востока Якутии / В.И. Перфильев // Материалы по биологии и динамике численности млекопитающих Якутии. – Якутск, 1968. – С. 146–159.

Пианка, Э. Эволюционная экология: Пер. с англ. / Перевод Гилярова А.М., Матвеева В.Ф.; Под ред. и с предисл. М.С. Гилярова / Э. Пианка. – М.: Мир, 1981. – 400 с.

Позвоночные животные Северо-Востока России / Институт биологических проблем Севера ДВО РАН. – Владивосток: Дальнаука, 1996. – 308 с.

Портенко, Л.А. Млекопитающие Корякского нагорья: материалы по распределению, численности, биологии и экономическому значению / Л.А. Портенко, А.А. Кищинский, Ф.Б. Чернявский. – М., Л., 1963. – 132 с.

Потапов, М.А. Аберрантная окраска «черный огузок» у красной полевки (*Myodes rutilus*) из окрестностей Новосибирского Академгородка / М.А. Потапов, П.М. Бородин, Т.И. Аксенович, В.В. Панов, О.Ф. Потапова, Л.А. Прасолова, В.И. Евсиков // Вавилов. журн. генетики и селекции. – 2011. – Т. 15, № 4. – С. 709–719.

Пруйт, В.О. Синхронность в колебаниях биомассы у северных видов мелких млекопитающих / В.О. Пруйт // I Международный териологический конгресс: Рефераты докладов (Москва, 6–12 июня 1974 г.). – Т. 2. – М., 1974. – С. 142.

Реброва, О.Ю. Статистический анализ медицинских данных. Применение пакета прикладных программ STATISTICA / О.Ю. Реброва. – М.: МедиаСфера, 2002. – 312 с.

Ревин, Ю.В. Популяционные циклы красной полевки в Западном Предверхоянье (Якутия) / Ю.В. Ревин, В.М. Сафронов, Ю.С. Луковцев, Я.Л. Вольперт // Грызуны: Материалы VI Всесоюзного совещания (Ленинград, 25–28 января 1984 г.). – Л.: Наука, 1983. – С. 430–431.

Ревин, Ю.В. Экология красной полевки в Якутии / Ю.В. Ревин, В.М. Сафронов // Вид и его продуктивность в ареале: Материалы IV Всесоюзного совещания (Свердловск, 3–7 апреля 1984 г.). – Ч. I. Млекопитающие (насекомоядные, грызуны). – Свердловск, 1984. – С. 62–63.

Ревин, Ю.В. Эколого-фаунистический очерк насекомоядных и мелких грызунов Олекмо-Чарского нагорья / Ю.В. Ревин // Материалы по биологии и динамике численности мелких млекопитающих Якутии. – Якутск: Якутское книжное изд-во, 1968. – С. 5-86.

Реймерс, Н.Ф. Насекомоядные и грызуны Сахалина и Курильских островов (Распространение и экология) / Н.Ф. Реймерс, Г.А. Воронов, Е.Е. Загородских, А.В. Алина // Сборник по экологии и териологии. – Т. 61, Вып. 3. – Пермь, 1968. – С. 35–99.

Роговин, К.А. Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс. Штрихи к давно написанной картине / К.А. Роговин, М.П. Мошкин // Журн. общ. биол. – 2007. – Т. 68, № 4. – С. 244–267.

Ромашова, Н.Б. Экология сообществ гельминтов рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в условиях островных лесов Центрального Черноземья / Н.Б. Ромашова // Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения: Материалы IV Всероссийского съезда Паразитологического общества РАН (Санкт-Петербург, 20–25 октября 2008 г.). – Т. 3. – СПб: «Лема», 2008. – С. 100–103.

Рыхликова, М.Е. Межвидовые отношения красной и красно-серой полевок в Приенисейской тайге (Туруханский район Красноярского края) / М.Е. Рыхликова // Новые аспекты исследования биологии флоры и фауны СССР: Доклады МОИП, 1986. Зоология и ботаника. – М.: Наука, 1988. – С. 64–66.

Садыков, О.Ф. Динамика численности мелких млекопитающих: концепции, гипотезы, модели / О.Ф. Садыков, И.Я. Бененсон. – М.: Наука, 1992. – 191 с.

Садыков, О.Ф. Пространственная структура горных популяций полевок рода *Clethrionomys* / О.Ф. Садыков // Популяционная экология и морфология млекопитающих: Сб. статей. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984. – С. 20–36.

Самойлова, Н.М. Демографические характеристики популяций обыкновенной бурозубки и рыжей полевки в городском парке и в заповеднике / Н.М. Самойлова // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии: Сборник тезисов докладов VI Всероссийского популяционного семинара (Нижний Тагил, 2–6 декабря 2002 г.). – Нижний Тагил, 2002. – С. 144–146.

Сафронов, В.М. Адаптивные особенности терморегуляции и поддержания энергетического баланса у мышевидных грызунов / В.М. Сафронов // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2009. – № 4 (8). – С. 47–61.

Сафронов, В.М. Динамика зимней смертности лесных полевок в Центральноякутской тайге / В.М. Сафронов // Механизмы регуляции численности леммингов и полевок на Крайнем Севере. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. – С. 104–109.

Сафронов, В.М. Зимняя экология лесных полевок в Центральной Якутии / В.М. Сафронов. – Новосибирск: Наука, 1983. – 157 с.

Сафронов, В.М. К экологическим и эколого-физиологическим особенностям зимующих генераций красно-серой полевки в бассейне Средней Лены / В.М. Сафронов // Эколого-физиологические адаптации животных и человека к условиям Севера (Сборник научных трудов). – Якутск: Изд-во Якутского филиала СО АН СССР, 1977. – С. 82–86.

Северцов, С.А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных / С.А. Северцов. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. – 316 с.

Селюнина, З.В. Многолетний мониторинг динамики численности мышевидных грызунов Черноморского заповедника / З.В. Селюнина // Vestnik zoologii. – 2003. – Vol. 37, No. 2. – P. 23–30.

Семенов, Р.А. Биологические особенности красно-серой полевки на Полярном Урале / Р.А. Семенов // Экология горных млекопитающих (информационные материалы). – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982. – С. 104.

Семенов, Р.А. К биологии красно-серой полевки на Среднем Урале / Р.А. Семенов // Экология. – 1974а. – № 2. – С. 95–96.

Семенов, Р.А. Размножение и структура популяции красно-серой полевки на Полярном Урале / Р.А. Семенов // Экология. – 1974б. – № 1. – С. 62–67.

Семенов-Тянь-Шанский, О.И. Изменения популяционных характеристик красно-серой полевки по фазам цикла / О.И. Семенов-Тянь-Шанский, Г.Д. Катаев // Проблемы экологии Прибайкалья: Тезисы доклады к республиканскому совещанию (Иркутск, 10–13 сентября 1979 г.). – Т. IV. Популяционные аспекты экологии. – Иркутск, 1979. – С. 53–54.

Семенов-Тянь-Шанский, О.И. Цикличность в популяциях лесных полевок / О.И. Семенов-Тянь-Шанский // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1970. – Т. 75, Вып. 2. – С. 11–26.

Симонов, С.Б. Структура территориальных группировок мышевидных грызунов юга Дальнего Востока России / С.Б. Симонов. – Владивосток: Дальнаука, 2003. – 196 с.

Слуту, И.М. Экология мелких млекопитающих Сибирских Увалов (Западная Сибирь): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / Слуту Игорь Михайлович. – Новосибирск, 2009. – 25 с.

Смирнов, Е.Н. Динамика численности мышевидных грызунов в лесах Среднего Сихотэ-Алиня / Е.Н. Смирнов // Фауна и экология наземных позвоночных юга Дальнего Востока СССР (Тр. Биолого-почвенного института). – Владивосток, 1974. – Т. 17 (120). – С. 84–101.

Смирнов, Е.Н. Новый метод изучения питания мышевидных грызунов / Е.Н. Смирнов // Зоол. журн. – 1971. – Т. 50, Вып. 5. – С. 763–764.

Смирнов, Е.Н. О плодовитости лесных азиатских мышей и красно-серых полевок на среднем Сихотэ-Алине / Е.Н. Симонов // Мелкие млекопитающие Приамурья и Приморья. – Владивосток: Дальневосточный филиал СО АН СССР, 1970. – С. 160-169.

Соломонов, Н.Г. Морфофизиологические адаптации якутских популяций грызунов и зайца-беляка / Н.Г. Соломонов // Физиологические исследования адаптаций к природным факторам высоких широт: Материалы V симпозиума (Сб. статей). – Магадан, 1974. – С. 103–114.

Сомов, Г.П. Природно-очаговые инфекции на севере Дальнего Востока. Сообщение I. Выявление очагов природных инфекций на Чукотке / Г.П. Сомов, И.М. Шубин, Г.Н. Гопаченко, Г.Н. Леонова, Т.П. Иваненко Т.П., С.А. Сороченко, А.Н. Сотникова, В.Г. Кузнецов, С.П. Кругляк // Журн. микробиол., эпидемиол. и иммунобиол. – 1978. – № 10. – С. 101–104.

Сотникова, А.Н. Серологическая разведка на природно-очаговые инфекции в Магаданской области / А.Н. Сотникова, А.М. Гусева, Е.Н. Квещенко, М.Д. Кизилова, Г.Н. Халатов // Доклады Иркутского противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока. – 1969. – Вып. 8. – С. 187–189.

Справочник по климату СССР. Вып. 33. Магаданская область и Чукотский национальный округ. – Часть II. Температура воздуха и почвы. – Л.: Гидрометеиздат, 1966. – 288 с.

Справочник по климату СССР. Вып. 33. Магаданская область и Чукотский национальный округ. – Часть IV. Влажность воздуха, атмосферные осадки и снежный покров. – Л.: Гидрометеиздат, 1968. – 258 с.

Стадухин, О.В. О цикличности численности грызунов и бурозубок в Свердловской области / О.В. Стадухин // Млекопитающие Уральских гор (информационные материалы). – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. – С. 65–67.

Стахеев, В.В. Динамика и тренды численности малых песчанок в Северо-Западном Прикаспии, их связь с атмосферной циркуляцией / В.В. Стахеев // Доклады АН. – 2012. – Т. 443, № 4. – С. 526–529.

Структура популяций у млекопитающих / Отв. ред. И.А. Шилов. – М.: Наука, 1991. – 238 с. – (Вопросы териологии).

Сурков, В.С. К вопросу о размножении сибирских красных и красно-серых полевок на Сахалине / В.С. Сурков // Проблемы особо опасных инфекций. – Вып. 3 (19). – Саратов, 1971. – С.184–187.

Сурков, В.С. К экологии красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus* Sundevall) острова Сахалин / В.С. Сурков // Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР (Тр. Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР). – 1976. – Т. 37 (140). – С. 75–87.

Сурков, В.С. Материалы по стациальному распределению относительной численности и некоторых чертах экологии красных и красно-серых полевков на юге Сахалина / В.С. Сурков // Известия Иркутского гос. н.-и. противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока. – 1967. – Т. 27. – С. 29–34.

Сурков, В.С. Материалы по экологии сибирской красной полевки – *Clethrionomys rutilus* острова Сахалин / В.С. Сурков // Эколого-фаунистические исследования некоторых позвоночных Сахалина и Курильских островов. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982а. – С. 54–67.

Сурков, В.С. О питании красно-серой полевки *Clethrionomys rufocanus* на Сахалине / В.С. Сурков // Эколого-фаунистические исследования некоторых позвоночных Сахалина и Курильских островов. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982б. – С. 68–72.

Таксономическое и экологическое разнообразие териофауны Северо-Востока Сибири: отчет о НИР / Чернявский Ф.Б. – Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2001. – 101 с.

Терещенко, М.П. О влиянии факторов внешней среды на восприимчивость и инфекционную чувствительность к туляремии домовая мышь / М.П. Терещенко // Зоол. журн. – 1956. – Т. 35, Вып. 8. – С. 1250–1253.

Терновский, Д.В. Биология куницеобразных / Д.В. Терновский. – Новосибирск: Наука, Сиб. отделение, 1977. – 340 с.

Тестов, Б.В. Динамика численности и размножения красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) на Урале / Б.В. Тестов // Влияние экологических факторов на продуктивность диких животных в экосистемах европейского Северо-Востока СССР (Тр. КНЦ УрО АН СССР). – № 89. – Сыктывкар, 1987. – С. 77–84.

Тестов, Б.В. О связи динамики численности и полового состава микропопуляций красной полевки / Б.В. Тестов // Грызуны: Материалы VI Всесоюзного совещания (Ленинград, 25–28 января 1984 г.). – Л.: Наука, 1983. – С. 456–457.

Туманов, И.Л. Биологические особенности хищных млекопитающих России / И.Л. Туманов. – СПб: Наука, 2003. – 448 с.

Тупикова, Н.В. Изучение размножения и возрастного состава популяций мелких млекопитающих / Н.В. Тупикова // Методы изучения природных очагов болезней человека. – М.: Медицина, 1964. – С. 154–194.

Тупикова, Н.В. Определение возраста эмбрионов как один из методов изучения размножения грызунов / Н.В. Тупикова, И.М. Медведева // Зоол. журн. – 1956. – Т. 35, Вып. 10. – С. 1574–1582.

Тупикова, Н.В. Определитель возраста лесных полевков / Н.В. Тупикова, Г.А. Сидорова, Э.А. Коновалова // Фауна и экология грызунов. – Вып. 10. – М.: Изд-во МГУ, 1970. – С. 160–167.

Тупикова, Н.В. Размножение и смертность рыжих полевков в южнотаежных лесах Вятско-Камского междуречья / Н.В. Тупикова, Э.А. Коновалова // Фауна и экология грызунов. – Вып. 10. – М.: Изд-во МГУ, 1971. – С. 145–171.

Тупикова, Н.В. Соотношение абсолютной и относительной численности рыжих полевков / Н.В. Тупикова // Грызуны: Материалы VI Всесоюзного совещания (Ленинград, 25–28 января 1984 г.). – Л.: Наука, 1983. – С. 461–463.

Уманцева, Н.Д. Материалы по химической терморегуляции обского лемминга, красной полевки и полевки-экономки / Н.Д. Уманцева // Материалы по экологии мелких млекопитающих Субарктики. – Новосибирск: Наука, 1975. – С. 157–162.

Формозов, А.Н. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930-1940 гг. / А.Н. Формозов // Материалы по грызунам. – Вып. 3. – М.: Изд-во МОИП, 1948. – С. 3–110.

Формозов, А.Н. Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР / А.Н. Формозов. – М.: Изд-во МОИП, 1946. – 152 с.

Хабаева, Г.М. О популяционных особенностях экологии лесных полевков на хребтах Западного Забайкалья / Г.М. Хабаева, Ц.З. Доржиев // Экология горных млекопитающих (информационные материалы). – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982. – С. 129–130.

Хиревич, Е.А. Климатические условия как фактор, влияющий на численность грызунов заказника «Предуралье» / Е.А. Хиревич, В.А. Лучникова // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии: Сб. тезисов докладов VI Всероссийского популяционного семинара (Нижний Тагил, 2–6 декабря 2002 г.). – Нижний Тагил, 2002. – С. 194–196.

Хлебников, А.И. Зимнее размножение красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) в темнохвойной тайге Западного Саяна / А.И. Хлебников // Зоол. журн. – 1970. – Т. 49, Вып. 5. – С. 801–802.

Цветкова, А.А. Биотопическое распределение мелких млекопитающих и особенности их размножения в горно-таежном ландшафте верховьев Колымы / А.А. Цветкова // Итоги и перспективы развития териологии Сибири: Материалы I научной конференции (Иркутск, 24–26 мая 2001 г.). – Иркутск, 2001. – С. 169–172.

Цветкова, А.А. Динамика численности и особенности воспроизводства двух видов полевков с различной экологической специализацией / А.А. Цветкова // Экология. – 1990. – № 1. – С. 36–44.

Чепраков, М.И. Влияние плотности популяции и других факторов на половое созревание сеголеток (на примере рыжей полевки - *Clethrionomys glareolus* Schreber) / М.И. Чепраков // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2013. - № 3 (23). – С. 73-82.

Чернявский, Ф.Б. Взаимоотношения хищников-миофагов и леммингов в арктической экосистеме (на примере о. Врангеля) / Ф.Б. Чернявский, И.В. Дорогой // Журн. общ. биол. – 1988. – Т. 49, № 6. – С. 813–824.

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.

Чернявский, Ф.Б. Динамика численности и изменчивость некоторых популяционных показателей красной полевки на Крайнем Северо-Востоке Сибири / Ф.Б. Чернявский, Г.Е. Короленко // Экология. – 1979. – № 1. – С. 80–88.

Чернявский, Ф.Б. Материалы по динамике и демографии лемминговых популяций в Колымской низменности / Ф.Б. Чернявский, Т.В. Кирющенко, С.П. Кирющенко // Экология млекопитающих тундры и редколесья Северо-Востока Сибири. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985а. – С. 44–54.

Чернявский, Ф.Б. Млекопитающие Крайнего Северо-Востока Сибири / Ф.Б. Чернявский. – М.: Наука, 1984. – 366 с.

Чернявский, Ф.Б. О динамике численности и демографии красной и красно-серой полевок в Северном Приохотье / Ф.Б. Чернявский, А.Н. Лазуткин // Экология млекопитающих тундры и редколесья Северо-Востока Сибири. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985б. – С.109–118.

Чернявский, Ф.Б. Популяционная динамика и изменчивость эколого-физиологических показателей у сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus* Kerr.) в Колымской низменности / Ф.Б. Чернявский, А.Н. Лазуткин // Сиб. экол. журн. – 1999. – № 1. – С. 99–105.

Чернявский, Ф.Б. Популяционная динамика и трофические связи настоящих леммингов (род *Lemmus*) в Чаунской низменности (Западная Чукотка) / Ф.Б. Чернявский, А.А. Цветкова, С.В. Курьшев, И.В. Хлыновская, А.А. Горбачев // Фауна и экология млекопитающих Северо-Востока Сибири. – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 1995. – С. 82–92.

Чернявский, Ф.Б. Популяционные циклы леммингов в Арктике. Экологические и эндокринные аспекты / Ф.Б. Чернявский, А.В. Ткачев. – М.: Наука, 1982. – 164 с.

Чернявский, Ф.Б. Циклы леммингов и полевок на Севере / Ф.Б. Чернявский, А.Н. Лазуткин. – Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2004. – 150 с.

Чечулин, А.И. Влияние фазы численности и демографической структуры популяции водяной полевки на ее зараженность гельминтами / А.И. Чечулин, В.Д. Гуляев, В.В. Панов, А.В. Кривопапов // Паразитология. – 2005. – Т. 39, № 5. – С. 397–405.

Чипанин, В.И. Динамика возрастной и половой структуры популяции красно-серых полевок хребта Хехцира / В.И. Чипанин // Вопросы географии Дальнего Востока. – Сб. 11. – Хабаровск, 1973. – С. 173–181.

Чипанин, В.И. О запасании кормов красно-серыми полевками / В.И. Чипанин, П.А. Черных // Известия Иркутского гос. н.-и. противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока. – 1967. – Т. 27. – С. 98–99.

Шварц, С.С. Биология размножения и возрастная структура популяций широко распространенных видов полевок на Крайнем Севере / С.С. Шварц // Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию (Тр. Салехардского стационара). – Вып. 1. – Тюмень: Уральский филиал АН СССР, 1959. – С. 239–254.

Шварц, С.С. Исследование динамики численности и возрастной структуры популяций мышевидных грызунов на имитационной модели / С.С. Шварц, В.Г. Оленев, Ф.В. Кряжемский, О.А. Жигальский // Доклады АН СССР. – 1976. – Т. 228, № 6. – С. 1482–1484.

Шварц, С.С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 1. Млекопитающие / С.С. Шварц // Тр. Ин-та биологии УФАН СССР. – 1963. – Вып. 33. – 131 с.

Шварц, С.С. Чередование поколений и продолжительность жизни у грызунов / С.С. Шварц, В.Г. Ищенко, Н.А. Овчинникова, В.Г. Оленев, А.В. Покровский, О.А. Пястолова // Журн. общ. биол. – 1964. – Т. 25, № 6. – С. 417–433.

Шилов, И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных / И.А. Шилов. – М.: Изд-во МГУ, 1977. – 261 с.

Шохрин, В.П. Роль мышевидных грызунов в питании пернатых хищников / В.П. Шохрин // Вестник ОГУ. – 2008. – № 10 (92). – С. 209–215.

Штильмарк, Ф.Р. Основные черты экологии мышевидных грызунов в кедровых лесах Западного Саяна / Ф.Р. Штильмарк // Фауна кедровых лесов Сибири и ее использование. – М.: Наука, 1965. – С. 5–53.

Шуберт, Э.Е. Патология иерсиниозов у леммингов о. Врангеля / Э.Е. Шуберт, А.М. Денисенко // Биологические проблемы Севера: Тезисы X Всесоюзного симпозиума. – Ч. 2. – Магадан: ДВНЦ АН СССР, 1983. – С. 58–59.

Щербаков, И.П. Лесной покров Северо-Востока СССР / И.П. Щербаков. – Новосибирск: Наука, 1975. – 344 с.

Щипанов, Н.А. Конуса и живоловки ловят разных землероек-бурозубок (Insectivora, Soricidae) / Н.А. Щипанов, А.В. Купцов, А.А. Калинин, В.Ю. Олейниченко // Зоол. журн. – 2003. – Т. 82, № 10. – С. 1258–1265.

Экология и биогеография млекопитающих Берингии: Заключительный отчет / Ф.Б. Чернявский. – Магадан: ИБПС ДВО РАН, 1996. – 247 с.

Экология и динамика численности млекопитающих Предверхоянья / Ю.В. Ревин, В.М. Сафронов, Я.Л. Вольперт, А.Л. Попов. – Новосибирск: Наука, 1988. – 200 с.

Юдин, Б.С. Мелкие млекопитающие севера Дальнего Востока / Б.С. Юдин, В.Г. Кривошеев, В.Г. Беляев. – Новосибирск: Наука, 1976. – 269 с.

Юдин, В.Г. Лисица Дальнего Востока СССР / В.Г. Юдин. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. – 282 с.

Ямборко, А.В. Детекция *Anaplasma phagocytophilum* в клещах *Ixodes angustus* из Магаданской области / А.В. Ямборко, Ю.В. Еремеева // Проблемы особо опасных инфекций. – 2014. – № 4. – С. 83-84.

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. – 2008а. – №1. – С. 72–76.

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

Ямборко, А.В. Клещи *Ixodes angustus* Neumann, 1899 в окрестностях г. Магадана / А.В. Ямборко, С.В. Киселев // Научная молодежь - Северо-Востоку России: Материалы IV Межрегиональной конференции молодых ученых, приуроченной к 35-летнему юбилею Музея естественной истории СВКНИИ ДВО РАН (Магадан, 24–25 мая 2012 г.). – Вып. 4. – Магадан: «Новая полиграфия», 2012. – С. 148–152.

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

Ямборко, А.В. Первые находки *Ixodes persulcatus* (Acarina, Ixodidae) в Магаданской области / А.В. Ямборко, К.А. Третьяков, В.П. Муравьева // Зоол. журн. – 2015. – Т. 94, № 5. – С. 499-504.

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 Международной научной конференции посвященной 100-летию с начала Камчатской экспеди-

ции ИРГО, снаряженной на средства Ф.П. Рябушинского (Петропавловск-Камчатский, 25–26 ноября 2008 г.). – Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2008б. – С. 359–361.

Ямборко, А.В. Различия в показателях численности лесных полевок (р. *Clethrionomys*) в зависимости от способа отлова / А.В. Ямборко // Научная молодежь Северо-Востоку России: сборник материалов II Межрегиональной конференции молодых ученых (Магадан, 29–30 мая 2008 г.). – Магадан: СВКНИИ ДВО РАН, 2008в. – С. 217–220.

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

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 Дальневосточной региональной конференции, посвященной памяти А.П. Васьковского и в честь его 100-летия (Магадан, 22–24 ноября 2011 г.). – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2011б. – С. 176–177.

Abramsky, Z. Relation between home range size and regulation of population size in *Microtus ochrogaster* / Z. Abramsky, C.R. Tracy // Oikos. – 1980. – Vol. 34, No. 3. – P. 347–355.

Angerbjörn, A. Geographical and temporal patterns of lemming population dynamics in Fennoscandia / A. Angerbjörn, M. Tannerfeldt, H. Lundberg // Ecography. – 2001. – Vol. 24, No. 3. – P. 298–308.

Bangs, E.E. Summer food habits of voles, *Clethrionomys rutilus* and *Microtus pennsylvanicus*, on the Kenai Peninsula, Alaska / E.E. Bangs // Can. Field-Naturalist. – 1984. – Vol. 98, No. 4. – P. 489–492.

Batzli, G.O. Dynamics of small mammal populations: a review / G.O. Batzli // Wildlife populations. London: Elsevier Applied Sci., 1992. – P. 831–850.

Batzli, G.O. Responses of arctic rodents populations to nutritional factors / G.O. Batzli // Oikos. – 1983. – Vol. 40, No. 3. – P. 396–406.

Batzli, G.O. Suppression of growth and reproduction of microtine rodents by social factors / G.O. Batzli, L.L. Getz, S.S. Hurley // J. Mammal. – 1977. – Vol. 58, No. 4. – P. 583–591.

Bergeron, J.-M. Patterns of resource use, food quality and health status of voles (*Microtus pennsylvanicus*) trapped from fluctuating populations / J.-M. Bergeron, L. Jodoin // Oecologia. – 1989. – Vol. 79, No. 3. – P. 306–314.

Biology of New World *Microtus* (Special Publ., No. 8.) / ed. Tamarin R.H. – Stillwater, Okla: American Society of Mammalogists, 1985. – 893 p.

Bjørnstad, O.N. A geographic gradient in small rodent density fluctuations: a statistical modeling approach / O.N. Bjørnstad, W. Falck, N.C. Stenseth // Proc. R. Soc. Lond. B. – 1995. – Vol. 262, No. 1364. – P. 127–133.

Bjørnstad, O.N. Cyclicity and stability of grey-sided voles, *Clethrionomys rufocanus*, of Hokkaido: spectral and principal components analyses / O.N. Bjørnstad, S. Champely, N.C. Stenseth, T. Saitoh // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. – 1996. – Vol. 351, No. 1342. – P. 867–875.

Bjørnstad, O.N. Mapping the regional transition to cyclicity in *Clethrionomys rufocanus*: spectral densities and functional data analyses / O.N. Bjørnstad, N.C. Stenseth, T. Saitoh, O.C. Lingjærde // Res. Popul. Ecol. – 1998. – Vol. 40, No. 1. – P. 77–84.

Bjørnstad, O.N. Synchrony and scaling in dynamics of voles and mice in Northern Japan / O.N. Bjørnstad, N.C. Stenseth, T. Saitoh // Ecology. – 1999. – Vol. 80, No. 2. – P. 622–637.

Blasius, B. Complex dynamics and phase synchronization in spatially extended ecological systems / B. Blasius, A. Huppert, L. Stone // Nature. – 1999. – Vol. 399, No. 6734. – P. 354–359.

Bondrup-Nielsen, S. Comparison of maturation of female *Clethrionomys glareolus* from cyclic and noncyclic populations / S. Bondrup-Nielsen, R.A. Ims // Can. J. Zool. – 1986. – Vol. 64, No.10. – P. 2099–2102.

Bondrup-Nielsen, S. Investigation of spacing behaviour of *Clethrionomys gapperi* by experimentation / S. Bondrup-Nielsen // J. Anim. Ecol. – 1986. – Vol. 55, No. 1. – P. 269–279.

Boonstra, R. Population cycles in small mammals: the problem of explaining the low phase / R. Boonstra, C.J. Krebs, N.C. Stenseth // Ecology. – 1998a. – Vol. 79, No. 5. – P. 1479–1488.

Boonstra, R. Population dynamics of red-backed voles (*Myodes*) in North America / R. Boonstra, C.J. Krebs // Oecologia. – 2012. – Vol. 168, No. 3. – P. 601–620.

Boonstra, R. Population limitation of the northern red-backed vole in the boreal forests of northern Canada / R. Boonstra, C.J. Krebs // J. Anim. Ecol. – 2006. – Vol. 75, No. 6. – P. 1269–1284.

Boonstra, R. Populations cycles in microtines: the senescence hypothesis / R. Boonstra // Evol. Ecology. – 1994. – Vol. 8, No. 2. – P. 196–219.

Boonstra, R. The impact of predator-induced stress on the snowshoe hare cycle / R. Boonstra, D. Hik, G.R. Singleton, A. Tinnikov // Ecol. Monog. – 1998b. – Vol. 68, No. 3. – P. 371–394.

Bryja, J. Common vole (*Microtus arvalis*) population sex ratio: biases and process variation / J. Bryja, J. Nesvadbova, M. Heroldova, E. Janova, J. Losik, L. Trebaticka, E. Tkadlec // Can. J. Zool. – 2005. – Vol. 83, No. 11. – P. 1391–1399.

Brzezinski, M. Summer diet of the sable *Martes zibellina* in the Middle Yenisei taiga, Siberia / M. Brzezinski // Acta theriol. – 1994. – Vol. 39, No. 1. – P. 103–107.

Bujalska, G. Regulation of female maturation in *Clethrionomys* species, with special reference to an island population of *C. glareolus* / G. Bujalska // *Ann. Zool. Fenn.* – 1985. – Vol. 22, No. 3. – P. 331–342.

Bujalska, G. The role of spacing behaviour among females in the regulation of reproduction in the bank vole / G. Bujalska // *J. Reprod. Fertil.* – 1973. – Suppl. 1, No. 19. – P. 465–474.

Cerqueira, D. Cyclic changes in the population structure and reproductive pattern of the water vole, *Arvicola terrestris* Linnaeus, 1758 / D. Cerqueira, B. De Sousa, C. Gabrion, P. Giraudoux, J.P. Quere, P. Delattre // *Mamm. Biol.* – 2006. – Vol. 71, No. 4. – P. 193–202.

Charbonnel, N. Stress and demographic decline: a potential effect mediated by impairment of reproduction and immune function in cyclic vole populations / N. Charbonnel, Y. Chaval, K. Berthier, J. Deter, S. Morand, R. Palme, J.-F. Cosson // *Physiol. Biochem. Zool.* – 2008. – Vol. 81, No. 1. – P. 63–73.

Clinchy, M. Predator-induced stress and the ecology of fear / M. Clinchy, M.J. Sheriff, L. Zanette // *Funct. Ecol.* – 2013. – Vol. 27, No. 1. – P. 56–65.

Dobson, F.S. The seasonal decline in the litter size of meadow voles / F.S. Dobson, P. Myers // *J. Mammal.* – 1989. – Vol. 70, No. 1. – P. 142–152.

Eccard, J.A. Costs of coexistence along a gradient of competitor densities: an experiment with arvicoline rodents / J.A. Eccard, H. Ylönen // *J. Anim. Ecol.* – 2007. – Vol. 76, No. 1. – P. 65–71.

Ekerholm, P. The impact of short-term predator removal on vole dynamics in an arctic-alpine landscape / P. Ekerholm, L. Oksanen, T. Oksanen, M. Schneider // *Oikos.* – 2004. – Vol. 106, No. 3. – P. 457–468.

Elton, C. Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects / C. Elton // *Brit. J. Exper. Biol.* – 1924. – Vol. 2, No. 1. – P. 119–163.

Elton, C. Voles, mice and lemmings / C. Elton. – Oxford: Clarendon Press, 1942. – 496 p.

Engen, S. Generalizations of the Moran effect explaining spatial synchrony in population fluctuations / S. Engen, B.-E. Sæther // *Amer. Naturalist.* – 2005. – Vol. 166, No. 5. – P. 603–612.

Erlinge, S. Asynchronous population dynamics of Siberian lemmings across the Palaeartic tundra / S. Erlinge, K. Dannel, P. Frodin, D. Hasselquist, P. Nilsson, E. Olofsson, M. Svensson // *Oecologia.* – 1999. – Vol. 119, No. 4. – P. 493–500.

Erlinge, S. Feeding habits of the weasel *Mustela nivalis* in relation to prey abundance / S. Erlinge // *Oikos.* – 1975. – Vol. 26, No. 3. – P. 378–384.

Erlinge, S. Why are some microtine populations cyclic while others are not? / S. Erlinge, J. Agrell, J. Nelson, M. Sandell // *Acta Theriol.* – 1991. – Vol. 36, No. 1-2. – P. 63–71.

Fletcher, Q.E. Do captive male meadow voles experience acute stress in response to weasel odour? / Q.E. Fletcher, R. Boonstra // *Can. J. Zool.* – 2006. – Vol. 84, No. 4. – P. 583–588.

Fryxell, J.M. Long-term dynamics of small-mammal populations in Ontario / J.M. Fryxell, J.B. Falls, E.A. Falls, R.J. Brooks // *Ecology.* – 1998. – Vol. 79, No. 1. – P. 213–225.

Gaines, M.S. An experimental analysis of dispersal in fluctuating vole populations: demographic parameters / M.S. Gaines, A.M. Vivas, C.L. Baker // *Ecology.* – 1979. – Vol. 60, No. 4. – P. 814–828.

Gaines, M.S. Dispersal in small mammals / M.S. Gaines, L.R. McClenaghan Jr. // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* – 1980. – Vol. 11. – P. 163–195.

Getz, L.L. Demography of fluctuating vole population: phase homogeneity of demographic variables / L.L. Getz, B. McGuire // *Basic Appl. Ecol.* – 2009. – Vol. 10, No. 2. – P. 170–177.

Getz, L.L. Twenty-five years of population fluctuations of *Microtus ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in three habitats in East-Central Illinois / L.L. Getz, J.E. Hofmann, B. McGuire, T.W. Dolan III // *J. Mammal.* – 2001. – Vol. 82, No. 1. – P. 22–34.

Getz, L.L. Vole population dynamics: factors affecting peak densities and amplitudes of annual *Microtus ochrogaster* population fluctuations / L.L. Getz, M.K. Oli, J.E. Hofmann, B. McGuire // *Basic Appl. Ecol.* – 2006. – Vol. 7, No. 2. – P. 97–107.

Getz, L.L. Vole population dynamics: influence of whether extremes on stoppage of population growth / L.L. Getz, J.E. Hofmann, M.K. Oli, B. McGuire // *Amer. Mid. Naturalist.* – 2007. – Vol. 158, No. 2. – P. 461–466.

Gliwicz, J. Age structure and dynamics of numbers in an island population of bank vole / J. Gliwicz // *Acta theriol.* – 1975. – Vol. 20, No. 1-14. – P. 57–59.

Graham, I.M. The impact of weasel predation on cyclic field voles survival: the specialist predator hypothesis contradicted / I.M. Graham, X. Lambin // *J. Anim. Ecol.* – 2002. – Vol. 71, No. 6. – P. 946–956.

Gustafsson, T.O. Comparison of sensitivity to social suppression of sexual maturation in captive male bank voles, *Clethrionomys glareolus*, originating from populations with different degrees of cyclicity / T.O. Gustafsson, C.B. Andersson, N.E. Nyholm // *Oikos.* – 1983. – Vol. 41, No. 2. – P. 250–254.

Hanski, I. Predation on competing rodent species: a simple explanation of complex patterns / I. Hanski, H. Henttonen // *J. Anim. Ecol.* – 1996. – Vol. 65, No. 2. – P. 220–232.

Hansson, L. *Clethrionomys* food: generic, specific and regional characteristic / L. Hansson // *Ann. Zool. Fenn.* – 1985a. – Vol. 22, No. 3 – P. 315–318.

Hansson, L. Composition of cyclic and non-cyclic vole populations: on the causes of variation in individual quality among *Clethrionomys glareolus* in Sweden / L. Hansson // *Oecologia*. – 1984. – Vol. 63, No. 2. – P. 199–206.

Hansson, L. Cycles and travelling waves in rodent dynamics: a comparison / L. Hansson // *Acta Theriol.* – 2002. – Vol. 47, No. 1. – P. 9–22.

Hansson, L. Food as a limiting factor for small rodent number / L. Hansson // *Oecologia*. – 1979. – Vol. 37, No. 3. – P. 297–314.

Hansson, L. Gradients in density variations of small rodents: the impotence of latitude and snow cover / L. Hansson, H. Henttonen // *Oecologia*. – 1985b. – Vol. 67, No. 3. – P. 394–402.

Hansson, L. Regional differences in cyclity and reproduction in *Clethrionomys* species. Are they related? / L. Hansson, H. Henttonen // *Ann. Zool. Fenn.* – 1985c. – Vol. 22, No. 3. – P. 277–288.

Haukioja, E. Plant availability hypothesis and other herbivore cycles: complementary or exclusive alternatives? / E. Haukioja, K. Kapiainen, P. Niemela, J. Tuomi // *Oikos*. – 1983. – Vol. 40, No. 3. – P. 419–432.

Heikkilä, J. Synchronous dynamics of microtine rodent populations on islands in Lake Inari in northern Fennoscandia: evidence for regulation by mustelid predators / J. Heikkilä, A. Below, I. Hanski // *Oikos*. – 1994. – Vol. 70, No. 2. – P. 245–252.

Henttonen, H. Comparison of amplitudes and frequencies (spectral analyses) of density variations in long-term data sets of *Clethrionomys* species / H. Henttonen, A. McGuire, L. Hansson // *Ann. Zool. Fenn.* – 1985. – Vol. 22, No. 3. – P. 221–227.

Henttonen, H. Interspecific competition between small rodents in subarctic and boreal ecosystems / H. Henttonen, A. Kaikusalo, J. Tast, J. Viitala // *Oikos*. – 1977. – Vol. 29, No. 3. – P. 581–590.

Henttonen, H. Rodent dynamics and community structure: *Clethrionomys rufocanus* in northern Fennoscandia and Hokkaido / H. Henttonen, L. Hansson, T. Saitoh // *Ann. Zool. Fenn.* – 1992. – Vol. 29, No. 1. – P. 1–6.

Hestbeck, J.B. Population regulation of cyclic mammals: the social fence hypothesis / J.B. Hestbeck // *Oikos*. – 1982. – Vol. 39, No. 2. – P. 157–163.

Holisova, V. The food of *Clethrionomys glareolus* at different population densities / V. Holisova // *Acta Scien. Nat. Brno*. – 1971. – Vol. 5, No. 11. – P. 1–34.

Hörnfeldt, B. Long-term decline in numbers of cyclic voles in boreal Sweden: analysis and presentation of hypotheses / B. Hörnfeldt // *Oikos*. – 2004. – Vol. 107, No. 2. – P. 376–392.

Hörnfeldt, B. Synchronous population fluctuations in voles, small game, owls, and tularemia in Northern Sweden / B. Hörnfeldt // *Oecologia*. – 1978. – Vol. 32, No. 2. – P. 141–152.

- Huitu, O. Competition, predation and interspecific synchrony in cyclic small mammal communities / O. Huitu, K. Norrdahl, E. Korpimäki // *Ecography*. – 2004. – Vol. 27, No. 2. – P. 197–206.
- Huitu, O. Phase dependence in winter physiological condition of cyclic voles / O. Huitu, I. Jokinen, E. Korpimäki, E. Koskela, T. Mappes // *Oikos*. – 2007. – Vol. 116, No. 4. – P. 565–577.
- Huitu, O. Spatial synchrony in vole population fluctuations – a field experiment / O. Huitu, J. Laaksonen, K. Norrdahl, E. Korpimäki // *Oikos*. – 2005. – Vol. 109, No. 3. – P. 583–593.
- Huitu, O. Temporal and spatial synchrony in small mammal population fluctuations: PhD thesis / Huitu Otso. – Turun Yliopisto, 2003. – 41 p.
- Ims, R.A. Collapsing population cycles / R.A. Ims, J.-A. Henden, S.T. Killengreen // *Trends Ecol. Evol.* – 2008. – Vol. 23, No. 2. – P. 79–86.
- Ims, R.A. Density-dependent dispersal and spatial population dynamics / R.A. Ims, H.P. Andreassen // *Proc. R. Soc. B*. – 2005. – Vol. 272, No. 1566. – P. 913–918.
- Ims, R.A. Geographical synchrony in microtine population cycles: a theoretical evaluation of the role of avian predators / R.A. Ims, H. Steen // *Oikos*. – 1990. – Vol. 57, No. 3. – P. 381–387.
- Ims, R.A. The effect of pregnancy failure on the onset of reproduction in sympatric populations of *Clethrionomys rutilus* and *Clethrionomys rufocanus* / R.A. Ims // *Ann. Zool. Fenn.* – 1985. – Vol. 22, No. 3. – P. 309–312.
- Innes, D.G.L. Factors affecting litter size in *Clethrionomys gapperi* / D.G.L. Innes, J.S. Millar // *Ann. Zool. Fennici*. – 1993. – Vol. 30, No. 3. – P. 239–245.
- Ishibashi, Y. Social organization of the vole *Clethrionomys rufocanus* and its demographic and genetic consequences: a review / Y. Ishibashi, T. Saitoh, M. Kawata // *Res. Popul. Ecol.* – 1998. – Vol. 40, No. 1. – P. 39–50.
- Jannett, F.J. Jr. Sex ratios in high-density populations of the montane vole *Microtus montanus*, and the behavior of territorial males / F.J. Jannett Jr. // *Behav. Ecol. Sociobiol.* – 1981. – Vol. 8, No. 4. – P. 297–307.
- Jensen, S.P. Lethal toxins in non-preferred foods: how plant chemical defences can drive microtine cycles / S.P. Jensen, C.P. Doncaster // *J. Theor. Biol.* – 1999. – Vol. 199, No. 1. – P. 63–85.
- Jensen, T.S. Seed production and outbreaks of non-cyclic rodent populations in deciduous forests / T.S. Jensen // *Oecologia*. – 1982. – Vol. 54, No. 2. – P. 184–192.
- Kaitala, V. Delayed female reproduction in equilibrium and chaotic populations / V. Kaitala, T. Mappes, H. Ylönen // *Evol. Ecol.* – 1997. – Vol. 11, No. 1. – P. 105–126.
- Kalela, O. On fluctuations in the number of arctic and boreal small rodents as a problem of production biology / O. Kalela // *Ann. Acad. Sci. Fenn.* – 1962. – Ser. A. – Vol. 66. – P. 1–38.

Kalela, O. Regulation of reproduction rate in subarctic population of *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) / O. Kalela // Ann. Acad. Sci. Fenn. – 1957. – Ser. A. – Vol. 4, No. 34. – P. 1–60.

Kalela, O. Sex ratio in wood lemming *Myopus schisticolor* (Lill.) in nature and captivity / O. Kalela, T. Oksala // Ann. Tuk. Ser. Au. – 1966. – Vol. 37. – P. 5–24.

Kaneko, Y. The biology of the vole *Clethrionomys rufocanus*: a review / Y. Kaneko, K. Nakata, T. Saitoh, N.C. Stenseth, O.N. Bjørnstad // Res. Popul. Ecol. – 1998. – Vol. 40, No. 1. – P. 21–37.

Kausrud, K.L. Linking climate change to lemming cycles / K.L. Kausrud, A. Mysterud, H. Steen, J.O. Vik, E. Østbye, B. Cazelles, E. Framstad, A.M. Eikeset, I. Mysterud, N. Solhøy, N.C. Stenseth // Nature. – 2008. – V. 456, No. 6. – P. 93–97.

Klemola, T. Do delayed effects of overgrazing explain population cycles in voles? / T. Klemola, K. Norrdahl, E. Korpimäki // Oikos. – 2000. – Vol. 90, No. 3. – P. 509–516.

Klemola, T. Does avian predation risk depress reproduction of voles? / T. Klemola, E. Korpimäki, K. Norrdahl // Oecologia. – 1998. – Vol. 115, No. 1-2. – P. 149–153.

Klemola, T. Rate of population change in voles from different phases of the population cycle / T. Klemola, E. Korpimäki, M. Koivula // Oikos. – 2002. – Vol. 96, No. 2. – P. 291–298.

Kokko, H. Breeding suppression and predator-prey dynamics / H. Kokko, G.D. Ruxton // Ecology. – 2000. – Vol. 81, No. 1. – P. 252–260.

Korpela, K. Does personality in small rodents vary depending on population density? / K. Korpela, J. Sundell, H. Ylönen // Oecologia. – 2011. – Vol. 165, No. 1. – P. 67–77.

Korpimäki, E. Dynamic effects of predators on cyclic voles: field experimentation and model extrapolation / E. Korpimäki, K. Norrdahl, T. Klemola, T. Pettersen, N.C. Stenseth // Proc. R. Soc. Lond. B. – 2002. – Vol. 269, No. 1495. – P. 991–997.

Korpimäki, E. Experimental reduction of predators reverses the crash phase of small-rodent cycles / E. Korpimäki, K. Norrdahl // Ecology. – 1998. – Vol. 79, No. 7. – P. 2448–2455.

Korpimäki, E. Predation causing synchronous decline phases in microtine and shrew populations in Western Finland / E. Korpimäki // Oikos. – 1986. – V. 46, No. 1. – P. 124–127.

Korpimäki, E. Predator-induced synchrony in population oscillations of coexisting small mammal species / E. Korpimäki, K. Norrdahl, O. Huitu, T. Klemola // Proc. R. Soc. B. – 2005. – Vol. 272, No. 1559. – P. 193–202.

Krebs, C.J. Climatic determinants of berry crops in the boreal forest of the southwestern Yukon / C.J. Krebs, R. Boonstra, K. Cowcill, A.J. Kenney // Botany. – 2009. – Vol. 87, No. 4. – P. 401–408.

Krebs, C.J. Do changes in berry crops drive population fluctuations of rodents in the southwestern Yukon / C.J. Krebs, K. Cowcill, R. Boonstra, A.J. Kenney // J. Mammal. – 2010. – Vol. 91, No. 2. – P. 500–509.

Krebs, C.J. *Microtus* population biology: demographic changes in fluctuating populations of *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in Southern Indiana / C.J. Krebs, B.L. Keller, R.H. Tamarin // Ecology. – 1969. – Vol. 50, No. 4. – P. 587–607.

Krebs, C.J. Population cycles in small mammals / C.J. Krebs, J. Myers // Adv. Ecol. Res. – 1974. – Vol. 8. – P. 267–399.

Krebs, C.J. Problems and pitfalls in relating climate variability to population dynamics / C.J. Krebs, D. Berteaux // Clim. Res. – 2006. – Vol. 32, No. 2. – P. 143–149.

Krebs, C.J. Synchrony in lemmings and voles populations in the Canadian Arctic / C.J. Krebs, A.J. Kenney, S. Gilbert, K. Danell, A. Angerbjorn, S. Erlinge, R. Bromley, C. Shank, S. Carriere // Can. J. Zool. – 2002. – Vol. 80, No. 8. – P. 1323–1330.

Kusumoto, K. Effects of cold stress on immune function in the grey-sided vole, *Clethrionomys rufocanus* / K. Kusumoto, T. Saitoh // Mammal study. – 2008. – Vol. 33, No. 1. – P. 11–18.

Lack, B. The natural regulation of animal numbers / B. Lack. – Oxford: Clarendon Press, 1954. – 279 p.

Lambin, X. Vole population cycles in northern and southern Europe: is there a need for different explanations for single pattern? / X. Lambin, V. Bretagnolle, N.G. Yoccoz // J. Anim. Ecol. – 2006. – Vol. 75, No. 2. – P. 340–349.

Lidicker, W. The role of dispersal in the demography of small mammals / W. Lidicker // Small Mammals: Their Production and Population Dynamics. – London: Cembr. Univ. Press, 1975. – P. 103–128.

Liebhold, A. Spatial synchrony in population dynamics / A. Liebhold, W.D. Koenig, O.N. Bjørnstad // Ann. Rev. Ecol. Syst. – 2004. – Vol. 35. – P. 467–490.

Lõhmus, A. Vole-induced regular fluctuations in the Estonian owl populations / A. Lõhmus // Ann. Zool. Fenn. – 1999. – Vol. 36, No. 3. – P. 167–178.

Loman, J. Small rodent population synchrony in western Sweden. Effects of landscape structure / J. Loman // Web Ecology. – 2008. – Vol. 8, No. 1. – P. 14–21.

Martell, A. Comparative demography of *Clethrionomys rutilus* in taiga and tundra in low Arctic / A. Martell, W. Fuller // Can. J. Zool. – 1979. – Vol. 57, No. 11. – P. 2106–2120.

Massey, F.P. Are silica defences in grasses driving vole population cycles? / F.P. Massey, M.J. Smith, X. Lambin, S.E. Hartley // Biol. Lett. – 2008. – Vol. 4, No. 4. – P. 419–422.

Mateo, J.M. Sexual maturation in male prairie voles: effects of the social environment / J.M. Mateo, W.G. Holmes, A.M. Bell, M. Turner // Physiol. Behave. – 1994. – Vol. 56, No. 2. – P. 299–304.

May, R.M. Models for single populations / R.M. May // *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. – Oxford, 1981. – P. 4–25.

Moran, P.A.P. The statistical analysis of the Canadian Lynx cycle. II. Synchronization and meteorology / P.A.P. Moran // *Austral. J. Zool.* – 1953. – Vol. 1, No. 3. – P. 291–298.

Morris, D.W. Rodent population cycles: life history adjustments to age-specific dispersal strategies and intrinsic time lags / D.W. Morris // *Oecologia*. – 1984. – Vol. 64, No. 1. – P. 8–13.

Moshkin, M. Population dynamics of the bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) in West Siberia / M. Moshkin, A. Dobrotvorsky, E. Novikov, V. Panov, V. Ilyashenko, S. Onishchenko, V. Sergeev // *Bank vole biology: Recent advances in the population biology of a model species*. Pol. J. Ecol. – 2000. – Suppl. 48. – P. 107–112.

Myers, J.H. Genetic, behavioral and reproductive attributes of dispersing field voles *Microtus pennsylvanicus* and *M. ochrogaster* / J.H. Myers, C.J. Krebs // *Ecol. Monogr.* – 1971. – Vol. 41, No. 1. – P. 53–78.

Myllymäki, A. Interactions between the field vole *Microtus agrestis* and its microtine competitors in central Scandinavian populations / A. Myllymäki // *Oikos*. – 1977. – Vol. 29, No. 3. – P. 570–580.

Myrberget, S. Geographical synchronism of cycles of small rodents in Norway / S. Myrberget // *Oikos*. – 1973. – Vol. 24, No. 2. – P. 220–224.

Nakata, K. Regulation of reproduction rate in a cyclic population of red-backed vole, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae* / K. Nakata // *Res. Popul. Ecol.* – 1989. – Vol. 31, No. 2. – P. 185–209.

Norrdahl, K. Changes in population structure and reproduction during a 3-yr population cycle of voles / K. Norrdahl, E. Korpimäki // *Oikos*. – 2002. – Vol. 96, No. 2. – P. 331–345.

Norrdahl, K. Mortality factors in a cyclic vole population / K. Norrdahl, E. Korpimäki // *Proc. R. Soc. Lond. B.* – 1995. – Vol. 261, No. 1360. – P. 49–53.

Norrdahl, K. Predator-induced changes in population structure and individual quality of *Microtus* voles: a large-scale field experiment / K. Norrdahl, H. Heinilä, T. Klemola, E. Korpimäki // *Oikos*. – 2004. – Vol. 105, No. 2. – P. 312–324.

Novikov, E. Sexual maturation, adrenocortical function and population density of red-backed vole, *Clethrionomys rutilus* (Pall.) / E. Novikov, M. Moshkin // *Mammalia*. – 1999. – Vol. 62, No. 4. – P. 529–540.

Okhotina, M.V. Effect of *Mammanidula asperocutis* Sadovskaja in Skrjabin, Sihobalova et Sulc, 1954 (Nematoda), on the population size of shrews of the genus *Sorex* / M.V. Okhotina, E.V. Nadtochy // *Acta Parasitol. Polon.* – 1970. – Vol. 18, No. 8. – P. 81–84.

Oli, M.K. Population cycles in small mammals: the role of sexual maturity / M.K. Oli, F. Dobson // *Oikos*. – 1999. – Vol. 86, No. 3. – P. 557–568.

Oli, M.K. Population cycles in small mammals: the α -hypothesis / M.K. Oli, F. Dobson // *J. Mammal.* – 2001. – Vol. 82, No. 2. – P. 573–581.

Oli, M.K. Population cycles of small rodents are caused by specialist predators: or are they? / M.K. Oli // *Trends Ecol. Evol.* – 2003. – Vol. 18, No. 3. – P. 105–107.

Post, E. Synchronization of animal population dynamics by large-scale climate / E. Post, M.C. Forchhammer // *Nature*. – 2002. – Vol. 420, No. 6912. – P. 168–171.

Predavec, M. Cycles and synchrony in the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) in Arctic North America / M. Predavec, C.J. Krebs, K. Danell, R. Hyndman // *Oecologia*. – 2001. – Vol. 126, No. 2. – P. 216–224.

Ranta, E. Synchrony in population dynamics / E. Ranta, V. Kaitala, J. Lindström, H. Linden // *Proc. R. Soc. Lond. B*. – 1995. – Vol. 262, No. 1364. – P. 113–118.

Reynolds, J. The role of silica defences in driving vole population cycles / J. Reynolds // *The 8-th European Conference on Mathematical and Theoretical Biology and Annual Meeting of the Society for Mathematical Biology: Abstracts of section talks (Krakow, June 28–July 2, 2011)*. – Krakow, 2011. – P. 314–315.

Ripa, J. Analyzing the Moran effect and dispersal: their significance and interaction in synchronous population dynamics / J. Ripa // *Oikos*. – 2000. – Vol. 89, No. 1. – P. 175–187.

Saitoh, T. Control of female maturation in high density populations of the red-backed vole, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae* / T. Saitoh // *J. Anim. Ecol.* – 1981. – Vol. 50, No. 1. – P. 79–87.

Saitoh, T. Density-dependence in fluctuating grey-sided vole populations / T. Saitoh, N.C. Stenseth, O.N. Bjørnstad // *J. Anim. Ecol.* – 1997. – Vol. 66, No. 1. – P. 14–24.

Saitoh, T. The population dynamics of the vole *Clethrionomys rufocanus* in Hokkaido, Japan / T. Saitoh, N.C. Stenseth, O.N. Bjørnstad // *Res. Popul. Ecol.* – 1998. – Vol. 40, No. 1. – P. 61–76.

Sandell, M. «Cyclic» and «non-cyclic» small mammal populations: an artificial dichotomy / M. Sandell, M. Aström, O. Atlegrim, K. Danell, L. Edenius, J. Hjältén, P. Lundberg, T. Palo, R. Pettersson, G. Sjöberg // *Oikos*. – 1991. – Vol. 61, No. 2. – P. 281–284.

Seldal, T. Grazing-induced proteinase inhibitors: a possible cause for lemming population cycles / T. Seldal, K.-J. Andersen, G. Högstedt // *Oikos*. – 1994. – Vol. 70, No. 1. – P. 3–11.

Sheftel, B.I. Long-term and seasonal dynamics of shrews in Central Siberia / B.I. Sheftel // *Ann. Zool. Fenn.* – 1989. – Vol. 26, No. 4. – P. 357–369.

Sheftel, B.I. Role of different mechanisms in type determination of population dynamics for small mammals from boreal forestry zone / B.I. Sheftel // Biological diversity and nature conservation: theory and practice for teaching. – M.: KMK Scientific Press, 2010. – P. 130–143.

Solomon, N.G. Cooperative breeding in mammals / N.G. Solomon, J.A. French. – Cambridge: Cambridge university press, 1997. – 390 p.

Steen, H. Spatial and temporal patterns of small rodents population dynamics at a regional scale / H. Steen, R.A. Ims, G. Sonerud // Ecology. – 1996. – Vol. 77, No. 8. – P. 2365–2372.

Stenseth, N.C. A gradient from stable to cyclic populations of *Clethrionomys rufocanus* in Hokkaido, Japan / N.C. Stenseth, O.N. Bjørnstad, T. Saitoh // Proc. R. Soc. Lond. B. – 1996. – Vol. 263, No. 1374. – P. 1117–1126.

Stenseth, N.C. Population dynamic consequences of female territoriality in bank voles / N.C. Stenseth // Acta theriol. – 1985. – Vol. 30, No. 28. – P. 445–460.

Sundell, J. Experimental tests of the role of predation in the population dynamics of voles and lemmings / J. Sundell // Mammal Rev. – 2006. – Vol. 36, No. 2. – P. 107–141.

Sundell, J. Large-scale spatial dynamics of vole populations in Finland revealed by the breeding success of vole-eating avian predators / J. Sundell, O. Huitu, H. Henttonen, A. Kaikusalo, E. Korpimäki, H. Pietiäinen, P. Saurola, I. Hanski // J. Anim. Ecol. – 2004. – Vol. 73, No. 1. – P. 167–178.

Sundell, J. Population dynamics of microtine rodents: an experimental test of the predation hypothesis / J. Sundell // Oikos. – 2003. – Vol. 101, No. 2. – P. 416–427.

Tast, J. Comparisons between rodents cycles and plant production in Finland Lapland / J. Tast, O. Kalela // Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. Biol. – 1971. – Vol. 186. – P. 1–14.

Tast, J. Population fluctuations of *Sorex araneus* at Kilpisjärvi, Finnish Lapland, as compared with rodent cycles / J. Tast, A. Kaikusalo, A. Jarvinen // Advances in the biology of shrews II. Special Publication of the International Society of Shrew Biologists. – Vol. 1. – New York: International Society of Shrew Biologists, 2005. – P. 215–228.

Tkadlec, E. A new geographical gradient in vole population dynamics / E. Tkadlec, N.C. Stenseth // Proc. R. Soc. Lond. B. – 2001. – Vol. 268, No. 1476. – P. 1547–1552.

Tkadlec, E. Small rodent population fluctuations: the effects of age structure and seasonality / E. Tkadlec, J. Zejda // Evol. Ecol. – 1998. – Vol. 12, No. 2. – P. 191–210.

Turchin, P. Availability of food and the population dynamics of arvicoline rodents / P. Turchin, G.O. Batzli // Ecology. – 2001. – Vol. 82, No. 6. – P. 1521–1534.

Viitala, J. Voles killed by ticks - an unsuccessful attempt to introduce north Finnish *Clethrionomys rufocanus* into an enclosure in central Finland / J. Viitala, T. Kojola, H. Ylonen // Ann. Entomol. Fenn. – 1986. – Vol. 52, No. 1. – P. 32–35.

Vladimirova, E.G. Participation of apoptotic proteins in hypothalamic regulation of volume of population of the red-backed vole *Clethrionomys rutilus* / E.G.Vladimirova, E.V. Chernigovskaya // J. Evol. Biochem. Physiol. – 2012. – Vol. 48, No. 1. – P. 74–82.

Wang, H. The roles of predator maturation delay and functional response in determining the periodicity of predator – prey cycles / H. Wang, J.D. Nagy, O. Gilg, Y. Kuang // Math. Biosci. – 2009. – Vol. 221, No. 1. – P. 1–10.

Whitney, P. Population ecology of two sympatric species of subarctic microtine rodents / P. Whitney // Ecol. Monogr. – 1976. – Vol. 46, No. 1. – P. 85–104.

Wolff, J.O. Adult female prairie voles and meadow voles do not suppress reproduction in their daughters / J.O. Wolff, A.S. Dunlap, E. Ritchhart // Behavioural Processes. – 2001. – Vol. 55, No. 3. – P. 157–162.

Ylönen, H. Is the antipredatory response in behaviour reflected in stress measured in faecal corticosteroids in small rodent? / H. Ylönen, J.A. Eccard, I. Jokinen, J. Sundell // Behav. Ecol. Sociobiol. – 2006. – Vol. 60, No. 3. – P. 350–358.

Ylönen, H. Vole cycles and antipredatory behaviour / H. Ylönen // Trends Ecol. Evol. – 1994. – Vol. 9, No. 11. – P. 426–430.

Yoccoz, N. Growth and reproduction in island and mainland populations of the vole *Microtus epiroticus* / N. Yoccoz, R.A. Ims, H. Steen // Can. J. Zool. – 1993. – Vol. 71, No. 12. – P. 2518–2527.

Zakharov, V.M. Developmental stability and population dynamics in the common shrew, *Sorex araneus* / V.M. Zakharov, E. Pankakoski, B.I. Sheftel, A. Peltonen, I. Hanski // Amer. Nat. – 1991. – Vol. 138, No. 4. – P. 797–810.

Zejda, J. Litter size in *Clethrionomys glareolus* Schreber 1780 / J. Zejda // Zool. Listy. – 1966. – Vol. 15, No. 3. – P. 193–206.

Zub, K. Cyclic voles and shrews and non-cyclic mice in a marginal grassland within European temperate forest / K. Zub, B. Jedrzejewska, W. Jedrzejewski, K.A. Barton // Acta Theriol. – 2012. – Vol. 57, No. 3. – P. 205–216.