



### Издатель

ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»  
Российская Федерация, г.Петрозаводск, пр.Ленина,33

Научный электронный журнал

## ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

### № 3 (49). Сентябрь, 2023

#### Главный редактор

А. В. Коросов

#### Редакционный совет

В. Н. Большаков  
А. В. Воронин  
Э. В. Ивантер  
Н. Н. Немова  
Г. С. Розенберг  
А. Ф. Титов  
Г. С. Антипина  
В. В. Вапиров  
А. М. Макаров

#### Редакционная коллегия

Т. О. Волкова  
Е. П. Иешко  
В. А. Илюха  
Н. М. Калинкина  
J. P. Kurhinen  
А. Ю. Мейгал  
J. B. Jakovlev  
B. Krasnov  
A. Gugotek  
В. К. Шитиков  
В. Н. Якимов

#### Службы поддержки

А. Г. Марахтанов  
Е. В. Голубев  
С. Л. Смирнова  
Н. Д. Чернышева  
М. Л. Киреева

ISSN 2304-6465

#### Адрес редакции

185910, Республика Карелия, г.Петрозаводск, пр. Ленина, 33. Каб. 453

E-mail: [ecopri@psu.karelia.ru](mailto:ecopri@psu.karelia.ru)

<http://ecopri.ru>





УДК УДК 599.363: 591.526

# ЗАКОНОМЕРНОСТИ И ФАКТОРЫ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*MYODES GLAREOLUS* SCHR.) НА ЗАПОВЕДНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ

ИВАНТЕР

Эрнест Викторович

доктор биологических наук, Карельский научный центр РАН,  
[ivanter@petsu.ru](mailto:ivanter@petsu.ru)

**Ключевые слова:**  
ареал  
границы ареала  
колебания  
оптимум  
пессимум полевки  
плотность  
популяции  
цикл

**Аннотация:** На основе материалов, полученных на заповедных территориях Восточной Фенноскандии, анализируется ход и факторы многолетней динамики численности (1958–2018 гг.) рыжей полевки (*Myodes glareolus* Schr.) в условиях приграничной северной области ее распространения. Установлено, что исследуемый вид характеризуется здесь невысокой, по сравнению с оптимумом ареала, численностью (1.9 экз. на 100 лов.-сут., 1.7 – на 10 кан. -сут.), однако продолжает сохранять лидирующее положение в общем населении мелких млекопитающих, составляя 50.5 % в уловах ловушко-линиями и около 10 % в отловах канавками, где уступает первое место по численности лишь обыкновенной бурозубке. Выявлены резко выраженные многолетние изменения численности, характеризующиеся значительной амплитудой колебаний и неритмичной сменой кратковременных относительно высоких подъемов весьма длительными и глубокими депрессиями. В отличие от центральных оптимальных зон ареала, где значительную регулирующую роль играют внутривидовые компенсаторные механизмы, на его северной периферии эту функцию выполняют внешние, в основном погодно-фенологические факторы, отличающиеся в условиях северных пределов ареала крайней экстремальностью и неритмическим проявлением. Анализ полученных материалов позволяет заключить, что среди всего многообразия факторов, определяющих для приграничных популяций рыжей полевки экологическую обстановку года, наиболее существенны для роста численности сроки наступления весны, температура и сумма осадков в конце весны – начале лета, а также урожай семян хвойных деревьев (во многом определяющий для населения лесных грызунов кормовые условия перезимовки). Сопоставление результатов многолетних исследований на четырех стационарных участках Восточной Фенноскандии – заповедники «Кивач» и «Костомукшский», национальный парк «Ладожские шхеры» и заказник «Каскеснаволоцкий» с полученными в центральной части ареала выявило как сходство, так и ряд характерных различий. В целом же для населения карельских стационаров обнаруживается более широкий спектр переходов сезонных динамик из одной фазы в другие. В результате на диаграмме спектральной плотности диапазон максимальных плотностей размыт и располагается в области 2.5–5.5 года. Кроме того, появление в динамике периферической популяции циклов больших длительностей может формировать «псевдоциклы медленных колебаний», которые наблюдаются на спектрограмме на периодах более 7 лет. В целом же динамика численности и структуры населения периферической популяции более всего напоминает один из типичных сценариев перехода хаотического движения через некоторые промежуточные состояния к стационарному. При таком характере динамики всплески хаотического поведения чередуются с участками, на которых могут происходить почти правильные периодические колебания.

© Петрозаводский государственный университет

Получена: 28 июля 2023 года

Подписана к печати: 03 октября 2023 года

## Введение

Проблема динамики численности животных продолжает вызывать большой интерес. Между тем результаты исследований в этой области чаще всего публикуются в виде кратких обзоров, основывающихся на относительно непродолжительных наблюдениях, и практически лишены каких-либо обобщений. Это в полной мере относится и к работам, посвященным одному из самых многочисленных и широко распространенных видов наземных млекопитающих Палеарктики – рыжей полевке *Myodes (Clethrionomys) glareolus* Schr. Особенно слабо исследованы ее северные периферические популяции и, в частности, закономерности и факторы их динамики численности. Цель настоящей работы – восполнить этот пробел результатами многолетних (1958–2018 гг.) исследований, выполненных в отношении указанного вида на заповедных территориях Восточной Фенноскандии, куда относятся заповедники «Кивач» и «Костомукшский», Национальный парк «Ладожские шхеры» и Заказник «Каскеснаволоцкий», представляющие для рыжей полевки северную периферию ареала. При этом главное внимание предполагается уделить наименее изученным аспектам популяционной экологии вида и, в частности, закономерностям и факторам многолетней динамики его численности вблизи северных границ распространения.

Как известно, более или менее ритмические изменения биологических процессов являются неотъемлемой частью жизни. При этом существует несколько точек зрения относительно причин возникновения циклических колебаний демографических характеристик популяции. Согласно первой, жизнедеятельность многих видов живых организмов определяется в основном внешними по отношению к ним явлениями и процессами (сезонная ритмика природы, погодные условия, кормовая база и т. д.). Но при этом совершенно ясно, что живые существа не пассивные участники биосферных процессов, они и сами изменяются, и активно преобразуют среду своего обитания для того, чтобы оптимально согласовать ритм своих жизненных циклов с процессами, протекающими во внешней среде. Поэтому наиболее вероятными следует считать взгляды, согласно которым жизнедеятельность популяций определяется как внутривидовыми процессами, так и внешними фактора-

ми. Степень влияния внешних и внутривидовых факторов не одинакова для различных видов организмов. Более того, она может значительно изменяться даже для одного и того же вида мелких млекопитающих в зависимости от того, в какой природно-климатической зоне он обитает (Ивантер, 1975, 2018; Henttonen et al., 1988; Ивантер, Жигальский, 2000; Жигальский, 2002, 2012; Бобрецов, 2009 и др.).

Для рыжей полевки, как и для многих других видов животных, пространство, в пределах которого протекает полный жизненный цикл видового населения, можно условно разделить на две части. Области, где вид с эволюционной точки зрения обитает достаточно длительное время и в которых процессы собственной жизнедеятельности наилучшим образом согласованы с ритмическими изменениями внешней среды – это оптимальные местообитания в центре ареала. Периферию ареала с пессимальными местообитаниями в различных его точках вид заселил и продолжает заселять сравнительно недавно, и поэтому приспособления, имеющиеся у него к этим условиям, не столь совершенны (Андреева, Окулова, 2009; Лукьянова, 2023; Johannesen, Mauritzen, 1999). На этой основе и сложилось мнение о том, что процессы жизнедеятельности животных, обитающих в оптимуме ареала, развиваются главным образом под влиянием эндогенных, внутривидовых факторов. Жизненный же цикл животных, обитающих на периферии ареала, в значительной степени определяется внешними, экзогенными условиями, которые на периферии ареала отличаются неустойчивостью и экстремальностью (Ивантер, 1975, 2008). Следовательно, можно ожидать, что и характер изменений численности, и продолжительность жизненных циклов у полевок, обитающих на периферии ареала, будут, главным образом, связаны с изменениями внешних условий. Исследования, подтверждающие высказанное заключение, были проведены на красно-серой полевке в Финляндии (Johannesen et al., 2002), на красной полевке о. Хокайдо (Япония) (Stenseth et al., 1996), рыжей полевке Швеции (Hansson, Henttonen, 1985) и на красной и рыжей полевках, обитающих в различных регионах России (Жигальский, 2002, 2011, 2012). Для проверки этой гипотезы мы сопоставили данные по популяционной экологии рыжей полевки, полученные

нами в Карелии (северная периферия ареала), с материалами литературы, относящимися к центру (оптимальной части) области распространения (Жигальский, 2011).

## Материалы

В основу работы положены материалы исследований популяционной динамики рыжей полевки, проводившихся на нескольких полевых стационарах, расположенных в Северной (Костомукшский заповедник, 1999–2010 гг.), Средней (заповедник «Кивач»), 1958–1963, 1974–2006 гг.) и Южной Карелии (Национальный парк «Ладожские шхеры» и «Каскеснаволоцкий заказник» (в 1965–2017 гг.). Все карельские стационары расположены в бореальной подзоне среднетаежных лесов, здесь же проходит северо-западная граница распространения рыжей полевки (61°40' с. ш., 33°30' в. д.). На территории всех обследованных стационаров, кроме Костомукшского заповедника, представляющего для нее северный предел распространения и где она крайне редка, рыжая полевка доминирует. Ее доля в составе населения мелких млекопитающих этих стационаров колеблется по годам от 55 до 85 %. По заповеднику «Кивач» и Каскеснаволоку результаты многолетних учетов мелких млекопитающих были обобщены А. П. Кутенковым (2006) и А. Е. Якимовой (2018).

## Методы

Для оценки состояния и численности популяций изучаемого вида нами применялись два широко распространенных метода относительных учетов мышевидных грызунов – ловушко-линиями и ловчими канавками. Первый заключался в расстановке параллельных (на расстоянии 25 м одна от другой) линий давилок (капканчиков Геро) по 25–50 шт. в каждой, расставленных с интервалом в 5 м. Они равномерно распределялись по всем обследуемым биотопам и действовали по 2–4 суток. Приманкой служили кусочки смоченной подсолнечным маслом корочки ржаного хлеба. Проверку ловушек проводили 1 раз в сутки. За показатель обилия принимали число зверьков, попавших за одни сутки работы 100 ловушек (на 100 лов.-сут.), и выраженную в процентах долю данного вида в общем улове ловушками (относительное обилие в населении мелких млекопитающих, или индекс доминирования, %). Учет и отлов канавками проводился с помощью 30-метровых траншей, имевших по три металлических конуса, сужающихся к горло-

вине и врытых таким образом, чтобы верхний их край находился вровень с дном канавки. Показатель обилия – число зверьков, попавших в конусы за 10 суток работы одной канавки (на 10 кан.-сут.), и относительное число зверьков данного вида в долях от общего отлова (индекс доминирования, %). При этом общий объем проведенных учетов превышает 360 тыс. ловушко-суток и более 9 тыс. канавко-суток. Всего с помощью ловушко-линий было добыто 12680 экз. рыжих полевок, а канавками – 1083.

Измерения, вскрытия и морфологический анализ добытых зверьков проводили по общей схеме (Карасева и др., 2008). Возраст рыжих полевок определяли с точностью до двух месяцев по стадии формирования шейки второго верхнего коренного зуба и по доле, которую составляет высота корня от высоты всего зуба (Тупикова и др., 1970). В работе использованы три возрастных класса: 1–2; 3–6 и 7–16 мес. У каждого добытого зверька, помимо возраста, определяли гистологическое состояние генеративных органов. Беременность устанавливали по наличию пробки во влагалище, желтым телам в яичниках и эмбрионам в матке. У самцов измеряли семенники и их придатки, регистрировали сперматогенез (с выборочной проверкой мазков под микроскопом). К половозрелым или размножающимся самкам относили беременных или родивших, а к половозрелым самцам – животных с развитыми придатками семенника (длиной не менее 8–9 мм) и с начавшимся сперматогенезом.

Состояние популяций описывали с помощью трех групп показателей: по относительной численности, доле соответствующих возрастно-половых групп и экологической структуре популяции (доле различных возрастно-половых группировок). Каждое отловленное животное относили к одной из групп согласно их полу, возрасту и репродуктивному состоянию. В каждом возрастном классе самок относили к группе размножавшихся, беременных и неполовозрелых, а самцов к неполовозрелым и половозрелым. Общее число анализируемых популяционных показателей превышало 15.

Достоверность различий между статистическими выборками оценивали с помощью независимого от характера распределения непараметрического критерия Фридмана (Friedman ANOVA). Для обработки данных использовали также методы многомерной статистики: спектральный, дисперсионный,

дискриминантный и спектральный анализы. Выводы относительно значимости долей в совокупности и сравнение долей, принадлежащих к разным генеральным совокупностям, проводили по методу выборочных долей. Различия считались достоверными на уровне значимости  $p < 0.05$ .

## Результаты

### *Демографическая характеристика популяций*

Как следует из проведенных исследований, сезонная динамика популяций рыжей полевки на всех карельских стационарах типична для лесных полевок умеренной зоны (Тупикова, Коновалова, 1971; Ивантер, 1981, 2008; Окулова, 1986; Henttonen et al., 1988; Ивантер, Жигальский, 2000 и др.). В начале сезона размножения численность зверьков низка, летом постепенно возрастает, а осенью продолжает расти (рис. 1, 2). В условиях же оптимума ареала, например в удмурдских южно-таежных лесах Вятско-Камского междуречья (Тупикова, Коновалова, 1971), она не только во все периоды держится на достоверно более высоком уровне, но и отличается иной конфигурацией: так, осенью она не растёт, как в Карелии, а вновь снижается, причем эти различия статистически достоверны (критерий Фрийдмана  $p < 0.0005$ ). Кроме того, многолетняя средняя за сезон размножения численность рыжих полевок в Карелии в 3 раза ниже, чем в Удмуртии, а в течение осенне-зимнего периода снижается еще более значительно: если в Удмуртии полевок, рожденных в предыдущих году, весной остается 47.5 %, то в Карелии – всего 31.3 %. Что же касается низких показателей весенней численности полевок в карельской популяции, то они могут являться как следствием малой экологической емкости среды, так и высокой зимней смертности животных, связанной с ужесточением условий существования. При этом отмеченные географические различия в сезонной динамике рыжей полевки выражаются как в снижении ее численности в направлении с юга на север, так и в значительно более поздних сроках начала и окончания размножения. В карельской популяции рыжей полевки период размножения заметно менее продолжителен, что вообще характерно для всех северных широт (Ивантер, 1975; Ивантер, Жигальский, 2000; Torre, Arrizabalaga, 2008; Бобрецов, 2009; Bjornstad et al., 1998). При этом сроки окончания репродуктивного периода варьируют в большей степени, чем

сроки его начала. Помимо фенологически обусловленного снижения интенсивности размножения и его полного прекращения во второй половине лета, они определяются еще и уровнем поголовья популяции. При высокой численности размножение заканчивается уже в июле, а при низкой – беременные самки встречаются в отловах в сентябре – октябре (Жигальский, 2002; Ивантер, 2008).

Наибольшая доля размножающихся самок рыжей полевки как в оптимуме, так и на периферии ареала наблюдается в начале репродуктивного периода (см. рис. 1б). К осени она и в Карелии, и в Удмуртии (Тупикова, Коновалова, 1971) постепенно снижается, как, впрочем, и доли половозрелых самцов. Однако средняя за сезон размножения доля половозрелых самцов и самок для карельской популяции оказалась достоверно выше, чем в оптимуме ареала: 56.3 % против 36.3 %. Это с очевидностью свидетельствует о характерной для периферии ареала компенсаторной интенсификации репродукции.

Согласно полученным данным (см. рис. 1, 2), возрастной состав популяции также находится в прямой зависимости от сроков начала и окончания размножения, а также от интенсивности репродукционного процесса в течение лета. Возрастная структура – один из важнейших показателей популяции. Она формируется под действием процессов размножения и смертности, подвержена сильным колебаниям, но и сама в значительной степени определяет направление и интенсивность этих процессов. В условиях северной периферии ареала за один сезон размножения население рыжей полевки практически полностью обновляется, и лишь единичные зверьки доживают до двух лет.

Результат различной репродуктивной стратегии популяций определяет основные отличия в их возрастной структуре (см. рис. 1 а-в). На северной периферии ареала размножение начинается позже, поэтому до середины мая в уловах присутствуют исключительно перезимовавшие полевки (рис. 1 а). В июне здесь появляются прибылые зверьки, но доля их не превышает 50 %, тогда как в условиях оптимума (в Удмуртии) она достигает 70 %. Далее вплоть до сезонного пика их численность как в условиях периферии, так и в оптимуме ареала возрастная структура популяции остается неизменной (рис. 1 б-в). В условиях Карелии к осени значительная часть молодых полевок становится половозрелой и принимает участие в размножении,

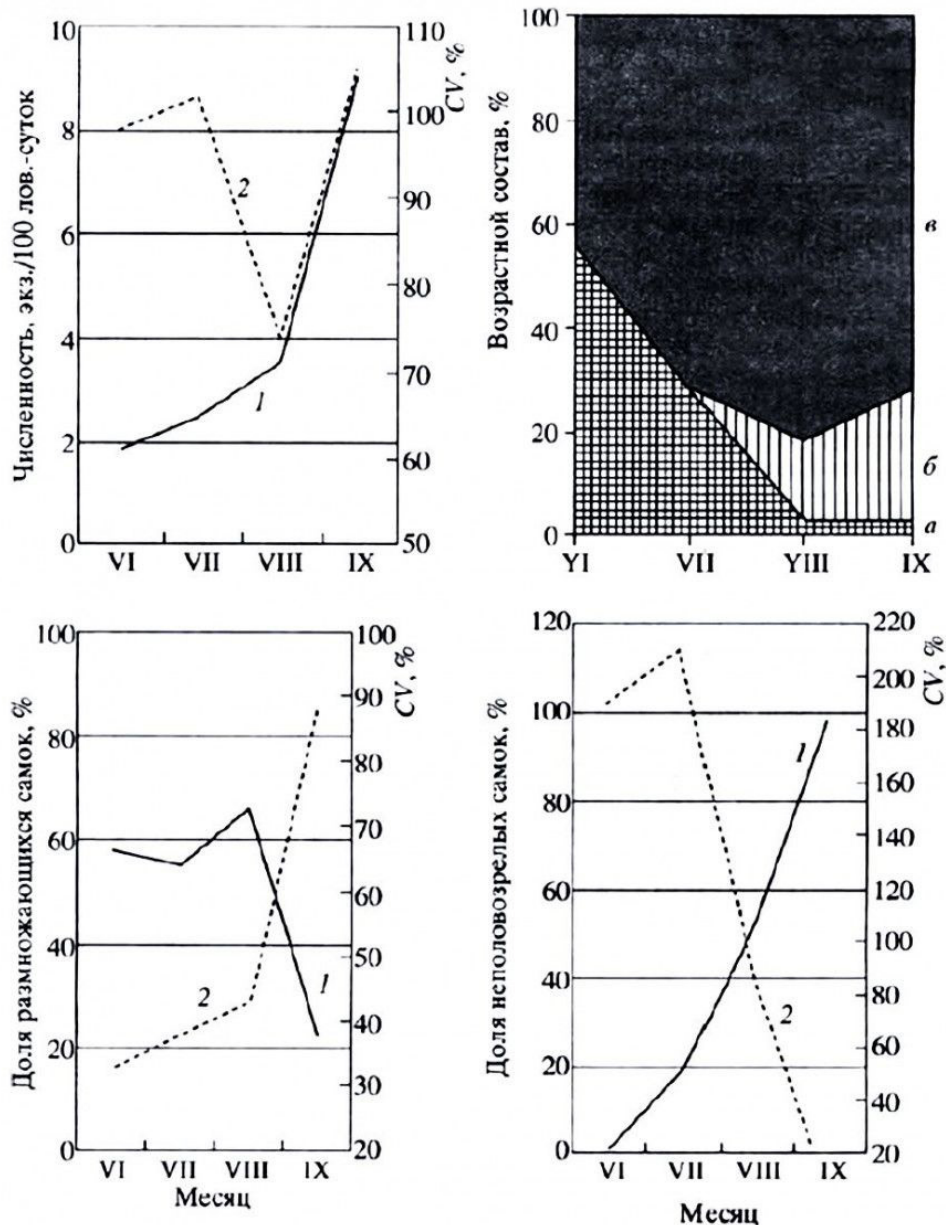


Рис. 1. Среднестатистические значения демографических характеристик популяции рыжей полевки в ельниках-зеленомошниках: 1 – показатель, 2 – коэффициент вариации; а – перезимовавшие особи, б – в возрасте 3–6 мес., в – в возрасте 1–2 мес.

Fig. 1. The average values of demographic characteristics of the bank vole population in spruce-mosses: 1 – indicator, 2 – coefficient of variation; a – overwintered individuals, b – at the age of 3–6 months, v – at the age of 1–2 months

а это приводит к снижению жизнестойкости и повышенной смертности в осенне-зимний период. Именно поэтому весенняя численность зверьков из года в год удерживается здесь на низком уровне. Кроме того, у малого числа перезимовавших самок рождается соответственно меньшее число детенышей, что в совокупности с неустойчивой погодой в этих регионах приводит к увеличению смертности полевок первых пометов. Поэтому число зверьков первых генераций, достигших половой зрелости в год рождения

в условиях периферии ареала, еще больше снижается, а ведь именно они и перезимовавшие полевки определяют сезонную динамику популяции.

Что же касается различной в условиях оптимума и периферии ареала смертности зверьков в зимний период, то она, скорее всего, связана с различиями в возрастной структуре населения в конце репродуктивного периода, в частности с долей половозрелых 3–6-месячных самок (см. рис. 1).

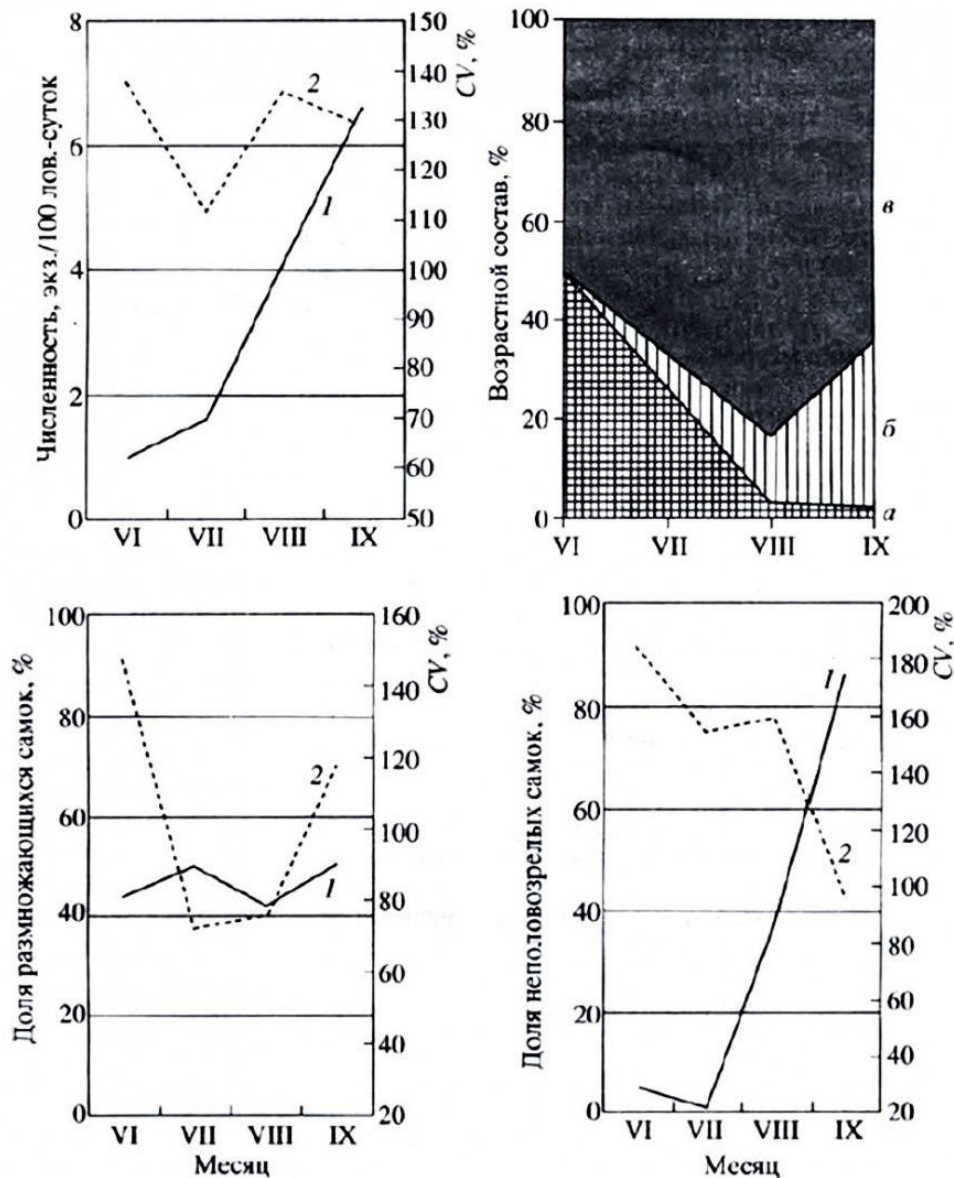


Рис. 2. Среднестатистические значения демографических характеристик популяции рыжей полевки во вторичных лиственных и смешанных лесах (обозначения, как на рис. 1)

Fig. 2. Average values of demographic characteristics of the bank vole population in secondary deciduous and mixed forests (designations as in Fig. 1)

#### Анализ цикличности изменения демографических характеристик

При рассмотрении многолетних рядов численности популяций рыжей полевки из различных частей ее ареала возникает вопрос: носят ли наблюдаемые колебания случайный характер или в них скрыты некоторые закономерности? Для обнаружения скрытых периодических компонент и отделения систематической составляющей от случайных флуктуаций над исходными рядами наблюдений проведена процедура их преобразования и сглаживания. Затем для выявления скрытых периодичностей много-

летние ряды подверглись спектральному анализу.

Полученные нами спектрограммы позволяют заключить, что изменения численности населения полевок в Карелии, так же как, впрочем, и в Удмуртии, носят закономерный, но неоднозначный характер и что хотя изменения численности населения полевок близ северных границ распространения, как и в оптимуме ареала, характеризуется двумя отчетливыми пиками, этим, пожалуй, и исчерпывается их схожесть. Если в Удмуртии, т. е. в условиях оптимума ареала, максималь-

ный пик спектральной плотности расположен в области частот, близких к трем годам (многолетний цикл), а второй, более низкий, соответствует периоду, близкому к одному году (и, следовательно, описывает сезонную ритмику), то в Карелии, на северной периферии ареала, первый пик, так же, как второй в Удмуртии, соответствует сезонному ритму с периодом, близким к одному году. Второй же пик, отмеченный для северной периферии ареала, имеет гораздо более длительный период, расположенный в области 1–4 года (многолетний цикл). Максимальный же по высоте пик спектральной плотности имеет здесь более длительный период, расположенный в области 2–4 года (многолетний цикл). Кроме того, в спектрограмме популяции карельских стационаров превышение значения максимальной спектральной плотности над плотностью на других частотах составляет 1.6 раза, тогда как для оптимальной удмуртской популяции оно составляет более 3 раз (см. рис. 2а, б). Это дает основания считать, что для периферических популяций свойственна менее выраженная как сезонная, так и многолетняя составляющая. При этом различия в спектрограммах удмуртской и карельской популяций статистически вполне достоверны (критерий Вальда – Вольфовица  $Z = 5.8$ ,  $p = 0.0001$ ). Наличие же в динамике карельских популяций существенных спектральных плотностей в периоды, следующие за вторым пиком, свидетельствуют о том, что в ее динамике присутствуют колебания длительностью более 5 лет. Эти изменения нельзя объяснить влиянием только эндогенных факторов, так что, вероятнее всего, они связаны с совокупным воздействием кормовой базы, погодных и климатических факторов, нельзя исключить и влияния хищников.

#### *Фазы многолетнего популяционного цикла*

Как показали результаты проведенных исследований, для рыжей полевки, как и для других представителей мелких лесных грызунов, вполне можно считать характерными циклические изменения численности и соответствующих параметров демографической структуры населения (Krebs, Myers, 1974; Hansson, Henttonen, 1985; Жигальский, 2012). Вместе с тем и нами (Ивантер, 1975, 1981, 2018; Ivanter, Osipova, 2000), и рядом других авторов (Fuller, 1969; Башенина, 1977; Hansson, 2002) были выявлены и нециклические популяции, причем находящиеся,

как правило, на периферии видового ареала. Однако следует подчеркнуть, что даже там, где популяции, казалось бы, однозначно имеют способность к строго ритмическим флуктуациям, чрезвычайно редки реальные случаи проявления правильных по амплитуде и частоте циклов (Ивантер, Жигальский, 2000). При этом принято считать, что циклические популяции регулируются главным образом внутривидовыми механизмами, а нециклические – в основном внешними факторами. Нельзя исключить и совместного экзо- и эндогенного влияния (Ивантер, 1975, 1981, 2019; Роговин, Мошкин, 2007; Hansson, Henttonen, 1985). Кроме того, как установлено рядом авторов, в оптимальных частях ареала внутривидовые факторы играют главную роль в регулировании численности грызунов, изменения которой в результате почти не зависят от погодных и кормовых условий (Chitty, 1960; Christian, 1963; Кошкина, 1974; Poulet, 1996). В пессимальной же зоне, в частности у северных границ распространения, возрастает роль внешних, экзогенных факторов, таких как глубина снежного покрова и сроки его разрушения, время наступления весны, весенние возвраты холодов, погодные условия в марте – апреле, урожай кормов и др. (Ивантер, 1981; Ivanter, Osipova, 2000). На материалах многолетних наблюдений в Карелии мы, помимо решения прочих задач, попытались оценить распределение эффектов эндо- и экзогенных воздействий на динамику популяции рыжей полевки, обитающей на Северо-Западе России. Некоторые результаты этих исследований приводятся ниже.

На рис. 3 показаны полученные в Приладожье (Каркинский стационар в национальном парке «Ладожские шхеры» Карелии) данные по изменениям численности рыжих полевок на протяжении 50 лет (1965–2014 гг.). Эти материалы свидетельствуют о значительной амплитуде годовых колебаний численности вида. Максимальные показатели превышают минимальные в несколько десятков раз, причем даже за смежные годы численность ее изменялась в 10–20 раз. Подъемы численности, которым соответствовали среднегодовые показатели отлова в пределах 3–8 экз. (а однажды, в 1990 г., даже в 16) на 100 ловушко-суток, наблюдались в 1966, 1973, 1979, 1982, 1989–1990, 2003 гг.), т. е. с интервалом в 2–13 лет, а глубокие депрессии (0.1–0.8 экз. на 100 ловушко-суток) – в 1967–1968, 1971–1972, 1974–1975,



1979, 1987–1988, 1991–1992, 2003, 2004, 2007–2008 гг. Продолжительность пика – 1–2, а глубоких депрессий – 2–3 года. Общая длительность цикла – от 3 до 15 лет. Таким образом, по всем параметрам обитающую в нашем регионе на северном пределе ареала популяцию рыжей полевки следует отнести

к нециклическим. Она характеризуется также общей невысокой численностью, резкими неритмичными, с высокой амплитудой колебаниями, свидетельствующими о крайней неустойчивости популяции и ее высокой чувствительности к внешним воздействиям.

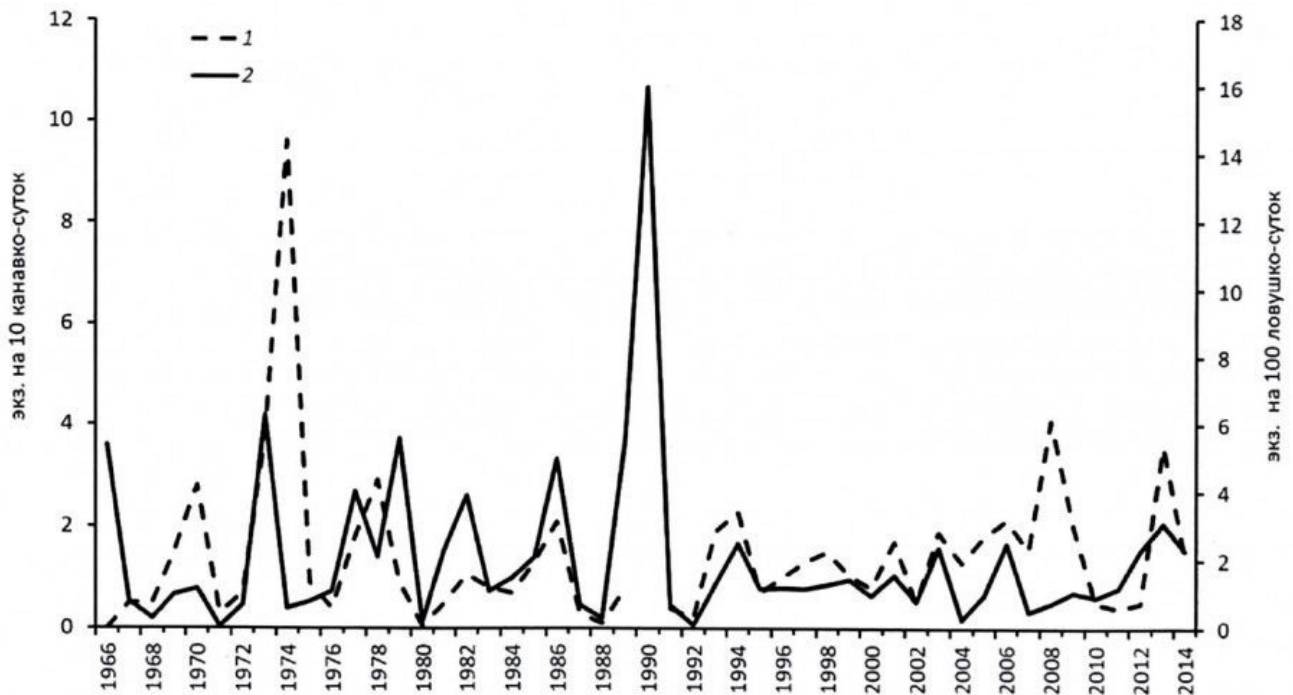


Рис. 3. Многолетняя динамика численности рыжей полевки на территории Национального парка «Ладожские шхеры» (Питкярантский р-н Карелии): 1 – линии давилок; 2 – ловчие канавки

Fig. 3. Long-term dynamics of the bank vole population on the territory of the Ladozhskiye Shkhery National Park (Pitkyarantsky district of Karelia): 1 – trap lines; 2 – trap grooves

Анализ собственных и литературных данных позволяет сделать заключение об отсутствии полной синхронности в колебаниях численности рыжей полевки даже в различных пунктах одного региона (рис. 4), тем более нет ее в различных частях видового ареала. Сопряженность хода динамики численности удается подметить только для Лапландии и Карелии, но и здесь она не полная. На остальной территории аналогий еще меньше. Не совпадают по годам подъемы и падения численности, различна амплитуда колебаний, неодинакова длительность цикла и отдельных его фаз. Нередко одни и те же годы (например, 1940, 1949, 1953, 1955, 1959, 1963, 1971, 1980, 1990, 2006, 2010 и др.) оказываются в разных географических пунктах то периодами глубоких депрессий, то высоких пиков. Даже по отдельным частям таких сравнительно однородных территорий, как Карело-Мурманский край или Восточная Фенноскандия, годы высокой (и

низкой) численности не всегда совпадают и численность часто изменяется в противоположных направлениях.

Все это затрудняет выделение «зон сходной динамики численности» рыжей полевки и дифференциацию ее циклов на «большие» и «малые», как сделано для ряда других видов мышевидных грызунов (Виноградов, 1934; Башенина, 1962). Свойственные каждой из рассмотренных популяций отчетливые вспышки численности соответствуют, по-видимому, «малым волнам». Они имеют локальный характер, не проявляют широкой географической синхронности и четкой периодичности и вызываются местными причинами. Для них не удается подметить общей закономерности не только на протяжении всего ареала, но даже в пределах какой-либо одной достаточно большой его части, например среднетаежной подзоны европейского Северо-Запада. Что же касается «больших волн» в виде четких 9–11-летних

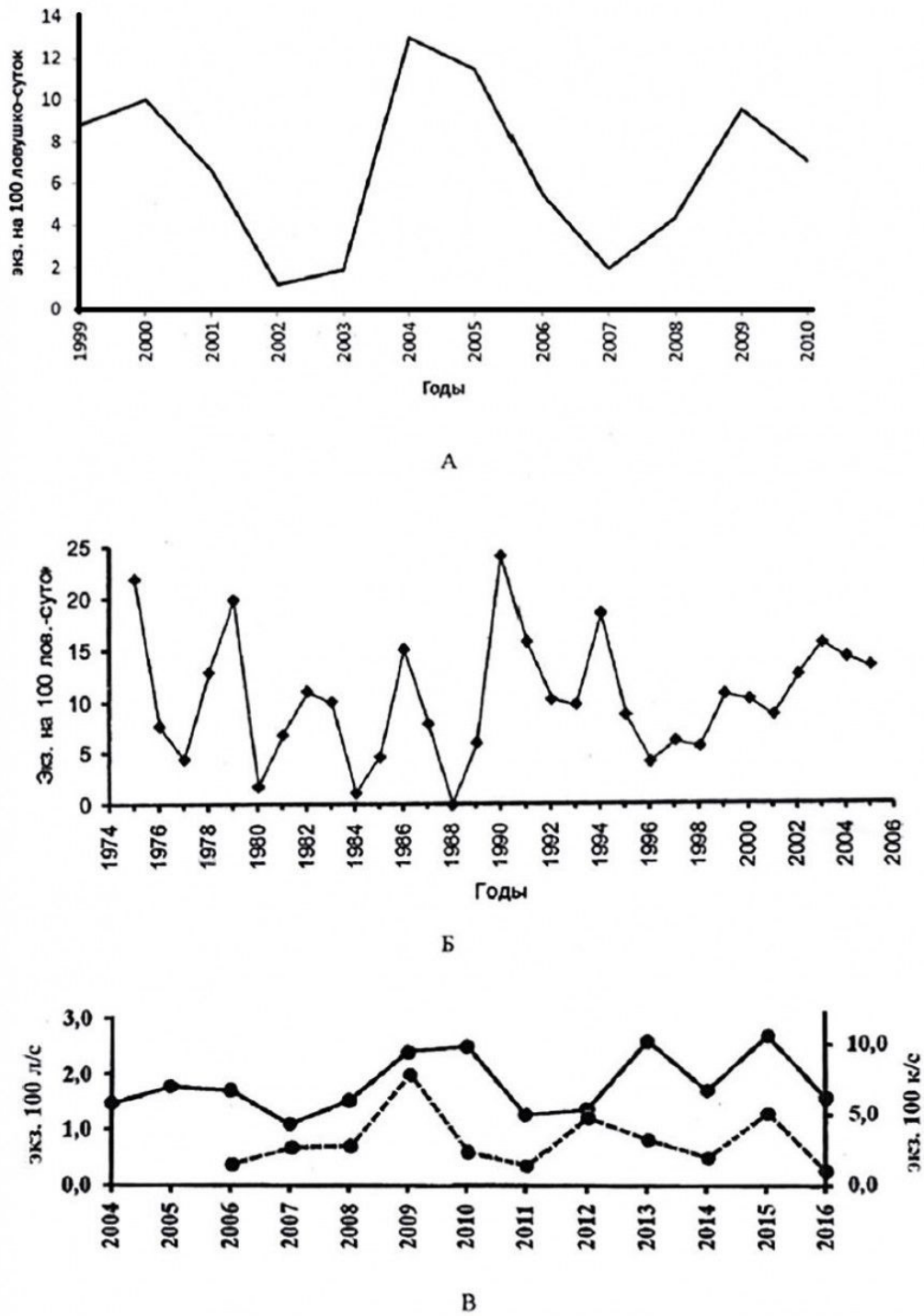


Рис. 4. Изменения численности рыжей полевки по данным учетов в заповедниках «Кивач» (А), «Костомукшский» (Б) и заказнике «Каскеснаволоцкий»

Fig. 4. Changes in the number of bank vole according to the records in the reserves "Kivach" (A), "Kostomukshsky" (Б) and the reserve "Kaskesnavoloksky"

циклов, охватывающих обширные пространства, то их существование у рыжей полевки остается недоказанным.

Также не решен вопрос о закономерных географических отличиях в размахе годовых колебаний численности. По мнению большинства зоологов (Фалькенштейн, 1939; Наумов, 1945, 1972; Новиков, 1956; Ходашева, 1966 и др.), амплитуда динамики численности лесных полевков увеличивается на периферии ареала, в частности по мере движения с юга на север. Наименее устойчива численность рыжей полевки в северной тайге, где она зависит уже не только от обилия корма, но и от непосредственного воздействия погодных условий (Ходашова, 1966). Напротив, в зоне оптимума численность рыжих полевков характеризуется высоким уровнем и устойчивостью, т. е. относительно малыми амплитудами колебаний по годам и сезонам (Тупикова, Коновалова, 1971). Совершенно противоположного взгляда придерживаются Н. В. Башенина (1962, 1972), В. Л. Голикова и Н. И. Ларина (1966). С их точки зрения, максимальные амплитуды колебаний численности присущи оптимальной части ареала, где вид процветает, а в условиях пессимума высота и частота подъемов уменьшаются.

Попытаемся разрешить этот вопрос на основе следующих фактов. В нашем распоряжении имеются собственные и литературные данные об уровне и амплитуде годовых колебаний численности рыжей полевки, относящиеся к разным частям ареала. Если распределить эти регионы по зонам оптимума и пессимума, то в первую попадают Удмуртия (средний за ряд лет показатель летне-осенней численности 12.0 экз. на 100 ловушко-суток, размах колебаний в среднем 1:8), Окский заповедник (12.1; 1:12), Тульская обл. (22.0; 1:8), Эстония (34.0; 1:3.3), южнотаежные леса Кировской обл. (17.8; 1:1.6), Приокско-Террасный заповедник (15.1; 1:10), Таллермановское лесничество (13.2; 1:15) и Московская обл. (13.0; 1:5.5), а в зону пессимума – Лапландия (7.2; 1:29), Карелия (2.2; 1:35), Печоро-Ильчский заповедник (6.4; 1:28), Татария (4.7; 1:18), Северный Урал (1.8; 1:16), Кемеровская обл. (2.2; 1:25) и, наконец, Северная Финляндия (1.2; 1:22). Все приведенные материалы говорят о том, что в зоне пессимума размах колебаний численности рыжей полевки, как правило, выше, чем в зоне оптимума. В первом случае плотность популяции изменяется по годам в 16–35 раз, во втором – в 1.6–10 раз. Это свидетельствует в пользу представления

о более устойчивой численности вида в условиях увеличения высоты и частоты подъемов на периферии ареала. Находящаяся в условиях пессимума популяция сильно разрежена и не всегда способна достаточно эффективно реализовывать внутривидовые авторегуляторные механизмы, призванные корректировать и смягчать действие внешних факторов. В то же время в зоне оптимума она существует в стабильно благоприятных условиях, вооружена более совершенными и эффективными адаптивными механизмами, приводящими плотность населения в соответствие с «емкостью угодий», и численность ее поэтому более высока и устойчива.

Для выяснения причин изменений численности рыжих полевков мы сопоставили отдельные годы исследований, сгруппировав их по уровню численности популяции (табл. 1). Анализ приведенных материалов позволяет заключить, что среди всего многообразия факторов, определяющих экологическую обстановку года, наиболее существенны для роста численности полевков сроки наступления весны, температура и сумма осадков в конце весны – начале лета и урожай семян хвойных деревьев. Годы высокой летне-осенней численности отличались ранним наступлением весенних явлений, теплой и умеренно влажной погодой в мае и хорошим урожаем семян сосны и ели в предшествующую осень. Размножение популяции проходило на этом фоне особенно интенсивно. Уже в июне в него вступали избыточные ранние выводки, благоприятная погода способствовала лучшей выживаемости молодняка, и численность полевков к концу лета резко возрастала. Наоборот, в годы с поздней, затяжной и холодной весной размножение начиналось позднее и протекало при неблагоприятных трофических условиях (неурожай семян, слабая вегетация и выгорание зеленой растительности в связи с недостатком влаги в июне – июле). В результате оно отличалось низкой интенсивностью и не компенсировало высокой смертности молодняка. Значительное число лет наблюдений позволило провести дисперсионный анализ влияния различных факторов на летне-осеннюю численность рыжей полевки (табл. 2). Вычисленные этим методом показатели свидетельствуют о том, что каждый из факторов в отдельности, кроме трех, не оказывает решающего воздействия на рост численности полевков. Исключение составляют три фактора – среднесуточная тем-

пература мая, сроки наступления весны и урожай семян сосны, сила влияния которых достаточно велика (35–61 %) и статистически достоверна ( $p > 0.95$ ). Это позволяет рассматривать их в качестве ведущих, но далеко не единственных в комплексе причин, определяющих рост численности рыжих полевок в Карелии. Вместе с тем следует иметь в виду, что совпадение хода численности полевок с

урожаем семян сосны может быть обусловлено не столько значением последних в питании грызунов (т. е. прямой причинной связью), сколько тем, что оба эти явления контролируются одними и теми же экологическими факторами (прежде всего метеорологическими) и поэтому изменяются параллельно, хотя непосредственно между собой не связаны.

Таблица 1. Экологическая характеристика периодов низкой, средней и высокой летне-осенней численности рыжей полевки в заповедниках и национальных парках Карелии

Показатель	Годы низкой численности	Годы средней численности	Годы высокой численности
Численность полевок (экз. на 100 ловушек)	0.5 (0.1–0.8)	1.7 (1–2.5)	4.6 (3.1–8.1)
Среднесуточная температура (°C):			
апреля	1.2 (-0.3...+4.4)	2.6 (0.9–5.0)	1.3 (-4...+3.6)
мая	6.3 (4.5–8.2)	8.1 (5.6–9.9)	9.0 (5.9–12.2)
июня	14.3 (11.7–16.6)	13.3 (10.5–15.2)	12.9 (11.4–16.0)
июля – августа	15.3 (13.8–18.6)	15.5 (13.0–17.7)	14.9 (13.9–16.1)
октября предшествующего года	3.6 (0.2–6.0)	3.0 (0–6.9)	3 (0.4–4.4)
ноября предшествующего года	-2.7 (-4.6...+1.3)	3.0 (0–6.9)	3.0 (0.4–4.4)
предшествующей зимы	-8.4 (-13.7–4.4)	-9.5 (-12.4–12.1)	-9.1 (-14.7–3.7)
Дата установления устойчивого снежного покрова	26.11 (25.10–12.01)	18.11 (1–26.11)	19.11 (29.10–25.11)
Глубина снега в январе – феврале (см)	37.6 (6–54.5)	47.1 (22–71.5)	42.5 (8.5–64.5)
Число дней с образованием приземной ледяной корки	6.4 (1–11)	2.9 (0–7)	1.4 (0–2)
Дата разрушения снежного покрова	1.04 (24.03–21.04)	3.04 (17.03–18.04)	1.04 (18.03–12.04)
Сумма осадков (мм):			
за апрель – июнь	128.8 (70.9–200.2)	129.2 (74.3–170.5)	141.5 (96.9–221.9)
за июль – август	148.5 (97.3–254.4)	129.0 (60.4–242.5)	148.9 (87.6–235.6)
Урожай семян в предшествующем году (баллы):			
ели	1.8 (0–3.7)	1.3 (0–2.6)	2.2 (0–2.6)
сосны	1.5 (0–2.9)	1.8 (0–3.1)	2.9 (2–3.3)

Связь численности с осадками более сложная и неоднозначная, отчего она и не улавливается дисперсионным методом. Для полевок, по-видимому, одинаково неблагоприятны как слишком засушливые годы (1959, 1961, 1967, 1965, 1972, 2004) с суммой осадков за апрель – июнь менее 75 мм, так и дождливые с суммой осадков более 150 мм (1967, 1974, 1996, 2002, 2012), особенно если дождливая весна характеризуется одновременно низкими температурами. Например, в годы с суммой осадков за апрель – июнь более 150 и менее 110 мм отлов зверьков

составил в среднем 1.4 и 1.6 экз. на 100 ловушко-суток, а в годы с суммой в пределах 110–150 мм – 2.7. Что же касается остальных рассмотренных факторов, то необнаружение их влияния методом дисперсионного анализа отнюдь не означает отсутствие такового в действительности. Эти факторы действуют во взаимосвязанном комплексе, представляют собой сложное неоднозначное явление, и каждый из них в отдельности не способен вызвать эффект, достаточно сильный для того, чтобы его можно было уловить формальным статистическим прие-

Таблица 2. Дисперсионный анализ влияния различных факторов на летне-осеннюю численность рыжей полевки Карелии

Фактор	Показатель силы влияния ( $\eta^2$ )	Критерий Фишера (F)	Доверительная вероятность (P)
<b>Среднесуточная температура:</b>			
апреля	0.11	0.9	< 0.95
мая	0.61	15.7	> 0.999
июня	0.23	3.1	< 0.95
Сумма осадков за апрель – июнь	0.08	0.8	< 0.95
Сроки наступления весны (по разрушению снежного покрова и переходу температур через 0 и 5 °C)	0.35	4.3	> 0.95
Глубина снежного покрова в предшествующую зиму (январь – март)	0.04	0.5	< 0.95
Среднесуточная температура декабря – февраля	0.06	0.6	< 0.95
<b>Урожай семян за предшествующий год:</b>			
ели	0.03	0.5	< 0.95
сосны	0.41	5.6	> 0.95
Урожай ягод черники и брусники	0.02	0.4	< 0.95
Урожай грибов	0.01	0.3	< 0.95

мом. Тем не менее они способны ослаблять или усиливать действие решающих факторов, а иногда и сами становятся таковыми.

Все рассмотренные факторы определяют в основном рост населения полевок, обеспечивая реализацию высокого потенциала размножения популяции, и обуславливают подъемы и пики численности. В известной мере они могут способствовать и падению численности, препятствуя вступлению в размножение прибылых зверьков, увеличивая их смертность, сужая репродуктивный период и т. д. В то же время спады численности могут происходить и в благоприятных условиях – при обилии корма и хорошей погоде. Это наблюдается в годы высокой весенней плотности популяции, когда, несмотря на оптимальную экологическую обстановку, размножение зверьков проходит с низкой интенсивностью вследствие действия внутривидовых адаптивных механизмов. Их тормозящее действие проявляется еще в год пика численности, в конце репродуктивного периода, вызывая более раннее, чем в годы депрессий, затухание размножения. Но особенно отчетливо проявляется оно в мае – июле следующего года.

Вместе с тем необходимо иметь в виду, что в условиях Карелии, как и в большинстве

других регионов европейского Северо-Запада, где плотность популяции рыжей полевки сравнительно невысока, действие авторегуляторных внутривидовых механизмов проявляется гораздо слабее, чем в условиях стабильно высокой плотности населения вида. Они обнаруживаются в таежных популяциях лишь в годы наиболее резких подъемов численности, а в остальное время динамическое равновесие между численностью зверьков и ресурсами местообитания достигается без участия этих процессов. Подъемы численности контролируются тогда внешними факторами и эмиграцией, а потери компенсируются высокой репродуктивной способностью популяции.

Стабильно низкая численность снимает необходимость в специфических механизмах, сдерживающих рост населения посредством подавления созревания молодняка, как это имеет место в ситуациях высокой плотности. Наоборот, главной задачей популяции становится реализация максимального потенциала размножения для обеспечения пополнения в условиях все возрастающей убыли.

К сказанному выше остается добавить результаты предпринятого нами на основе многофакторного дисперсионного анализа

все тех же материалов из Северо-Восточного Приладожья специального исследования механизмов, контролирующих плотность и структуру популяции рыжей полевки с определением иерархии вкладов разнообразных экзо- и эндогенных факторов в динамику ее численности (Ивантер, 1975). Как показывают данные табл. 2, доля объяснимой влиянием экзогенных и эндогенных факторов дисперсии для группы зимовавших полевок в июне равна 98 %, т. е. всего 2 % изменчивости их численности в этот месяц определяется действием каких-то других причин. Поголовье перезимовавших животных в июне определяют погодные условия (80 % контролируемой дисперсии), среди которых доля объяснимой дисперсии, связанная с колебаниями количества осадков и температуры воздуха в сентябре и октябре предшествующего года, составляет 35 %. На долю изменений погодных условий в апреле и мае приходится 27 % общей дисперсии, а воздействие метеорологических факторов на численность перезимовавших полевок с декабря по февраль не превышает 18 %. Толщина снежного покрова с января по март менее чем на 1.5 % определяет численность перезимовавших зверьков, но с ноября по февраль этот фактор вносит в модификацию зимней выживаемости более половины объясняемой дисперсии (48 % из 91.7 %). Причем во всех случаях увеличение толщины снежного покрова вызывает снижение смертности полевок в осенне-зимне-весенний период.

Второй по степени воздействия фактор, определяющий смертность, – погодные условия сентября и октября (они объясняют 24 % дисперсии), и лишь 20 % общей изменчивости приходится на колебания количества осадков и температуры воздуха с декабря по март. Кормовые условия, так же как численность и экологическая структура населения, в июне оказывают весьма слабое воздействие на обилие и выживаемость. Структура и численность поголовья полевок осенью предыдущего года тоже влияют на выживание зверьков, но могут определять его лишь на 4 %, тогда как поголовье полевок в июне – на 18 %.

#### *Интенсивность репродукции и участие в ней прибылых полевок*

В идеале интенсивность размножения полевок всех возрастов в июне не ограничена. Однако в действительности она реализуется лишь частично. И если перезимо-

вавшие самки практически все участвуют в размножении, то из молодых – только принадлежащие к ранним выводкам. При этом и они размножаются не все, так что степень участия их в репродукции – важнейшая переменная величина, определяющая численность популяции и ее благополучие.

В июле средняя многолетняя численность полевок возрастает с 2 до 3 на 100 ловушко-суток. При этом, казалось бы, такие небольшие ее изменения не могут привести к существенным последствиям, но, как видно из табл. 1, их вполне достаточно для того, чтобы значительно перестроить распределение эффектов воздействующих факторов. В июле основное влияние на популяционные процессы оказывает состояние самой популяции, ее численность и структура. Перезимовавшие зверьки составляют в это время 28 % от общего числа полевок, и все они участвуют в размножении. Наиболее многочисленна группа 1–2-месячных животных. Ее доля достигает 72 %, но в размножении принимает участие только 45 % зверьков. Несмотря на существенные различия в численности, потенциальный рост популяции примерно в равной степени обеспечивается животными обеих возрастных категорий.

Перезимовавшие же зверьки по-прежнему все участвуют в размножении, репродуктивная активность 1–2-месячных самок (доля размножающихся) во многом определяется той обстановкой, в которой они живут. Большая доля неконтролируемой дисперсии, вероятно, связана с тем, что в период быстрого популяционного роста вступление в репродуктивный процесс молодых зверьков в значительной степени определяется случайными сочетаниями внутренних свойств популяции и внешних факторов (популяция в это время реагирует даже на малые изменения условий существования). Наиболее значимое воздействие (39 %) на размножение молодых полевок оказывает общая численность популяции в июне. Ее увеличение приводит к снижению доли участвующих в размножении молодых самок. Причем вклад самок в эти процессы можно оценить в 35 %, а самцов – только в 14 %. В данном случае, скорее всего, имеет место не прямое влияние численности самцов на репродуктивную активность самок, а какой-то опосредованный или параллельный процесс. Погодные условия могут внести не более 7 % в изменчивость процессов размножения самок. В июле на репродуктивную их активность статистически достоверно влия-

ют количество осадков в мае и июне и среднемесячные температуры воздуха в июле. В целом же из всех рассмотренных показателей предшествующего состояния популяции лишь численность перезимовавших самок в июне оказывает тормозящее влияние на процессы размножения молодых самок.

Половое созревание прибылых самок в июле в еще большей степени определяется численностью и возрастным составом полевок в этом месяце (эндогенные факторы настоящего времени): доля названной группы факторов в объясняемой дисперсии достигает 64 %. Если относительное количество беременных и кормящих самок испытывает на себе наибольшее воздействие со стороны общего обилия зверьков в июле и доли среди них перезимовавших самок, то процент в популяции неполовозрелых самок главным образом связан с численностью 1–2-месячных зверьков (чем многочисленнее молодые полевки, тем больше среди них неполовозрелых). Вклад изменений числа молодых зверьков в контролируемую дисперсию составляет 41 %. Перезимовавшие же животные оказывают заметно меньшее влияние на вступление в репродукцию молодых самок: эффект от изменений их числа близок к 10 %. Погодные условия (температура воздуха и количество осадков) в июле, как и предыстория популяции (численность и демографический состав населения в июне), очень слабо влияют на процессы полового созревания молодых самок.

Определяющими половое созревание 1–2-месячных самцов, как и репродуктивную активность самок этого возраста, являются эндогенные факторы: доля связанной с ними объясняемой дисперсии составляет 71 % (из общих 83 %). При этом если на половое созревание самок основное воздействие оказывают состояние и уровень численности в настоящий момент, то у самцов наибольшая часть дисперсии (41 %) приходится на предшествующие популяционные ситуации (см. табл. 2). Наиболее существенную роль в этой группе факторов играют численность перезимовавших и молодых самцов и общая доля размножающихся самок в июне. Среди популяционных показателей, характерных для настоящего момента, основное влияние на половое созревание самцов оказывает численность молодых самцов и самок (22 % и 30 % дисперсии приходится на эти группы). Возрастание эффектов предшествующих популяционных ситуаций, по сравнению с влиянием состава и обилия на-

селения в данный момент, вызвано тем, что самцы гораздо раньше начинают реагировать на изменение плотности и связанные с ними популяционные процессы (снижая скорость полового созревания и активность участия в размножении). Погодные условия оказывают незначительное влияние на половое созревание самцов. Их воздействие на репродуктивные функции молодых самцов и самок не превышает 10 %.

Распределение факторов по их воздействию на популяционные показатели размножающихся и неполовозрелых самцов и самок в июле аналогично их распределению для 1–2-месячных полевок. В августе численность популяции возрастает до 4 экз. на 100 ловушко-суток (см. рис. 3, 4). Население полевок состоит в это время из трех возрастных групп: перезимовавшие и прибылые 3–6 и 1–2-месячного возраста, но наиболее многочисленны самые молодые полевки (более 85 % общего поголовья). Возрастает по сравнению с июлем и репродуктивная активность этих звеньев; доля размножающихся среди 1–2-месячных самок становится равной 57 %, самцов – 39 %. Самая малочисленная группа – перезимовавшие (их доля в популяции всего 2 %). Невелико и поголовье животных раннелетних выводков (12 % в общем отлове). Несмотря на то что все самки данных возрастных групп принимают участие в размножении, их вклад в популяционный прирост населения не превышает 20 %, поэтому изменения общей численности популяции в августе обусловлены главным образом либо включением, либо исключением из размножения молодых самок.

Как и в июле, интенсивность размножения 1–2-месячных полевок в августе во многом определяется эндогенными факторами. Однако если в июле она в основном была связана с численностью и структурой населения этого же периода, то в августе самый большой вклад в изменения репродуктивной активности вносят состав и обилие животных в предшествующие месяцы. В частности, при увеличении численности 1–2-месячных самок и самцов в июле снижается доля размножающихся самок в августе (часть дисперсии, объясняемой этим влиянием, равняется 27 %). Обнаруженное воздействие июльской численности молодых полевок на репродукцию популяции в августе имеет хорошо интерпретируемый биологический смысл: чем больше молодых зверьков было в июле, тем, естественно, больше молодых зверьков будет в августе. Эти животные по

крайней мере на месяц старше тех, которые родились в июле и в августе могли приступить к размножению.

Половое созревание молодых полевок и вступление их в размножение блокируется более взрослыми животными. Уровень воздействия июльской численности перезимовавших на размножение молодых зверьков в августе ниже и не превышает 17 %, августовская плотность может объяснить лишь 16 % контролируемой дисперсии. Погодные условия еще меньше влияют на размножение молодых животных.

Вместе с тем это зависит и от времени наблюдений. Если в июле доля размножающихся прибылых самок в значительной степени определяется эндогенными факторами при явном преобладании воздействия предыстории популяции, то в августе влияние эндогенных механизмов выражено не столь значительно. При этом наиболее весом вклад обилия и структуры популяции в исследуемый момент. В данном случае максимальное регулирующее воздействие оказывает численность прибылых зверьков 1–2-месячного возраста. Доля дисперсии, объясняемая влиянием этих полевок, составляет 28 % из 31 % приходящихся на эту группу воздействий. Перезимовавшие полевки и 3–6-месячные зверьки, как и самые молодые, также замедляют скорость полового созревания 1–2-месячных самок, но степень их влияния не превышает 3 %.

Влияние предшествующих популяционных ситуаций (численность и состав популяции в июле) может быть оценено в 13 %, и практически все оно приходится на изменения, происходящие в группе 1–2-месячных полевок. Погодные условия, а среди них температура воздуха в июле (24 %) и августе (5.6 %), оказывают достаточно интенсивное тормозящее действие на половое созревание молодых самок; 49 % объясняемой дисперсии определяется действием погодных условий.

Половое созревание молодых 1–2-месячных самцов в августе подвержено влиянию предшествующих состояний популяции (их вклад в общую изменчивость 34 %), обилия и состава населения в настоящий момент (22 %) и погодных условий (28 %), а это означает, что воздействие случайных и неконтролируемых факторов не превышает 16 %. Из июльских характеристик популяции (предыстория) изменения численности прибылых самцов и самок оказывают наибольшее воздействие на скорость полового созревания

молодых самцов (32 % и 34 %). В августе самой большой эффективностью обладают колебания численности молодых самцов (чем больше в августе 1–2-месячных самцов, тем больше в них неполовозрелых). Температура воздуха в июле (15.9 %), августе (8.2 %) и количество осадков в августе (4 %) суммарно составляют 28 % из общей объясняемой дисперсии (83 %).

Общее количество участвующих в размножении и неполовозрелых самцов и самок находится под контролем всех анализируемых нами факторов. Распределение их эффектов приведено в табл. 2. Хорошо видно, что все общие для популяции показатели размножения определяются главным образом внутривидовыми факторами (их доля в общей дисперсии превышает 50 %), но вместе с тем по сравнению с июлем существенно возросла (до 27 %) роль погодных условий (температура воздуха и количество осадков в июле и августе).

Ход сезонных изменений численности рыжей полевки показан на рис. 3 и 4. При средней интенсивности размножения наибольшее число зверьков ловится в первой половине осени – в сентябре и начале октября, а нарастание численности проходит невысоким темпом. С мая по октябрь она увеличивается лишь в 8 раз. Еще медленнее растет численность в годы депрессий. С мая по октябрь улов возрастает не более чем в 5–6 раз, причем максимум его приходится на самые поздние сроки (вторая половина октября). В годы интенсивного размножения относительно немногочисленного весеннего поголовья (1966, 1970, 1973–1974, 1979, 1982, 1989, 2006, 2008, 2013) максимум отловов наступает уже в июле – августе, и численность популяции увеличивается к этому времени в 20–40 раз. В дальнейшем в связи с авторегуляторным торможением репродукции и возрастающей смертностью население полевок прогрессивно сокращается вплоть до ухода на зимовку.

## Заключение

Как показали проведенные исследования, движению численности изучаемого вида на северном пределе распространения присущи более широкие, чем в оптимуме ареала, достигающие многих десятков крат амплитуды, аритмичность и полифакторная обусловленность многолетних флуктуаций. При этом основными механизмами регуляции численности популяций в этих условиях являются экзогенные, в основном погодно-



фенологические (меньше – кормовые, межвидовая конкуренция или другие), факторы, отличающиеся аритмией, длительностью, а нередко и крайней экстремальностью.

Основные экологические черты и адаптивные комплексы, в частности характер и ход многолетней динамики численности вида, обусловленные жизнью на северной периферии ареала, отличаются значительной лабильностью и гармоничной согласованностью с плотностью и состоянием популяций, а также с внешними факторами среды. Вместо узких специальных приспособлений индивидуального ранга таежные виды реализуют широкие популяционные адаптивные комплексы, отличающиеся динамичностью и высокой скоростью компенсаторной перестройки.

Проведенные, в т. ч. и нами на примере рыжей полевки, исследования подтвердили известное положение о том, что в экологическом центре (оптимуме) ареала плотность популяции не только выше, но и устойчивее, тогда как на периферии она колеблется в большем диапазоне (Фалькенштейн, 1939; Наумов, 1945, 1972; Haldane, 1956; Новиков, 1956; Ходашева, 1966; Майр, 1968 и др.). Вслед за Д. Кристианом (Christian, 1970) мы склонны рассматривать это как приспособление к расселению вида в процессе его дальнейшей эволюции. В условиях пессимума популяция сильно разрежена, не обладает достаточно действенным популяционным контролем и численность ее лимитируется в основном внешними факторами.

Вследствие этого резкие флуктуации периферических популяций способствуют генетическому обороту (через популяционные волны) и обеспечивают эволюционные преобразования, ведущие к завоеванию новым территориям, образованию новых популяций и даже видов. Периферические популяции – важнейшие эволюционные форпосты вида. Именно здесь разворачиваются главные эволюционные события, приводящие к адаптивному формообразованию и открывающие пути к дальнейшему расселению вида. Адаптация периферических популяций, как мы видели на примере и рыжей полевки, и большинства других представителей мелких лесных млекопитающих, находится здесь в стадии становления, и то обстоятельство, что полной приспособленности так и не достигается, определяет постоянную готовность вида к микроэволюционным изменениям в ответ на изменения среды, т. е. в конечном счете страхует вид от

вымирания, придает ему дополнительную стойкость посредством генетической и экологической лабильности.

Анализ полученных данных позволяет сделать однозначный вывод о том, что по крайней мере в условиях Восточной Фенноскандии численность рыжей полевки, как и большинства других мелких млекопитающих, обитающих у северных границ ареала, находится под контролем сложного сочетания целого ряда экзогенных и эндогенных факторов. Все они действуют в неразрывном комплексе, и выделить из них главные практически невозможно. К тому же результат их действия неоднозначен и зависит от состояния популяции, ее численности и структуры, а также от стадии цикла и особенностей биоценоза. Всю совокупность факторов среды вместе с плотностью популяции, ее организацией и «емкостью угодий» мы объединяем в понятие «экологическая ситуация» и считаем, что именно на нее, а не на отдельные экзо- и эндогенные факторы следует ориентироваться при прогнозировании и управлении численностью видов.

Отражая количественную сторону взаимоотношений популяций со средой, динамика численности представляет итог борьбы за существование в ее широком понимании. В оптимуме ареала это выражается в мобилизации стабилизирующих, и прежде всего авторегуляторных, механизмов. Иначе обстояло дело в таежной зоне, где многие виды, включая и рыжую полевку, находят северный предел распространения. Здесь численность популяций невысока и очень изменчива, во-первых, потому, что они недостаточно вооружены компенсаторными механизмами, в т. ч. внутривидовыми, и главное, не могут их реализовывать в условиях низкой плотности населения, а во-вторых, в связи с крайним непостоянством и аритмией внешних факторов, оказывающих на слабозащищенную популяцию многообразное, сильное и неоднозначное воздействие.

В связи с этим автоматизм и четкая периодичность флуктуаций сменяются на таежном Севере неправильным, «рваным» ритмом, отражающим неравномерные изменения всей экосистемы. Этим же можно объяснить расхождение в ходе движения численности у территориально и экологически близких популяций и отдельных родственных видов, в разной степени чувствительных к непосредственному влиянию внешних условий. Следовательно, и в данном случае процесс приспособления периферических популяций к

экстремальным и изменчивым северным условиям идет не по пути стабилизации, что поставило бы их перед угрозой вымирания, а в направлении выработки максимальной экологической лабильности.

## Библиография

- Андреева Т. А., Окулова Н. М. Экологические предпочтения лесных полевок // Экология. 2009. № 2. С. 149–154.
- Башенина Н. В. Экология обыкновенной полевки и некоторые черты ее географической изменчивости. М.: Изд-во МГУ, 1962. 307 с.
- Башенина Н. В. Основные пути адаптаций мышевидных грызунов : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск, 1972. 32 с.
- Башенина Н. В. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 355 с.
- Бобрецов А. В. Динамика численности красной полевки (*Clethrionomys rutilus*, rodentia) в Северном Предуралье за полувековой период // Зоологический журнал. 2009. Т. 88, № 9. С. 1115–1126.
- Виноградов Б. С. Материалы по динамике фауны мышевидных грызунов СССР. Л., 1934. 298 с.
- Голикова В. Л., Ларина Н. И. Географические изменения уровня и динамики численности лесных мышевидных грызунов в европейской части СССР // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1966. Вып. 8. С. 92–131.
- Жигальский О. А. Анализ популяционной динамики мелких млекопитающих // Зоологический журнал. 2002. Т. 81, № 9. С. 1078–1106.
- Жигальский О. А. Популяционные циклы рыжей полевки *Myodes (Clethrionomys) glareolus*: связь с репродуктивным процессом // Известия Самарского научного центра РАН. 2011. Т. 13, № 5. С. 185–192.
- Жигальский О. А. Динамика численности и структуры населения рыжей полевки (*Myodes (Clethrionomys) glareolus*) при зимнем и весеннем начале размножения // Зоологический журнал. 2012. Т. 91, № 5. С. 619–628.
- Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 249 с.
- Ивантер Э. В. Динамика численности // Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. С. 245–267.
- Ивантер Э. В. К популяционной организации политипического вида (на примере рыжей полевки) на северном пределе ареала // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2008. № 1. С. 39–50.
- Ивантер Э. В. Очерки популяционной экологии мелких млекопитающих на северной периферии ареала. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2018. 770 с.
- Ивантер Э. В. К изучению динамики численности обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) (опыт аналитического обзора состояния проблемы) // Зоологический журнал. 2019. Т. 98, № 8. С. 949–959.
- Ивантер Э. В., Жигальский О. А. Опыт популяционного анализа механизмов динамики численности рыжей полевки на северном пределе ареала // Зоологический журнал. 2000. Т. 79, вып. 8. С. 976–990.
- Карасева Е. В., Телицына А. Ю., Жигальский О. А. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Изд-во ЛКИ, 2008. 416 с.
- Кошкина Т. В. Взаимоотношения близких видов мелких грызунов и регуляция их численности // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1974. Вып. 8. С. 5–27.
- Кутенков А. П. Тридцать лет работы стационаров по учету мелких млекопитающих в заповеднике «Кивач»: основные итоги и обсуждение результатов // Труды Государственного природного заповедника «Кивач». Вып. 3. Петрозаводск, 2006. С. 80–106.
- Лукьянова Л. Е. Средовые предпочтения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) в отличающихся биотопических условиях на охраняемой территории Среднего Урала // Экология. 2023. № 1. С. 46–57.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Изд-во иностр. лит., 1968. 596 с.
- Наумов Н. П. Географическая изменчивость динамики численности животных и эволюция // Журнал общей биологии. 1945. Т. 6, вып. 1. С. 113–126.
- Наумов Н. П. Структура и саморегуляция биологических макросистем // Биологическая кибернетика. М.: Наука, 1972. С. 89–111.
- Новиков Г. А. Еловые леса как среда обитания и роль в их жизни млекопитающих и птиц // Роль животных в жизни леса. М.: Изд-во МГУ, 1956. С. 21–304.
- Окулова Н. М. Биологические взаимосвязи в лесных экосистемах (на примере природных очагов клещевого энцефалита). М.: Наука, 1986. 248 с.
- Роговин К. А., Мошкин Н. П. Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс (штрихи к давно написанной картине) // Журнал Общей биологии. 2007. Т. 68, № 4. С. 244–

267.

- Тупикова Н. В., Коновалова Э. А. Размножение и смертность рыжих полевок в южнотаежных лесах Вятско-Камского междуречья // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1971. Вып. 10. С. 145–171.
- Тупикова Н. В., Сидорова Г. А., Коновалова Э. Ф. Определение возраста лесных полевок // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1970. Вып. 9. С. 160–167.
- Фалькенштейн Б. Ю. Некоторые эколого-географические закономерности динамики численности мышевидных грызунов // Защита растений. 1939. Т. 18. С. 13–21.
- Ходашева К. С. О географических особенностях структуры населения наземных позвоночных животных // Зональные особенности населения наземных животных М.: Наука, 1966. С. 7–37.
- Якимова А. Е. Результаты мониторинга мелких млекопитающих в Средней Карелии // Труды КарНЦ РАН. 2018. № 1. С. 67–80. DOI: 10.17076/bg642
- Bjoernstad O. N., Stenseth N. C., Saitoh T., Lingjaerde O. C. Mapping the regional transition to cyclicity in *Clethrionomys rufocanus*: special densities and functional data analysis // Research in Population Ecology. 1998. Vol. 40. P. 77–84.
- Chitty D. Population processes in the vole and their relevance to general theory // Can. J. Zool. 1960. Vol. 38, № 1. P. 99–133.
- Christian J. J. Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation of population growth // Physiol. Mammal. 1963. Vol. 1. P. 189–353.
- Christian J. J. Social subordination, population density and mammalian evolution // Science. 1970. Vol. 168, № 3927. P. 248–294.
- Fuller W. A. Changes in numbers of three species of small rodent near Great Slave Lake, n. w. t. Canada, 1964–1967, and their significance for general population theory // Ann. Zool. Fenn. 1969. Vol. 6, № 2. P. 113–144.
- Haldane J. B. S. The relation between density regulation and natural selection // Proc. Roy. Soc. London. 1956. Ser. B. Vol. 145. P. 111–132.
- Hansson L. Dynamics and trophic interactions of small rodents landscape or regional effects on spatial variation? // Oecologia. 2002. Vol. 130. P. 259–266. DOI: 10.1007/s004420100802
- Hansson L., Henttonen H. Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover // Oecologia. 1985. Vol. 67, № 3. P. 394–402.
- Henttonen H., Tast J., Viitala J., Kaikusalo A. Ecology of cyclic rodents in northern Finland // Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 1988. Vol. 25. P. 61–77.
- Ivanter E. V., Osipova O. V. Population dynamics of Bank Vole in Eastern part of its distribution range // Polish J. Ecol. 2000. Vol. 48. P. 179–195.
- Johannesen E. Brudevoll J., Jenstadt M. et al. Behavioral dominance of grey-side voles over bank voles in dyadic encounters // Ann. Zool. Fenn. 2002. Vol. 39. P. 43–47.
- Johannesen E. Mauritzen M. Habitat selection of grey-sided voles and bank voles in two subalpine populations in southern Norway // Ann. Zool. Fenn. 1999. Vol. 36. P. 215–222.
- Krebs C. J., Myers J. H. Population cycles in small mammals // Adv. Ecol. Res. London-New York, 1974. Vol. 8. P. 267–399.
- Poulet A. R. The ecological basis of forecasting rodent outbreaks in a Sachelian // Acta Zool. Fennica. 1996. Vol. 47. P. 197–211.
- Stenseth N.C., Bjoernstad O.N., Saitoh T. A gradient from stable to cyclic populations of *Clethrionomys rufocanus* in Hokkaido, Japan // Proc. Royal Soc. L. 1996. V. 263. P. 1117–1126.
- Torre I., Arrizabalaga A. Habitat preferences of the bank vole *Myodes glareolus* in a Mediterranean mountain range // Acta theriol. 2008. Vol. 53. P. 241–250.

## Благодарности

Работа проводилась в плане выполнения Государственного задания Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

# REGULARITIES AND FACTORS OF THE NUMBERS DYNAMICS OF THE BANK VOLE (*MYODES GLAREOLUS* SCHR.) IN THE PROTECTED TERRITORIES OF EASTERN FENNOSCANDIA

IVANTER  
Ernest Viktorovich

DSc, KarSC RAS, ivanter@petsu.ru

## Keywords:

area  
fluctuations  
optimum  
pessimum of the vole  
population density  
cycle

**Summary:** Based on the materials obtained in the protected areas of Eastern Fennoscandia, we analyzed the course and factors of the long-term population dynamics (1958-2018) of the bank vole (*Myodes glareolus* Schr.) in the conditions of the northern border region of its distribution. It was established that the studied species is characterized here by a low number compared to the optimum of the area: 1.9 specimens for 100 traps per day, 1.7 – for 10 grooves per day. However, it continues to maintain a leading position in the total population of small mammals, accounting for 50.5% in catches by trap lines and about 10% in catches by grooves, where it is second only to the common shrew in number. Pronounced long-term population changes characterized by a significant amplitude of fluctuations and irregular alternation of short-term relatively high rises with very long and deep depressions were revealed. It was found that in contrast to the central optimal zone, where intrapopulation compensatory mechanisms play a significant regulatory role, on its northern periphery this function is performed by external, mainly weather-phenological factors, which differ in the conditions of the northern limits of the area by utmost extremity and non-rhythmic manifestation. The analysis of the obtained materials allows us to conclude that among all the significant factors determining the environmental situation of the year, the timing of the onset of spring, the temperature and the amount of precipitation in late spring and early summer, as well as the yield of coniferous seeds largely determining the feeding conditions of overwintering for the forest rodents are the most considerable.

Received on: 28 July 2023

Published on: 03 October 2023

## References

- Andreeva T. A. Okulova N. M. Ecological preferences of bank voles, *Ekologiya*. 2009. No. 2. P. 149–154.
- Bashenina N. V. Adaptation pathways of mouse-like rodents. M.: Nauka, 1977. 355 p.
- Bashenina N. V. Ecology of the common vole and some features of its geographical variability. M.: Izd-vo MGU, 1962. 307 p.
- Bashenina N. V. The main ways of mouse-like rodents adaptation: Avtoref. dip. ... d-ra biol. nauk. Sverdlovsk, 1972. 32 p.
- Bjoernstad O. N., Stenseth N. C., Saittoh T., Lingjaerde O. C. Mapping the regional transition to cyclicity in *Clethrionomys rufocanus*: special densities and functional data analysis, *Research in Population Ecology*. 1998. Vol. 40. P. 77–84.
- Bobrecov A. V. Population dynamics of the red-backed vole (*Clethrionomys Rutilus*, rodentia) in the Northern Cis-Ural region over a half-century period, *Zoologicheskij zhurnal*. 2009. T. 88, No. 9. P. 1115–1126.
- Chitty D. Population processes in the vole and their relevance to general theory, *Can. J. Zool.* 1960. Vol. 38, No. 1. P. 99–133.
- Christian J. J. Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation of population growth, *Physiol. Mammal.* 1963. Vol. 1. P. 189–353.
- Christian J. J. Social subordination, population density and mammalian evolution, *Science*. 1970. Vol. 168, No. 3927. P. 248–294.
- Fal'kenshteyn B. Yu. Some ecological and geographical patterns of the dynamics of the abundance of mouse-like rodents, *Zaschita rasteniy*. 1939. T. 18. P. 13–21.
- Fuller W. A. Changes in numbers of three species of small rodent near Great Stave Lake, n. w. t. Canada, 1964–1967, and their significance for general population theory, *Ann. Zool. Fenn.* 1969. Vol. 6, No. 2. P. 113–144.

- Golikova V. L. Larina N. I. Geographical changes in the level and dynamics on the abundance of forest mouse-like rodents in the European part of the USSR, Fauna i ekologiya gryzunov. M.: Izd-vo MGU, 1966. Vyp. 8. P. 92–131.
- Haldane J. B. S. The relation between density regulation and natural selection, Proc. Roy. Soc. London. 1956. Ser. B. Vol. 145. P. 111–132.
- Hansson L. Dynamics and trophic interactions of small rodents landscape or regional effects on spatial variation?, Oecologia. 2002. Vol. 130. P. 259–266. DOI: 10.1007/s004420100802
- Hansson L., Henttonen H. Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover, Oecologia. 1985. Vol. 67, No. 3. P. 394–402.
- Henttonen H., Tast J., Viitala J., Kaikusalo A. Ecology of cyclic rodents in northern Finland, Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 1988. Vol. 25. P. 61–77.
- Hodasheva K. S. On the geographical features of the population structure of terrestrial vertebrates, Zonal'nye osobennosti naseleniya nazemnykh zhyvotnykh M.: Nauka, 1966. P. 7–37.
- Ivanter E. V. Zhigal'skiy O. A. Experience in population analysis of the mechanisms of population dynamics of the bank vole at the northern limit of the range, Zoologicheskii zhurnal. 2000. T. 79, vyp. 8. P. 976–990.
- Ivanter E. V. Essays on the population ecology of small mammals in the northern periphery of the range. M.: T-vo nauch. izd. KMK, 2018. 770 p.
- Ivanter E. V. On the population organization of a polytypic species (using the example of the bank vole) at the northern limit of its range, Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta. 2008. No. 1. P. 39–50.
- Ivanter E. V. Population dynamics, Evropeyskaya ryzhaya polevka. M.: Nauka, 1981. P. 245–267.
- Ivanter E. V. The population ecology of small mammals of the taiga in the North-West of the USSR. L.: Nauka, 1975. 249 p.
- Ivanter E. V. To the study of the population dynamics of the common shrew (*Sorex araneus*) (experience of an analytical review of the state of the problem), Zoologicheskii zhurnal. 2019. T. 98, No. 8. P. 949–959.
- Ivanter E. V., Osipova O. V. Population dynamics of Bank Vole in Eastern part of its distribution range, Polish J. Ecol. 2000. Vol. 48. P. 179–195.
- Johannesen E. Brudevoll J., Jenstadt M. et al. Behavioral dominance of grey-side voles over bank voles in dyadic encounters, Ann. Zool. Fenn. 2002. Vol. 39. P. 43–47.
- Johannesen E. Mauritzen M. Habitat selection of grey-sided voles and bank voles in two subalpine populations in southern Norway, Ann. Zool. Fenn. 1999. Vol. 36. P. 215–222.
- Karaseva E.V. Telicyna A.Yu. Zhigal'skiy O.A. Methods for studying rodents in the field. M.: Izd-vo LKI, 2008. 416 p.
- Koshkina T. V. The relationship between closely related species of small rodents and their abundance regulation, Fauna i ekologiya gryzunov. M.: Izd-vo MGU, 1974. Vyp. 8. P. 5–27.
- Krebs C. J., Myers J. H. Population cycles in small mammals, Adv. Ecol. Res. London-New York, 1974. Vol. 8. P. 267–399.
- Kutenkov A. P. Thirty years of small mammals counts at research stations in the Kivach Nature Reserve: main results and discussion of the results, Trudy Gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika «Kivach». Vyp. 3. Petrozavodsk, 2006. P. 80–106.
- Luk'yanova L. E. Environmental preferences of the bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) in different biotopic conditions in a protected area of the Middle Urals, Ekologiya. 2023. No. 1. P. 46–57.
- Mayr E. Zoological species and evolution. M.: Izd-vo inostr. lit., 1968. 596 p.
- Naumov N. P. Geographical variability in animal population dynamics and evolution, Zhurnal obschey biologii. 1945. T. 6, vyp. 1. P. 113–126.
- Naumov N. P. Structure and self-regulation of biological macrosystems, Biologicheskaya kibernetika. M.: Nauka, 1972. P. 89–111.
- Novikov G. A. Spruce forests as a habitat and the role of mammals and birds in their life, Rol' zhyvotnykh v zhizni lesa. M.: Izd-vo MGU, 1956. P. 21–304.
- Okulova N. M. Biological relationships in forest ecosystems (using the example of natural foci of tick-borne encephalitis). M.: Nauka, 1986. 248 p.
- Poulet A. R. The ecological basis of forecasting rodent outbreaks in a Sachelian, Acta Zool. Fennica. 1996. Vol. 47. P. 197–211.
- Rogovin K. A. Moshkin N. P. Autoregulation of numbers in mammalian populations and stress (touches to a long-written picture), Zhurnal Obschey biologii. 2007. T. 68, No. 4. P. 244–267.
- Stenseth N.C., Bjornstad O.N., Saitoh T. A gradient from stable to cyclic populations of *Clethrionomys rufocanus* in Hokkaido, Japan, Proc. Royal Soc. L. 1996. V. 263. P. 1117–1126.
- Torre I., Arrizabalaga A. Habitat preferences of the bank vole *Myodes glareolus* in a Mediterranean mountain range, Acta theriol. 2008. Vol. 53. P. 241–250.

- Tupikova N. V. Konovalova E. A. Reproduction and mortality of red-backed voles in the southern taiga forests of the Vyatka-Kama interflue, Fauna i ekologiya gryzunov. M.: Izd-vo MGU, 1971. Vyp. 10. P. 145–171.
- Tupikova N. V. Sidorova G. A. Konovalova E. F. Determining the age of forest voles, Fauna i ekologiya gryzunov. M.: Izd-vo MGU, 1970. Vyp. 9. P. 160–167.
- Vinogradov B. S. Materials on the dynamics of the mouse-like rodent fauna of the USSR. L., 1934. 298 p.
- Yakimova A. E. The results of monitoring of small mammals in Central Karelia, Trudy KarNC RAN. 2018. No. 1. P. 67–80. DOI: 10.17076/bg642
- Zhigal'skiy O. A. Analysis of population dynamics of small mammals, Zoologicheskii zhurnal. 2002. T. 81, No. 9. P. 1078–1106.
- Zhigal'skiy O. A. Dynamics of the number and population structure of the bank vole (*Myodes* (*Clethrionomys*) *glareolus*) during the winter and spring onset of reproduction, Zoologicheskii zhurnal. 2012. T. 91, No. 5. P. 619–628.
- Zhigal'skiy O. A. Population cycles of the bank vole *Myodes* (*Clrthrionomys*) *glareolus*: relationship with the reproductive process, Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra RAN. 2011. T. 13, No. 5. P. 185–192.