

УДК 574.591.526:599.323.4

АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

© 2002 г. О. А. Жигальский

Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН, Екатеринбург 620144
e-mail: zig@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 13.09.2001 г.

На основании многолетних наблюдений за комплексом внешних условий и состоянием популяций рыхей полевки, *Clethrionomys glareolus*, в четырех качественно различных участках ареала количественно оценено распределение влияний внутрипопуляционных и внешних факторов на динамику их численности и структуры. Показано, что основное влияние на демографические процессы полевок на протяжении всего сезона размножения оказывают плотностно-зависимые механизмы регуляции (эндогенные факторы). Экзогенные (кормовые и погодные) факторы выступают в качестве воздействий, ограничивающих рост населения популяции, и наиболее эффективны в переходные осенне-зимний и зимне-весенний периоды. Усиление их роли на периферии ареала происходит именно в это время. Такое распределение эффектов воздействующих на популяцию факторов практически не зависит от качества местобитаний и его географического расположения в ареале вида.

За последние десятилетия накоплен обширный материал по этологии, пространственному распределению, популяционной экологии и динамике населения многих видов грызунов в условиях эксперимента и в природе. В то же время не решен вопрос о том, какие изменения в популяции связаны с проявлением внутрипопуляционных механизмов, а какие обусловлены непосредственным действием внешних факторов. Такое положение объясняется сложностью популяционных процессов и причинами методологического характера, преимущественно неадекватностью используемых методов учета и применением слабо разработанной математической системы оценивания численности и структуры населения. Одна из основных причин отсутствия строго научной теории динамики численности популяций – малочисленность долговременных стационарных наблюдений, во время которых регистрировалась бы не только численность, но и демографическая структура населения. Еще меньше исследований, посвященных одновременному изучению демографических характеристик популяции и условиям ее обитания (погодные, кормовые, обилие хищников и др.). Развитие общей концепции популяционной регуляции тормозится еще и тем, что большинство исследователей пытается объяснить все многообразие популяционных процессов действием какой-либо одной группы факторов. Приверженность к однофакторным гипотезам, объясняющим причины колебаний численности популяций, как справедливо отмечает Ханссон (Hansson, 1984), связана с тем, что ги-

потезы одного фактора легче поддаются проверке и хорошо биологически интерпретируются.

Сейчас не вызывает сомнения, что популяционные процессы определяются совместным действием эндо- и экзогенных факторов (Шварц, 1969, 1980; Lidicker, 1973, 1978, 1987; Ивантер, 1975; Шилов, 1977; Соколов и др., 1986; Zhigalsky, 1992; Жигальский, 1994; Wolff, 1997; Шилов 1997). Многофакторная теория обладает целым рядом преимуществ по сравнению с однофакторными концепциями, но и она не всегда может дать полное объяснение популяционной динамики.

Основная цель исследования – анализ современных представлений о путях и способах регулирования численности млекопитающих, многофакторный анализ механизмов, которые определяют численность и структуру популяций мелких млекопитающих, обитающих в различных частях ареала, и оценка распределений эффектов воздействующих эндо- и экзогенных факторов.

Далее приведен анализ литературных сведений о механизмах регуляции численности и демографической структуры популяций млекопитающих.

Исследование микроэволюционных процессов, развивающихся на популяционном уровне и имеющих в своей основе механизмы, обеспечивающие приспособительное регулирование численности популяции к меняющимся условиям, является одной из главных задач современной экологии и генетики (Шварц, 1969, 1980; Соколов и др., 1986). Вопросы регуляции численности мышевидных грызунов давно разрабатываются экологами (Elton, 1924; Кашкаров, 1933; Свириденко,

1934; Калабухов, 1935; Формозов, 1947; Наумов, 1948, 1965; Шварц, 1965; Кошкина, 1965, 1967; Christian, 1950, 1956, 1970, 1971; Больщаков, 1969, 1972; Шилов, 1977; Christian, Davis, 1964, 1966, Chitty, 1968; Pitelka, 1964; Krebs, 1970; Myers, Krebs, 1971; Tamarin, Krebs, 1969; Zhigalsky, 1992; Жигальский, 1994; Wolff, 1997; Шилов, 1997 и др.). Однако до настоящего времени нет четкого представления о реализации этих механизмов в природе.

Существующие гипотезы о механизмах регулирования численности в популяциях мелких млекопитающих можно разделить на две группы. Первая группа – гипотезы, согласно которым процессы рождаемости и смертности, формирующие динамику численности, определяются внешними по отношению к популяции факторами: метеорологическими условиями, кормовой базой и обилием хищников. В основе гипотез второй группы лежат представления о территориальных взаимоотношениях животных, составляющих популяцию, при этом динамика ее демографических показателей определяется плотностью населения. Сторонники этой точки зрения показали усиление стресса при возрастании плотности, что, в свою очередь, ведет к снижению жизнеспособности животных и репродуктивного потенциала популяции. Преобразования демографической структуры популяции в ответ на изменения условий ее существования заключаются в изменении соотношения числа особей в генетических, социальных и физиологических внутривидовых группировках.

За последние 70 лет исследований, посвященных анализу динамики популяций и факторов, определяющих ее ход, накоплены данные об изменениях численности ряда видов мелких млекопитающих с разными социodemографическими системами, обитающих в различных географических, климатических и биотических условиях. Подробный анализ материалов о действии различных факторов на популяционную динамику проведен во многих монографических работах (Elton, 1924, 1925; Кашкаров, 1933; Свириденко, 1934; Калабухов, 1935; Формозов, 1947; Наумов, 1948, 1965; Christian, 1950, 1971; Кошкина, 1965, 1967; Шварц, 1965; Chitty, 1968; Больщаков, 1972; Ивантер, 1975; Шилов, 1977, 1985, 1997; Башенина, 1977, 1977а; Флинт, 1977; Stenseth et al., 1977; Stenseth, 1977, 1985; Krebs, 1978, 1996; Абатуров, 1979, 1984; Никитина, 1980; Чернявский, Ткачев, 1982; Панов, 1983; Панин, 1983; Максимов, 1984; Больщаков, Кубанцев, 1984; Окулова, 1986; Щипанов и др., 1997; Saitoh et al., 1997) и поэтому не входит в задачу нашего исследования.

Циклические изменения климатических условий отражаются в колебаниях продуктивности биоценозов, но само существование строгой цикличности природных процессов все чаще ставит-

ся под сомнение. Спектральный анализ многолетних наблюдений за численностью некоторых видов грызунов показал, что популяции, в которых изменения численности ранее считались циклическими, в действительности являются случайными (Garsed, Howard, 1981; Krebs, 1996; Framstad et al., 1997). Поэтому для многих видов грызунов колебания численности свидетельствуют лишь о стабильности или нестабильности популяции, а не о закономерных циклах (Southern, 1979; Framstad et al., 1997), хотя отрицать природную цикличность, вероятно, нельзя. Так, Максимов (1977, 1984) установил 11-летнюю периодичность изменения численности водяной крысы, которую он связывает с циклами солнечной активности, влияющими на биоценоз через закономерную смену влажных и сухих фаз (влажные фазы формируются в годы с высокой солнечной активностью, сухие – в годы низкой). Другой пример – влияние ритмической активности солнца на вспышки численности обыкновенной полевки (Pineam, 1958; Тауриныш, 1964; Klemm, 1964; Kalela, 1966). Причинно-следственная связь между внешними водителями ритмов и численностью полевок, вероятно, не является общим для всех видов механизмом, определяющим их численность, так как эффекты колебаний внешних условий чаще всего опосредованы через пищевые цепи (Окулова, Мыскин, 1973; Myrberget, 1986). Кроме того, в колебаниях климата для многих областей не обнаружено коротких циклов в 3–4 года.

Тем не менее роль изменения климата и погодных условий в динамике численности грызунов, несомненно, велика. При этом колебания погодных условий могут оказывать как положительное, так и отрицательное воздействие на рост численности полевок. Метеорологические факторы влияют на плотность населения и репродуктивную активность полевок в основном в переходные периоды: осень–зима, весна–лето (Смирин, 1970; Окулова, 1973, 1978; Ивантер, 1975; Волков, Ершов, 1978; Сафонов, 1983; Myllymaki et al., 1985; Жигальский, 1994). В холодное время выживание полевок, а значит и численность в начале сезона размножения положительно коррелирует с количеством осадков и отрицательно – с температурой воздуха в период становления снежного покрова. Осадки в это время выпадают в виде снега, и естественно, что чем больше их выпадает, тем выше теплоизоляционный эффект, следовательно, и жизнь полевок меньше зависит от действия низких температур (Кашкаров, 1933; Свириденко, 1934; Калабухов, 1935; Формозов, 1947; Kalela, 1962; Кудряшова, 1971; Hooli, 1971; Окулова, 1973; Adamczewska-Andrzejewska et al., 1979; Осмоловская, 1980; Дымин, 1981; Ylonen, Viitla, 1985; Чернявский, Короленко, 1986; Жигальский, Бернштейн, 1989а; Zhigalsky, 1992; Жигальский, 1994). Иными словами, крити-

ческим для популяции является время формирования минимально необходимой толщины снежного покрова.

Второй критический период для популяций лесных полевок – время схода снежного покрова, когда он уже может выполнять роль эффективного теплового экрана, и довольно частые в это время похолодания приводят к повышению гибели полевок. В зимнее время (в период сформированного снежного покрова) и летом погодные факторы оказывают слабое воздействие на динамику популяции, исключая, конечно, их катастрофические и аномальные проявления.

Помимо прямого существует и опосредованное влияние погоды на популяции мелких грызунов через изменения кормовых ресурсов и защитных условий. Соотношение между прямым и косвенным эффектом погодных условий во многом определяется биологическими особенностями вида (стенофаги-эврифаги, устойчивость зверьков к воздействию неблагоприятных условий и др.), качеством местообитаний (оптимальные, пессимальные). По мнению многих исследователей, прямое воздействие метеорологических условий может значимо повлиять лишь на популяцию, находящуюся в фазе спада численности, увеличивая скорость ее снижения. В то время как увеличение продолжительности периодов вегетации и плодоношения кормовых растений при благоприятных погодных условиях может способствовать росту численности. Таким образом, климатические и погодные условия могут ограничивать рост популяции (Ивантер, 1975; Hansson, Zejda, 1977; Myllymaki et al., 1985).

Хозяйственную деятельность человека также можно отнести к числу факторов, способных изменить не только численность и структуру населения отдельных видов, но и преобразовать фаунистический и флористический комплексы биоценоза, частично или полностью разрушая типичные для вида местообитания. Например, обширные вырубки лесов в Приладожье стали причиной снижения численности аборигенных видов и роста обилия видов-вселенцев, вследствие чего северные фаунистические комплексы приобрели облик более южных регионов. Увеличение сельскохозяйственной нагрузки на экосистемы неминуемо приводит к значительному преобразованию состава населения мелких млекопитающих и существенному изменению динамики отдельных видов (Гладкина, Поляков, 1973; Поляков, 1958; Гладкина, 1976; Максимов, 1984; Paillet, Butet, 1996; Paint, Butet, 1996; Неронов и др., 1997).

Исследование взаимосвязей динамики растительных сообществ и изменения численности полевок показало, что концепция питания как фактора, определяющего популяционную динамику,

имеет под собой хорошую фактологическую основу, но не может быть в одинаковой степени применима для объяснения причин изменения плотности разных видов мелких млекопитающих (Свириденко, 1940; Формозов, 1947, 1948; Наумов, 1948; Гладкина, Поляков, 1956; Zejda, 1962, 1976; Kalela, 1962; Башенина, 1968; Tast, Kalela, 1971; Tast, 1972, 1984; Laine Henttonen, 1983; Eurola et al., 1984; Batzli, 1985; Myrberget, 1986; Haken, Batzli, 1996; Bergeron, 1997). Изучение роли питания в популяционной динамике грызунов осуществляется по следующим основным направлениям: влияние продуктивности растительных сообществ; влияние качества потребляемой пищи – поедание вредных и токсичных растений после вспышек численности; влияние количества и качества зимних кормов и связанные с ними зимнее размножение и выживаемость; экспериментальные исследования с дополнительной по объему и качеству пищей; растительные ассоциации как среда обитания мелких млекопитающих.

Самый сложный и не раскрытым до конца вопрос – механизм ограничения изъятия кормов и связанное с ним торможение популяционного роста. Как правило, изъятие урожая растительности определяется численностью полевок, сезона года, репродуктивной активностью зверьков и для многих биоценозов не превышает 30% от общей биомассы растительности (Добринский и др., 1983; Абатуров, 1984). Даже при таком низком уровне использования растительности численность популяции начинает снижаться, потребление фитомассы уменьшается, несмотря на, казалось бы, неограниченные ее ресурсы (Myers, Poole, 1963; Старка, 1970; Sinclair, 1975; Laine, Henttonen, 1983; Haken, Batzli, 1996).

Ограничение потребления растительной продукции возможно, если энергозатраты на поиски пищи не соответствуют энергии, которая поступает с ней (Кудряшова, 1971; Шварц, 1971; Trudell, White, 1981; Batzli et al., 1981); если растения имеют химические и механические средства защиты (Кучерук, 1963; Freeland, 1974; Mc Naughton, 1978; Bergeron, 1980; Hansson, 1984); если через территориальные взаимоотношения не реализуются внутривидовые механизмы регуляции (Chitty, 1958; Christian, Devis, 1964; Pitelka, 1964; Krebs, 1964; Кошкина, 1967; Ивантер, 1975; Башенина, 1977б; Чернявский, Ткачев, 1982; Haken, Batzli, 1996). К сожалению, ни одна из этих точек зрения не нашла адекватного экспериментального и теоретического объяснения, но в совокупности эти факторы, по-видимому, способны ограничить рост населения. Абатуров (1979) предложил назвать критическим уровнем изъятия тот минимальный уровень кормовых запасов, при котором животные еще способны собрать необходимое количество пищи, не нарушая энергетического баланса.

По степени использования кормовых ресурсов выделяют три популяционные стратегии: 1 – растительность изымается до уровня, близкого к критическому; 2 – низкий уровень изъятия растительности; 3 – потребление кормовых ресурсов в некоторые моменты времени достигает максимальных, а в иные – минимальных значений (Абатуров, 1984). В первом и втором случаях популяция поддерживает численность на стабильном уровне (высоком или низком), а в третьем – уровень изъятия может явиться причиной циклических колебаний численности. Продуктивность нижних ярусов лесных биогеоценозов достаточно стабильна во времени, и поэтому лесных полевок относят к представителям первых двух стратегий (Петров, 1963; Christian, Davis, 1964; Мичурина, 1978, 1978а; Короленко, Короленко, 1979; Кутенков, Щербаков, 1980; Jensen, 1982; Кряжимский, Добринский, 1984; Млекопитающие..., 1985; Castien, Gosalbez, 1996).

Результаты опытов с подкормкой грызунов в лабораторных и полевых условиях показали, что с ростом кормообеспеченности полевок увеличивается скорость роста и развития молодых зверьков, улучшается их выживаемость в течение осеннего, зимнего и весеннего сезонов возрастает численность, уменьшается размер индивидуальных участков без обострения социальных отношений на территории, занимаемой популяцией. Зимняя подкормка, кроме того, способствует увеличению весенней численности и удлинению сезона размножения – в основном за счет раннего начала размножения. Однако отмечены случаи, когда популяция не реагировала на подкормку (рыжая полевка в окрестностях Оксфорда (Flowerdow, 1976)). Вместе с тем отмеченное повышение активности популяции в ответ на получение дополнительного корма не может предотвратить резкий спад численности полевок, который, вероятно, определяется демографической структурой популяции, а не количеством и качеством корма (Batzli, 1978; Desy, Thompson, 1983; Banach, 1986; Monadjem, Perrin, 1996).

На динамику популяции влияет и качество пищи. Многочисленные эмпирические данные подтверждают мнение о том, что качественный состав пищи входит в число факторов, определяющих плотность популяции, процессы размножения и смертности (Kalela, 1962; Tast, Kalela, 1971; Дональд и др., 1970; Hansson, 1971; Ивантер, 1976; Сафонов, 1980, 1983; Lewin, 1982; Мичурина, 1984; Bergeron, 1984; Alibnai, Gipps, 1985; Batzli, 1985; Bomford, Redhead, 1987; Haken, Batzli, 1996; Bergeron, 1997). Пищевой рацион характеризуется энергетической ценностью, соотношением по массе между “зелеными” и “сухими” кормами, содержанием углеводов, липидов, белков, витаминов и жизненно важных макроэлементов (кальция, калия, натрия и др.). Левин (Lewin, 1982)

высказал предположение о существовании связи между качеством потребляемой пищи и размножением у млекопитающих: улучшение качества потребляемой пищи приводит к повышению общего уровня метаболизма. Более высокий обмен, в свою очередь, может обеспечить повышение скорости пре- и постнатального развития потомства, увеличение размера и количества пометов, что обеспечивает быстрый рост популяции и формирует потомков с высоким жизненным потенциалом.

Шульц (Schultz, 1964) и Пителка (Pitelka, 1964) показали, что в годы высокой плотности полевки избирательно выедают наиболее предпочитаемые и энергетически ценные виды растений, поэтому в годы, следующие за вспышками численности, пища зверьков бедна, что ведет к увеличению смертности и снижению репродуктивной активности. В течение последующих нескольких лет видовой состав растительности постепенно восстанавливается, что создает предпосылки для нового подъема численности. Однако эти, как и некоторые другие гипотезы, призванные объяснить связь обилия и качества корма с популяционными процессами, часто носят декларативный характер и не нашли достаточного эмпирического подтверждения.

Спектр кормов лесных полевок в природе чрезвычайно широк, животные достаточно свободно переключаются с одних видов кормов на другие. По данным различных источников, рацион включает около 40 древесных и кустарниковых пород, более 130 видов травянистых растений и полукустарников, 10 видов мхов и лишайников. Практически список кормовых растений еще шире. В рацион лесных полевок, кроме того, входят ягоды и грибы (Тавровский и др., 1971; Ивантер, 1975; Кирющенко, 1979; Короленко, Короленко, 1979; Европейская рыжая..., 1981; Castien, Gosalbez, 1996). Географическая изменчивость спектра питания лесных полевок незначительна. Различия по отдельным регионам есть, но они не укладываются в определенную широтную или долготную закономерность. В широколиственных лесах основной корм составляют семена относительно крупноплодных древесных пород (средняя частота их встреч в желудках полевок 74%). В таежных лесах основу питания составляют зеленые части растений и семена основных лесообразующих пород. К общим приспособительным чертам питания лесных полевок в условиях различных географических зон можно отнести увеличение многоядности и переход на замещающие корма.

Для рациона лесных полевок характерна сезонность. Основу рациона весной и на протяжении всего лета составляют зеленые части кормовых растений, которые как по разнообразию ви-

дового состава, так и по общей биомассе наиболее многочисленны в это время. Семена трав и древесных растений занимают второе после зеленых кормов место. Осенью роль зеленых кормов снижается и возрастает потребление ягод, грибов и мхов. При неурожае отдельных видов кормовых растений они замещаются другими. Питание постоянно обильными и разнообразными кормами в летний период значительно снижает зависимость процессов размножения и смертности лесных полевок в этот период от трофического фактора и делает его второстепенным.

В зимний период лесные полевки, как правило, не размножаются, что ведет к снижению интенсивности обменных процессов и требований зверьков к качеству и количеству пищи. Основным кормом становятся ягоды урожая прошлого года, мхи, семена древесных пород, корневища и кора деревьев, запасы которых не столь велики, как в летнее время. Однако, несмотря на общее снижение уровня потребления, именно в этот период количество и качество кормов могут выступать в роли ограничивающего фактора, особенно в зимы, следующие за годами с низкой продуктивностью растительных сообществ (Ивантер, 1975; Чернявский, Ткачев, 1982; Сафонов, 1983, Castien, Gosalbez, 1996).

Данные о роли питания в колебаниях численности лесных полевок противоречивы. Гипотезы об определяющей роли кормов в демографии лесных полевок часто не подкреплены достаточно убедительным фактическим материалом. Дефицит кормов для лесных полевок может возникнуть только в зимний период, что может обусловить повышенную смертность; избыток корма способен вызвать раннее начало размножения. Вместе с тем, влияние количественного и качественного состава кормов на снижение или повышение репродуктивной активности лесных полевок в летний период не доказано.

Сказанное выше позволяет заключить, что кормовые ресурсы (качество и количество корма), определяя кормовую емкость биотопа, определяют и численность, но их, вероятно, нельзя отнести к регулирующим факторам. Поэтому кормовые ресурсы, как и другие внешние воздействия являются ограничивающим фактором. Изменения кормовых ресурсов оказывают реальное воздействие лишь на популяцию, находящуюся в фазе спада, усугубляя его.

Оценке влияния хищников на динамику популяций жертв посвящено много работ, однако единогласие по этому вопросу отсутствует (Elton, 1924; Дунаева, Кучерук, 1941; Дунаева, Осмоловская, 1948; Pitelka et al., 1955; Кошкина, 1970; Boonstra, 1977; May, 1977; Смирин, 1980; Durward, 1980; Формозов, 1981; Кривошеев, 1981; Erlinge

et al., 1983; Hansson, Henttonen, 1985; Henttonen, 1985; Korpimaki, 1986; Bjornstad et al., 1995; Бизина, 1997; Boonstra et al., 1998). Сам факт существования таких связей не вызывает сомнения, основная причина разногласий объясняется отсутствием количественных оценок этих связей. Поэтому одни экологи считают, что воздействие хищников очень велико, другие полагают, что оно незначительно.

В работах последних лет продемонстрировано, что эффект хищничества определяется целым рядом экологических условий: сезоном года, fazой цикла численности жертв, кормностью угодий для грызунов и их численностью, степенью защищенности биотопа, наличием альтернативных жертв и пр. Наибольший урон популяции полевок (от 10 до 60% всех изъятых животных) хищники наносят в осенне-зимний период (Чернявский, Дорогой, 1981; Erlinge et al., 1983). В первую половину лета урон значительно ниже и колеблется от 20 до 30%. В августе и сентябре он снижается до 6–12% (Watson, 1957; Mac Lean et al., 1974; Чернявский, Дорогой, 1981; Erlinge et al., 1983). Ограничение изъятия полевок хищниками, вероятно, имеет ту же основу, что и ограничение изъятия запасов растительного корма грызунами, и определяется соответствием между энергией, затрачиваемой на поиск и добывание пищи, и энергией, поступающей в организм хищника при добывании единичной жертвы. При нарушении баланса, что обычно наблюдается в фазе депрессии, хищные птицы не приступают к гнездованию, хищные млекопитающие снижают репродуктивную активность, кроме того, большая часть птиц и млекопитающих покидает свои привычные местообитания (Чернявский, Дорогой, 1981; Чернявский, Ткачев, 1982, Бизина, 1997); поэтому хищники не могут быть главной причиной спада численности.

Изменения численности хищника, согласно классическим представлениям, следует за изменением поголовья их жертв и описывается типичной системой Лотки – Вольтерра (хищник–жертва), но эта ситуация верна только в случае узкоспециализированного хищника. В реальных природных экосистемах помимо специализированных присутствуют и неспециализированные хищники, которые могут переключаться с одного вида жертв на другой. Неспециализированные хищники добывают 60–80% полевок, и только они могут оказывать значительное воздействие на численность этих животных (Erlinge et al., 1983; Boonstra et al., 1998). Наличие альтернативных жертв может способствовать стабилизации многолетней динамики хищников, но так как показатели обилия многих видов мелких млекопитающих флюктуируют синхронно, то широкий пищевой спектр миофагов не способен стабилизировать их численность. Роль хищников сводит-

ся не только к снижению поголовья полевок, но и к изменению структуры их популяций путем избирательного вылова наиболее активной ее части. Хищники изымают главным образом "популяционный резерв", не оказывая значимого воздействия на воспроизводительную часть популяции (Krebs, 1964; Durward, 1980; Чернявский, Дорогой, 1981). Данные о взаимоотношениях в системе "хищник – полевки" подтверждают общепринятое мнение о влиянии хищников на численность своих жертв, но их воздействие неизначительно: в фазе роста численности мелких млекопитающих хищники изымают 6–10% полевок, а в фазе депрессии этот показатель еще ниже (Кривошеев, 1981; Чернявский, Дорогой, 1981; Erlinge et al., 1983, Бизина, 1997).

Другой фактор, определяющий численность и демографическую структуру животных, – взаимоотношения зверьков близких видов, обитающих на единой территории. При совместном обитании экологически близких видов между ними могут возникать различные взаимоотношения, хорошо исследованные в рамках классической экологии, но все они за исключением конкуренции не приводят к взаимному или одностороннему сдвигу ниш, сопровождающемуся полным или частичным пространственным взаимоисключением, снижением скорости роста популяции, снижением общей численности и репродуктивного успеха. Интенсивность межвидовых отношений связана с качеством биотопа и его типичностью для каждого входящего в состав населения вида, степенью экологической близости видов, синхронностью их активности и целым рядом других факторов. О наличии или отсутствии конкурентных межвидовых отношений чаще всего судят по пространственному распределению животных, а интенсивность этих отношений оценивают по соотношению показателей относительной численности и синхронности их изменений.

Для многих экологически близких видов наземных позвоночных довольно часто встречается их взаимоисключающее пространственное распределение. Причиной такого распределения может быть различная реакция совместно обитающих видов на средовые градиенты, межвидовая конкуренция и характерная для вида биотическая избирательность. Различия в требованиях совместно обитающих видов к среде обитания может скорее указывать на возможность существования межвидовой конкуренции, чем быть ее непосредственным доказательством. В природных условиях у мелких млекопитающих обнаруживается целый арсенал приспособлений, способствующих снижению конкуренции: предпочтительность местообитаний; различия в спектрах питания, подвижности и суточной активности; взаимное избегание при встречах и др. Кроме того, имеются и особенности динамики численнос-

ти и расхождения во времени изменений демографической структуры у совместно обитающих видов.

Пространственное и временное разделение ресурсов среди контролируется механизмами, выработанными в ходе эволюции сообщества. Каждый вид занимает экологическую нишу, характерную только для него, что в итоге приводит к ослаблению конкуренции. Механизмы экологической изоляции симпатрических видов настолько надежны, что многолетние изменения их численности могут быть синхронными (Greenwood, 1978; Надеев, Ердаков, 1980; McPhee, 1985; Wojcik, 1985; Жигальский и др., 1987; Жигальский, 1987; Рыхликова, 1988). Однако многие исследователи при этом считают, что пространственное распределение зверьков разных видов – результат конкуренции. Но даже в том случае, когда два вида каким-то образом разделили всю занимаемую территорию, и численность одного из них выше, объяснений этому явлению может быть несколько. Одно из них – в момент заселения ранее свободной территории между полевками одного вида и зверьками других видов устанавливаются иерархические отношения, обеспечивающие каждому виду местообитания, соответствующие его биологическим потребностям (Tast, 1968; Henttonen et al., 1977; Vittala, 1977, 1994). Разделение территории между симпатрическими видами в этом случае имеет в своей основе конкурентные отношения. При этом следует учитывать, что даже незначительные расхождения в требованиях животных к экологическим условиям среди снижают жесткость антагонистических отношений и способствуют разделению жизненного пространства между совместно обитающими видами, но не на основе конкуренции, а соответственно их биологическим особенностям.

В современной литературе, посвященной анализу этого явления, нет единого мнения об оценке роли межвидовых отношений в процессах формирования структуры и численности симпатрических видов, обзор этих данных показал, что по материалам различных авторов в 43–70% случаев взаимоотношения между совместно обитающими видами можно считать конкурентными (Кошкина, 1967, 1971; Штильмарк, 1977; Hansson, Zejda, 1977; Надеев, Ердаков, 1980; Hansson, 1983; Hallett et al., 1983; Шенброт, 1986; Жигальский, 1987; Жигальский и др., 1987; Джиллер, 1988; Рыхликова, 1988, Haken, Batzli, 1996). Таким образом, ни пространственное распределение, ни отсутствие, ни наличие синхронности изменений численности симпатрических видов не могут дать однозначного ответа на вопрос о роли конкуренции. Для его решения необходимо прямое изучение взаимосвязей между численностью и структурой населения одного вида и интенсивностью размножения, смертностью и миграционной ак-

тивностью другого совместно обитающего вида (Жигальский, 1987; Джиллер, 1988; Рыхликова, 1988; Бигон и др., 1989).

Плотность популяции растет до тех пор, пока показатели рождаемости и смертности не сравняются. Изменение этих показателей может быть вызвано как изменениями плотности самой популяции (Krebs, 1978), так и внешних условий. Как указывалось ранее, внешние факторы выступают в роли лимитирующих, которые способны задавать уровень функционирования популяции, а плотностно-зависимые – как регулирующие.

В основе современных гипотез плотностно-зависимой регуляции численности лежат представления о популяции как о саморегулирующейся системе, которая в зависимости от плотности изменяет свой репродуктивный потенциал и смертность, приводя тем самым численность в соответствие с условиями среды. При низких плотностях репродуктивный потенциал животных близок к своему физиологическому пределу, а их смертность мала. С увеличением плотности в популяции возникают явления физиологического стресса, замедляющие темпы прироста населения. Повышение уровня внутривидовых антагонистических отношений при высоких плотностях является причиной снижения репродуктивного потенциала (увеличение сроков полового созревания, изменение длительности межродовых промежутков, неэффективность спаривания) и приводит к увеличению смертности, особенно молодых зверьков, а также к снижению жизнеспособности животных, для которых в период эмбрионального и постэмбрионального развития была характерна высокая плотность населения (Strecker, Emlen, 1953; Christian, 1956, 1971; Кошкина, 1965, 1967; Christian, Davis, 1966; Ивантер, 1975; Башенина, 1977; Шилов, 1977; Чернявский, Ткачев, 1982; Bujalska, 1985; Жигальский, Бернштейн, 1986; Southwick, 1995; Saitoh et al., 1997). При высоких плотностях возрастает и уровень смертности (Christian, 1950; Frank, 1953; Gliwicz, 1976; Adamczyk, 1977; Lidicker, 1979; Bujalska, 1985; Ивашикина, 1987; Paradis, 1995; Julliard et al., 1997).

Стрессовая концепция достаточно хорошо описывает многие популяционные явления, но основана она на допущении, что все особи в популяции одинаковы и равны. В то же время большое число фактов свидетельствует о том, что популяция – это высокоструктурированная система, судьба которой во многом определяется тем, какие животные составляют эту систему (Шварц и др., 1957; Wynne-Edwards, 1962; Шварц и др., 1964; Petrusewicz, 1966; Rajska-Jurgiel, 1976; Шилов, 1977; Гуляева, Оленев, 1979; Курышев, Хворостянская, 1983; Ефимов, Галактионов, 1983; Bujalska, 1985; Masakado, 1985; Cihakova, Frynta, 1997). Определенная пластиность структуры популя-

ции может, в частности, объяснить неоднозначность реакции популяции на сходные уровни численности. Более того, перестройка структуры популяции в некоторых случаях является причиной перехода от строгого территориального к групповому образу жизни с установлением новой системы иерархии, позволяющей популяции при одних и тех же ресурсах увеличить свою численность.

В отличие от представителей стрессовой теории Читти (Chitty, 1967) предположил, что колебания численности полевок являются следствием разнокачественности животных, составляющих популяцию. Он считает, что генетический состав популяции изменяется по ходу цикла, причем отбор благоприятствует крупным, агрессивным особям с низким репродуктивным потенциалом при высоких плотностях и мелким, мало агрессивным животным при низких плотностях. В результате анализа пригодности гипотезы Читти для объяснения динамики популяций многих видов мелких млекопитающих (Tamarin, Krebs, 1969; Krebs, 1970; Myers, Krebs, 1971; Simon, 1979; Mihok, Fuller, 1981; Krebs, 1985; Boonstra, Boag, 1987) установлено, что изменчивость большинства основных жизненно важных функций животных (скорость роста, вес тела, возраст полового созревания, смертность) не имеет генетической природы. Наследуемость параметров жизненного цикла большинства видов полевок в природе ниже, чем это необходимо для эффективного действия естественного отбора.

Сарнов и Финнети (Charnov, Finerty, 1980) предложили оригинальную гипотезу, не требующую выполнения условий высокой степени наследуемости агрессивности. Суть ее состоит в том, что в разные фазы цикла численности в популяции происходят изменения ее генетической структуры. При низкой численности животные – соседи являются близкими родственниками и более тесно взаимодействуют друг с другом. С ростом численности и миграционной активности степень родства между особями быстро падает, вследствие чего возрастает агрессивность животных. Т.е. согласно этой гипотезе, генетические различия мигрантов и резидентов не обязательны, высокий уровень агрессивности поддерживается все время, пока коэффициент родства остается низким, а уровень миграций высоким (Васильев и др., 1996; Лукьянин, Лукьянинова, 1997; Cihakova, Frynta, 1997; Toshiyuki, Yoshiaki, 1997). Однако наблюдения некоторых авторов свидетельствуют о том, что в годы высокой численности степень оседлости лесных полевок возрастает, и в действие вступает “социальный блок” эмиграции (Mazurkiewicz, 1981; Hestbeck, 1982; Иванкина, 1987; Hiroshi et al., 1997). При высокой численности населения в ядре популяции миграция становится малоэффективной формой регуляции численности, так как субоптимальные мес-

тообитания заселены уже в самом начале сезона размножения.

Важную роль в системе регуляции численности мелких млекопитающих может играть распределение животных по территории. У зверьков с одиночно-семейным образом жизни, к которым относятся лесные полевки, пространственная структура популяции реализуется в виде системы индивидуальных участков (Наумов, 1951; Frank, 1953; Bujalska, 1973, 1985; Vittala, 1977; Никитина, 1980, Mazurkiewicz, 1981; Окулова и др., 1982; Bondrup-Nielsen, 1987). Размер индивидуального участка определяется сезоном года, плотностью популяции и экологической емкостью местообитаний. С количеством свободных участков часто связывают интенсивность размножения популяции. В размножении, как правило, принимают участие животные, обладающие собственной территорией. Зверьки, которые не имеют участка обитания, составляют "резерв" популяции и приступают к размножению только тогда, когда смогут завладеть индивидуальным участком. Количество свободных участков в данном смысле может служить регулятором размножения, а значит, и численности населения (Kalela, 1957; Кошкина, Коротков, 1975; Saitoh, 1981; Bujalska, 1985; Окулова, 1986; Жигальский, Бернштейн, 1986; Жигальский, 1994).

Итак, численность популяции находится под контролем значительного числа факторов, имеющих видовую и географическую специфику. Совершенно очевидно, что все многообразие реакций популяции невозможно объяснить действием какого-либо одного фактора. Поэтому в последние годы многие исследователи все больше склоняются к тому, что регулирование численности – многофакторный процесс. Хотя многофакторная теория, вероятно, тоже не полностью отражает популяционную динамику, она обладает целым рядом преимуществ:

1. совместима с существующими гипотезами и помимо прямого действия факторов учитывает и эффекты взаимодействия (Lidicker, 1978; Hilborn, Stearns, 1982);

2. позволяет повысить точность прогноза по сравнению с прогнозом, разработанным при использовании одно-двухфакторных теорий;

3. учитывает перераспределение во времени воздействий разных факторов;

4. позволяет использовать все накопленные к настоящему времени данные по мышевидным грызунам.

Впервые многофакторное описание популяционной динамики было предложено Лидикером (Lidicker, 1973, 1978, 1987), хотя принципиальная возможность такого подхода высказывалась и ранее. Несмотря на то, что число исследований, в основе которых лежит многофакторная теория,

растет, особенно в последнее время (Lidicker, 1973, 1978; Alibnai, Gipps, 1985; Flowerdow, 1985; Krebs, 1985; Mihoket al., 1985; Stenseth, 1985; Hestbeck, 1986; Жигальский, Бернштейн, 1986, 1989а; Hanski, 1987; Zhigalsky, 1992; Жигальский, Мамбетуллаева, 1994; Жигальский 1994; Шилов, 1997), она все еще не нашла широкого применения, так как сама суть этой теории требует разносторонних длительных наблюдений, что делает этот подход не всегда доступным. Это и достоинство, и недостаток полифакторного описания, однако совершенно очевидно, что такой подход обладает большими разрешающими возможностями по сравнению с монофакторным.

Существенный вклад в создание общей теории регулирования популяционной динамики могут внести банки данных о различных видах мелких млекопитающих с учетом их пространственного и географического распределения с одновременной регистрацией погодных, кормовых и прочих характеристик среды обитания. Однако для того чтобы описать процессы формирования динамики численности определенной популяции нельзя привлекать данные о других популяциях или других видах. Последнее достаточно часто является причиной несостоятельности математических моделей, в которых анализируется некая гипотетическая популяция, свойства которой – конгломерат свойств нескольких видов и популяций.

Таким образом, только многофакторный подход способен приблизить нас к наиболее полному пониманию причин колебаний численности и структуры населения популяций мелких млекопитающих. При этом внешним воздействиям отводится роль ограничивающих (определяющих численность) факторов, а внутривидовыми – роль гомеостатических механизмов, приводящих поголовье популяции в соответствие с уровнем, определяемым внешними условиями.

В настоящей работе мы проанализировали особенности динамики численности и демографической структуры популяций рыжей полевки, *Clethrionomys glareolus*, из различных частей ее видового ареала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу работы положены материалы многолетних исследований на четырех стационарных участках, любезно переданные в наше распоряжение А.Д. Бернштейн (Тульский и Удмуртский стационары), В.А. Корнеевым (Марийский стационар), Т.В. Ивантер и Э.В. Ивантер (Карельский стационар). Выбор местоположения каждого стационара осуществлен в соответствии с задачами изучения географических и биотопических особенностей рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780): Тульский стационар распо-

Таблица 1. Использованный материал

Стационар	Годы (число лет наблюдений)	Количество	
		ловушко-суток	отловленных зверьков
Карельский	1966–1987 (22)	71500	1100
Удмуртский	1973–1991 (19)	20000	2500
Марийский	1972–1987 (16)	25000	3000
Тульский	1966–1980 (15)	91000	13500

ложен в зоне широколиственных лесов в оптимальной для рыжей полевки области ($54^{\circ} 45'$ с.ш., 37° в.д.), Удмуртский ($57^{\circ} 20'$ с.ш., 52° в.д.), Марийский ($56^{\circ} 30'$ с.ш., $43^{\circ} 30'$ в.д.) и Карельский ($61^{\circ} 40'$ с.ш., $33^{\circ} 30'$ в.д.) стационары в таежной зоне, но в разных подзонах. Поскольку на территории Удмуртского стационара преобладают лиово-пихтово-еловые подтаежные леса, он также может быть отнесен к оптимуму ареала. На территории Марийского стационара популяционную динамику рыжей полевки исследовали на пяти различающихся по составу растительности участках: коренные спелые елово-липовые подтаежные леса, вторичные березняки с участием широколиственных пород на месте подтаежных лесов и вырубки трех степеней давности. Местообитания на этом стационаре различаются по своему качеству и экологической емкости. Карельский стационар расположен в подзоне среднетаежных лесов и представляет собой периферию ареала рыжей полевки. Объем используемых в работе материалов приведен в табл. 1.

Для оценки популяций лесных полевок применялся широко распространенный среди отечественных экологов метод относительного учета мышевидных грызунов на стандартных ловушко-линиях (Кучерук, 1952). Зверьков отлавливали давилками. В качестве приманки использовали кусочки хлеба, смоченные в подсолнечном масле. Учеты полевок проводили на стационарных участках линиями давилок по 50 шт. с расстоянием между ловушками 5 м. Учетные линии экспонировались от 2 до 4 суток. Проверку ловушек проводили 1 раз в сутки.

Отловы полевок проводили регулярно 4 раза в год (апрель, июнь, август и октябрь), а в некоторые годы – ежемесячно на протяжении всего reproductiveного периода.

Морфологический анализ добывших зверьков проводили по общепринятой схеме. Возраст рыжих полевок определяли по стадии формирования шейки второго верхнего коренного зуба и по доле, которую составляет высота корня от высоты всего зуба, с точностью до двух месяцев. В работе использованы только три возрастных класса: 1–2; 3–6 и 7–16 месяцев (Тупикова и др., 1970). У каждого добывшего зверька, помимо возраста,

определяли состояние генеративных органов. Беременность устанавливали по наличию пробки во влагалище, желтым телам в яичниках и эмбрионам в матке, а число пометов, принесенных одной самкой – по количеству генераций плацентарных пятен. Величину выводка оценивали по количеству эмбрионов. Возраст эмбрионов определяли по внешнему виду матки и размерам эмбрионов, освобожденных от оболочки (Тупикова, 1964). У самцов измеряли семенники и их придатки, регистрировали сперматогенез (с выборочной проверкой мазков под микроскопом). К половозрелым или размножающимся относили самок беременных или родивших, а самцов – с развитыми придатками (длиной не менее 8–9 мм) и с начавшимся сперматогенезом.

Функционирование популяций лесных полевок определяют эндогенные (внутрипопуляционные) и экзогенные (внешние по отношению к популяции) факторы. К эндогенным факторам, действующим, например, на репродуктивную активность молодых полевок, относили численность и доли в популяции старшевозрастных самцов и самок, а также доли в популяции зверьков различного возраста, но в каждом конкретном случае число и структуру эндогенных воздействий определяли путем предварительного статистического анализа. Экзогенные факторы включали в себя погодные, климатические (среднемесечные температуры воздуха, суммарное за месяц количество осадков, а для зимы – толщина снежного покрова) и кормовые условия (количество семян основных лесообразующих пород).

Демографическую структуру населения оценивали по многолетним значениям популяционных характеристик и степени их изменчивости (стандартное отклонение и коэффициент вариации). Достоверность различий средних значений проверяли при помощи дисперсионного анализа и метода множественных сравнений Шаффе (Гласс, Стенли, 1976; Поллард, 1982). Выводы относительно значимости долей в совокупности и сравнение долей, принадлежащих разным генеральным совокупностям, проводили по методу выборочных долей (Гласс, Стенли, 1976).

Способ, используемый нами для оценки роли различных факторов в демографических процес-

сах, представляет собой скрининговую процедуру, включающую ряд этапов. На первом этапе рассчитывали корреляционные связи между зависимой и каждой независимой (факторной) переменной. На втором этапе из множества корреляционных связей между зависимой и каждой независимой переменными отбирали статистически достоверные, а среди связей объясняющих переменных – коррелирующие между собой. Если значение коэффициента корреляции между двумя независимыми переменными превышало 0,5, то одну из переменных исключали из рассмотрения, выполняя тем самым требование мультиколлинеарности в множественном регрессивном анализе. В процесс обработки было вовлечено более 50 популяционных характеристик и около 30 действующих факторов, природа связей которых ранее не была исследована, поэтому рассчитывали несколько показателей связи: коэффициент парной корреляции Пирсона, коэффициент ранговой корреляции Спирмена, корреляционное отношение, показатель криволинейности и достоверности перечисленных коэффициентов связи. Коэффициенты корреляции Пирсона, Спирмена и корреляционное отношение дают возможность оценить степень связи популяционных показателей и действующих на них факторов, а показатель криволинейности позволяет судить о линейности этих связей (Гласс, Стенли, 1976; Иберла, 1980; Ферстер, Ренц, 1983).

Рассмотрев корреляционные связи и сократив исходное признаковое пространство, мы получили возможность перейти к процедуре оценки влияния действующих на популяцию факторов, используя для этих целей аппарат множественной регрессии. Проведенный анализ линейности связей позволил ограничиться рассмотрением линейного соотношения между зависимой (y) и объясняющими (независимыми) переменными (x_1, x_2, \dots, x_m). Общее выражение уравнения множественной регрессии имеет следующий вид:

$$y = b_0 + b_1x_1 + b_2x_2 + \dots + b_mx_m, \quad (1)$$

где b – оценки коэффициентов регрессии. Индекс при коэффициенте соответствует индексу объясняемой переменной. Так, b_1 показывает среднюю величину изменений y при изменении x_1 на единицу при условии, что другие переменные остаются без изменения, т.е. указывает соответствующие усредненные частные влияния переменных в предположении, что остальные объясняющие переменные сохраняются на постоянном уровне; b_0 выполняет в уравнении функцию выравнивания.

Множественная регрессия описывает одновременное действие всех объясняющих переменных, но естественно не учитывает влияние факторов, не включенных в рассмотрение. Итак, располагая

эмпирическим цифровым материалом по нескольким факторам, для зависимой переменной целесообразно и теоретически обоснованно строить множественную регрессию, а не однофакторную.

Процедура построения уравнений множественной регрессии сложна, но достаточно хорошо математически обоснована и описана в специальной литературе (Езекиел, Фокс, 1966; Дрейпер, Смит, 1973; Афиши, Эйзен, 1973; Поллард, 1982; Ферстер, Ренц, 1983), поэтому не имеет смысла подробно останавливаться на ней.

Полная дисперсия (S^2) зависимой переменной при регрессионном анализе разлагается на две составляющие: дисперсию, обусловленную действующими факторами, включенными в регрессию (S_r^2) и остаточную дисперсию (S_e^2). Остаточная дисперсия слагается из дисперсии, связанной с действием не привлеченных в анализ объясняющих переменных и дисперсией, вызванной случайными ошибками наблюдений:

$$S^2 = S_r^2 + S_e^2 \quad (2)$$

$$\sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2 = \sum_{i=1}^n (\hat{y}_i - \bar{y})^2 + \sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y}_i)^2 \quad (3)$$

Частное от деления S_r на S называют коэффициентом детерминации и обозначают через R^2 .

$$R^2 = \frac{S_r^2}{S^2} = \frac{\sum_{i=1}^n (\hat{y}_i - \bar{y})^2}{\sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2} \quad (4)$$

Он выполняет две функции: отражает долю изменчивости, обусловленную регрессией в полной дисперсии зависимой переменной, и является критерием качества регрессии. Если R^2 статистически значим, то рассчитанное уравнение регрессии отражает реальную связь между анализируемой характеристикой и множеством объясняющих переменных. Для определения значимости R^2 выполнено специальное преобразование (Иберла, 1980). В том случае, когда рассчитанное R^2 больше, чем R_T^2 , принимается ноль-гипотеза – коэффициент множественной детерминации статистически значимо отличается от нуля.

Следует отметить еще одно свойство коэффициента множественной детерминации – он равен сумме произведений нормированных коэффициентов регрессии (b'_i) и коэффициентов корреляции (r_{yi}) (Ферстер, Ренц, 1983);

$$R^2 = b'_1 r_{y1} + b'_2 r_{y2} + \dots + b'_m r_{ym} \quad (5)$$

Таблица 2. Численность рыжих полевок

Местообитание	Относительная численность, коэффициент вариации, %				Выживаемость за зиму, %
	Апрель	Июнь	Август	Октябрь	
Тульский стационар дубово-липовые леса	11.1/90.9	15.0/66.5	24.3/50.9	20.3/51.0	46.9
Марийский стационар елово-липовые леса	11.2/87.8	16.9/110.3	34.9/55.1	20.9/63.7	48.3
березняки	3.4/120.7	9.8/116.0	21.6/66.5	11.0/115.7	30.9
зарастающая вырубка					
1957 г.	5.2/89.4	12.8/95.7	23.0/68.4	18.2/74.7	28.6
1968 г.	2.3/153.6	5.3/159.5	15.7/86.8	13.2/90.2	17.4
Удмуртский стационар липово-пихтово-еловые леса	6.3/70.8 Июнь	12.8/93.6 Июль	21.0/93.6 Август	13.7/75.9 Сентябрь	47.5
Карельский стационар ельники-зеленомошники	2.0/98.9	2.8/102.7	3.8/72.8	9.2/107.1	31.3
лиственные и смешанные леса	1.3/135.5	1.8/113.9	4.1/136.5	7.7/126.5	22.7

Примечание. Для каждого местообитания; в числителе – средняя многолетняя, в знаменателе – ее изменчивость.

Слагаемые этой суммы – количественные оценки вкладов каждого фактора в формирование зависимой переменной. Если какое-либо слагаемое значительно по величине, то соответствующая переменная вносит большой вклад в определение регрессии и вбирает в себя значительную часть дисперсии анализируемой демографической характеристики.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Зональные и биотопические особенности популяций

На территориях обследованных стационаров обитают рыжие и красные полевки (*C. glareolus* Sh. 1780, *C. rutilus* Pall. 1778), лесные и полевые мыши (*Apodemus sylvaticus* L. 1758, *agrarius* Pall. 1771), серые полевки (*Microtus*) и другие малочисленные виды, но, судя по численности и ее изменениям, в летние месяцы рыжая полевка во всех обследованных местообитаниях доминирует. Доля рыжей полевки в составе населения в разные месяцы бесснежного периода и на разных стационарах, по данным многолетних наблюдений, колеблется от 55 до 85%. В трансформированных человеком ландшафтах степень доминирования этого вида снижается, и в процессе сукцессии получают преимущество другие виды. На вырубках улучшаются условия существования для серых полевок, а во вторичных смешанных и лиственных лесах – для мышей. Помимо того, что рыжая полевка преобладает в составе населения на всех стационарах, изменчивость ее численнос-

ти (коэффициент вариации (*CV*) колеблется от 50 до 137%) и значительно ниже, чем у прочих видов (110–250%).

Наиболее стабильно население рыжей полевки в коренных лесах. Во вторичных лесах и на вырубках изменчивость возрастает, что, вероятно, связано с ухудшением условий существования и снижением их стабильности для рыжей полевки (табл. 2).

Для изменчивости поголовья лесных полевок характерна явно выраженная сезонность. В начале репродуктивного периода коэффициенты вариации численности для коренных лесов разных широтных зон близки по своим значениям, а их величина связана в основном с колебаниями погодных условий, определяющих сроки начала размножения. В июне, в фазу быстрого роста поголовья, изменчивость численности наибольшая. Стратегия популяции в это время – максимально возможная скорость роста населения. По-видимому, в этот период большая часть энергетических ресурсов зверьков расходуется на половое созревание и интенсификацию их размножения, что снижает защитные функции организма, и поэтому даже незначительные изменения внешних условий и состояний популяции могут приводить к значительным изменениям смертности, а следовательно, и к увеличению амплитуды колебаний численности.

Во вторую половину лета, и особенно во время сезонного пика обилия, наблюдается некоторая стабилизация численности, связанная, вероятно, с

тем, что поголовье полевок достигает верхнего предела, ограниченного емкостью биотопа, и поэтому дальнейший его рост невозможен.

Численность отдельных видов мелких млекопитающих, входящих в состав населения, в разные годы претерпевает значительные изменения (коэффициенты вариации многолетней численности отдельных видов для Тульского стационара изменяются от 51 до 219%), тогда как общее число зверьков, способных найти для себя достаточно большое количество пищи, хорошие условия для размножения и выращивания молодняка, несмотря на существенные различия в условиях каждого конкретного года, достаточно стабильно ($CV = 62.5\%$).

Снижение изменчивости общей численности населения обусловлено конечной экологической емкостью биотопа, превышение которой может привести к потере его устойчивости и внутрипопуляционными факторами (плотностно-зависимая регуляция).

Амплитуда изменений численности рыжей полевки возрастает по мере продвижения с юга (зона широколиственных лесов) на север (подзона средней тайги), что подтверждают и литературные данные (Hansson, Henttonen, 1985, Bjornstad et al., 1995.). Наряду с наличием географической составляющей изменчивости существует и биотическая составляющая. В коренных лесах изменчивость почти в 2 раза ниже, чем во вторичных лесах и на вырубках (табл. 2).

Снижение стабильности популяций рыжей полевки к северу и в нарушенных человеком стациях связано с уменьшением разнообразия северных и нарушенных биоценозов, что хорошо согласуется с существующим мнением – увеличение гетерогенности среды ведет к повышению устойчивости сообществ.

Сезонная динамика популяций рыжей полевки на разных стационарах типична для лесных полевок умеренной зоны (Формозов, 1948; Окулова, Кошкина 1967; Тупикова, Коновалова, 1971; Gliwicz, 1996, и т.д.). Численность населения низка в начале сезона размножения, летом она, постепенно возрастающая, достигает сезонного пика, а осенью вновь снижается (табл. 2). В течение осенне-зимнего периода поголовье зверьков снижается, и весной в популяции остается от 30 до 60% полевок, рожденных в предыдущем году. Низкие показатели весенней численности лесных полевок в производных биотопах и северных участках ареала могут являться следствием малой экологической емкости среды, хотя не менее весомой причиной может быть и высокая зимняя смертность животных, связанная с ухудшением условий существования. Во всех южных популяциях, обитающих в коренных лесах, осенне-зимний период переживает 47–48% зверьков, тогда как в Карельском стационаре и во вторичных лесах опти-

мума ареала зимняя выживаемость значительно ниже (17–31%). Географические различия в сезонной динамике рыжей полевки выражаются в снижении уровня численности в направлении с юга на север и значительно более поздних сроках начала и окончания периода размножения. Аналогичные изменения отмечаются и в сукцессионном ряду в направлении от коренных лесов через все стадии развития сообществ к вырубкам разной давности (табл. 2).

Увеличение поголовья полевок в южных частях ареала и коренных лесах происходит параллельно с уменьшением приростов численности в период с весны до сезонного пика. При этом между общей численностью популяции и ее сезонным приростом обнаруживаются отрицательные связи. В широколиственных лесах Тульского стационара и подтаежных коренных лесах Марийского и Удмуртского стационаров поголовье увеличивается в течение сезона размножения в 2.1–3.3 раза, а на территории Карельского стационара и в производных лесах на других территориях приращение численности значительно выше (в 4.6–6.8 раза).

При внешней схожести процессов изменения численности у северных и южных (обитающих в производных лесах) популяций реализуются эти изменения по-разному и не могут быть объяснены различиями в интенсивности размножения, так как доли участвующих в размножении самок и в коренных, и производных биотопах примерно равны. Обнаруженные различия в скоростях роста и спада численности, вероятно, связаны с тем, что во вторичных стациях поголовье полевок возрастает не только за счет размножения оседлого населения, но и за счет возрастающего в начале лета потока молодых зверьков из коренных местообитаний во вторичные, где плотность населения значительно ниже. На периферии ареала это происходит также и за счет удлинения периода размножения и общего повышения репродуктивной активности прибыльных зверьков (табл. 3).

Продолжительность сезона размножения в различных географических точках колеблется в довольно широких пределах. В большинстве случаев репродуктивно активные самки встречаются в течение 4–6 месяцев, но сроки начала и окончания размножения сильно варьируют (Zejda, 1962, Башенина, 1968; Ивантер, 1975; Boonstra et al., 1998). В районах исследования самки с имплантированными эмбрионами появляются в начале апреля. В некоторые годы на Марийском, Удмуртском и Тульском стационарах отмечено подснежное размножение. Массовое размножение в этих широтах прекращается, как правило, в конце августа – середине сентября, но в отдельные годы оно прекращается уже в июле, а иногда и в октябре в популяции еще присутствуют репродуктивно активные самки.

Таблица 3. Интенсивность размножения прибыльных полевок

Местообитание	Доля прибыльных половозрелых полевок, %			
	Апрель	Июнь	Август	Октябрь
Тульский стационар				
дубово-липовые леса	33.9/90.0	52.7/46.0	30.6/22.4	24.2/2.0
Марийский стационар				
елово-липовые леса	—	67.5/40.7	20.4/5.9	26.1/5.0
березняки	—	51.1/40.7	26.3/1.6	7.7/5.3
зарастающая вырубка				
1957 г.	—	61.8/27.9	18.8/6.3	19.8/0.0
1968 г.	—	50.0/57.1	26.1/5.0	12.3/0.0
Удмуртский стационар				
липовово-пихтово-еловые леса	55.0/59.3 Июнь	38.8/27.1 Июль	17.4/8.4 Август	6.5/0.2 Сентябрь
Карельский стационар				
ельники-зеленомошники	36.9/87.0	44.4/72.7	56.8/38.9	21.9/3.8
лиственные и смешанные леса	12.9/98.9	54.4/99.4	33.3/70.0	51.4/1.1

Примечание. Для каждого местообитания: в числителе – самки, в знаменателе – самцы. Прочерк обозначает отсутствие прибыльных, участвующих в размножении полевок.

В Карельской популяции рыжей полевки период размножения менее продолжителен, что вообще характерно для северных широт (Ивантер, 1975; Ивантер и др., 1991.). Сроки окончания репродуктивного периода варьируют в большей степени, чем сроки его начала и 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 (Кошкина, 1965; Kalela, 1957).

Во всех рассмотренных популяциях начало размножения определяется совокупным действием эндогенных и экзогенных факторов. Например, на Удмуртском стационаре их эффекты распределены следующим образом: 31.6% общей изменчивости сроков начала размножения обусловлены численностью и структурой популяции в конце предыдущего года, 16% связаны с показателями численности различных половозрастных группировок весной текущего года, 45.6% – с погодными условиями в осенне-зимний период (с ноября предыдущего года по март настоящего) и только 6.4% можно отнести за счет изменения кормовой базы. У карельской популяции на севере распределение факторных составляющих, определяющих начало размножения, принципиально не отличается от южных, отмечено лишь возрастание эффектов колебаний погодных условий до 54%.

Возрастной состав населения 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 (табл. 4).

За один сезон размножения население рыжей полевки практически полностью меняется, и лишь единичные зверьки живут около двух лет. Весной, в начале нового репродуктивного цикла, в среднеширотных районах популяции почти на 90% состоят из перезимовавших зверьков, и только около 10% составляют прибыльные ранневесенних и зимних пометов (табл. 4). На нарушенных территориях доля перезимовавших полевок снижается (в направлении от ранних сукцессионных стадий к более поздним). Так, на молодых вырубках Марийского стационара перезимовавшие особи составляют лишь 70% популяции. Преобладание молодых полевок на нарушенных территориях связано не с интенсификацией размножения на этих участках стационара, а с расселением их из коренных лесов, где численность молодых животных в начале лета довольно высока. Территория стационара распределена между зверьками следующим образом: оптимальные участки занимают взрослые полевки, а пессимальные – молодые. Подобное распределение местообитаний находится под прямым контролем иерархического

Таблица 4. Возрастной состав популяций рыжей полевки

Местообитание	Возрастной состав, %			
	Апрель	Июнь	Август	Октябрь
Тульский стационар дубово-липовые леса	5.4/11.7	8.0/62.0	28.4/65.0	54.7/42.9
Марийский стационар елово-липовые леса	-/11.3	20.1/55.6	32.7/62.5	65.5/32.5
березняки	-/18.1	10.2/65.3	33.8/60.2	80.9/19.1
зарастающая вырубка				
1957 г.	-/29.5	14.1/62.5	37.4/54.8	70.9/29.1
1968 г.	-/29.4	18.9/64.2	34.4/60.9	82.7/15.9
Удмуртский стационар липово-пихтово-еловые леса	3.2/11.2	7.0/72.7	9.5/85.7	33.8/64.2
	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
Карельский стационар ельники-зеленомошники	-/44.4	-/72.5	12.2/85.7	29.4/74.2
лиственные и смешанные леса	-/50.8	-/67.8	14.0/83.3	31.4/66.7

Примечание. Для каждого местообитания: в числителе – доля в популяции 3–6 месячных полевок, в знаменателе – 1–2 месячных зверьков Прочерк обозначает отсутствие группы.

статуса полевок разного возраста (Vijsalska, 1973; Шилов, 1977; Lidicker, 1978; Кутенков, Щербаков, 1980; Иванкина, 1987).

На Карельском стационаре размножение начинается позже, поэтому до середины мая в уловах присутствуют исключительно перезимовавшие полевки (Ивантер, 1975). В июне появляются молодые зверьки, доля которых не превышает 50%, тогда как на более южных стационарах она близка к 70%. Далее вплоть до сезонного пика численности практически на всех исследуемых стационарах возрастная структура остается неизменной.

Интересно, что в различных частях ареала соотношения численности прибыльных полевок первых летних генераций и численность зверьков, рожденных в конце лета, различны. С юга на север прослеживается увеличение доли в отловах полевок позднелетних пометов, что, несомненно, связано с изменением репродуктивной активности (табл. 4). Высокая активность размножения и его позднее окончание в Карельской популяции приводят к тому, что в конце репродуктивного периода большая часть населения представлена полевками позднелетних пометов. В среднеширотных популяциях значительную часть населения осенью составляют зверьки раннелетних пометов, вне зависимости от типа биотопа (табл. 4).

В многочисленных исследованиях показано, что сезонные генерации реализуют разные репродуктивные стратегии, поэтому соотношение их численностей в тот или иной моменты времени во многом определяют динамику популяции (Шварц

и др., 1957; Шварц и др., 1964; Gliwicz, 1996). Животные, родившиеся в течение лета, происходят от разных родителей: зверьки первой и второй генераций – приплод перезимовавших; третья генерация происходит от перезимовавших полевок и особей первой генерации. Особи четвертой и пятой генерации полностью состоят из потомков второй и третьей генераций. Частично четвертая и практически полностью пятая генерации не размножаются в год своего рождения и дают первый помет лишь весной следующего года, являясь основой нового цикла размножения. Главная функция животных первых весенних пометов – обеспечить максимальный прирост населения. Животные, относящиеся к первым весенним генерациям, отличаются наибольшей скоростью роста и полового созревания, к осени все они, как правило, погибают. Полевки, родившиеся в середине лета, представляют резерв популяции, включаящийся в размножение в годы низкой численности и неблагоприятные для популяции периоды (Поляков, 1958). И, наконец, для животных, родившихся в конце лета, характерны задержка полового созревания и торможение процессов роста и развития. Потребности у этих животных меньше, а устойчивость к неблагоприятным воздействиям выше, поэтому их смертность в осенне-зимний период ниже, чем смертность половозрелых зверьков ранних пометов (Ивантер, 1975; Иванкина, 1987).

В северных популяциях значительная часть молодых полевок, которые должны уйти в зиму, половозрела и принимает участие в размножении, а это приводит к снижению жизнестойкости

и повышению их смертности в осенне-зимний период. Вследствие этого весенняя численность из года в год удерживается 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. Число зверьков первых генераций, достигших половой зрелости, еще больше снижается, а именно они и перезимовавшие полевки определяют сезонную динамику популяции.

Иная ситуация – в среднеширотных популяциях. Здесь при высокой весенней численности большие и поголовье первых пометов, а благоприятные и устойчивые погодные условия способствуют высокой выживаемости молодых полевок. Все это вместе позволяет популяции достигать высокого уровня численности.

Оценка вкладов эндо- и экзогенных факторов в процессы формирования численности

На динамику численности и демографической структуры популяций лесных полевок воздействует большое количество факторов. Наиболее значимые среди них: эндогенные факторы, включающие в себя структуру и численность населения, биологическую специфику сезонных генераций (скорость полового созревания, скорость роста и др.) и экзогенные – состояние популяций симпатрических видов, метеорологические и кормовые условия. В различных частях ареала и биотопах, в разные фазы репродуктивного цикла действие эндогенных и экзогенных факторов специфично. Помимо этого динамика популяций мелких млекопитающих всегда является и результатом, и причиной изменений условий существования животных, их физиологического состояния и генетической структуры, плотность населения выступает как механизм регуляции размножения и смертности.

В настоящее время принято считать, что на оптимальных участках ареала внутрипопуляционные факторы играют одну из ведущих ролей в регулировании численности, изменения которой практически не зависят от колебаний погодных и кормовых условий, тогда как в пессимальной зоне возрастает роль внешних факторов (например, увеличения толщины снежного покрова в северных районах, изменения кормовых условий, действия хищников, гетерогенности среды). При этом предполагается, что на периферии ареала наибольшее воздействие оказывают экзогенные факторы, а центре ареала эндогенные. Совершенно очевидно, что описать все реакции популяции действием какого-либо одного фактора невозможно. Демографические процессы определяются совокупным действием всех факторов,

эффективность которых зависит от условий обитания.

Для количественной оценки воздействия на популяцию факторов использована скрининговая процедура (описана в разделе “Материал и методика”), заключительная часть которой представляет собой множественный регрессионный анализ с разложением общей объясняемой дисперсии на части, пропорциональные вкладу каждого воздействия.

Интенсивность размножения, скорость полового созревания, выживаемость и общий уровень численности популяций рыжей полевки, обитающих на четырех разнокачественных участках ареала, определяются структурой и численностью популяции в предыдущие и настоящий моменты времени, метеорологическими условиями (среднемесячные температуры воздуха, количество осадков и толщина снежного покрова), кормовыми условиями (урожайность семян основных лесообразующих пород) и биологической спецификой сезонных генераций.

В практике экологических исследований для описания состояния природных популяций часто используют показатели весенней и осенней численности, значение численности во время сезона пика, скорость изменения численности, сроки начала и окончания размножения и ряд других показателей.

В начале сезона размножения факторами, определяющими численность перезимовавших особей и их зимнюю выживаемость, являются погодные условия. Их вклад в общую объясняемую дисперсию возрастает с юга на север (табл. 5–9). В оптимуме ареала рыжей полевки в зоне широколиственных лесов (Тульский стационар) и тайской зоне (подтайга, южная тайга) погодные условия в осенне-зимний период могут объяснить от 40 до 50% изменений демографических показателей в апреле. В пессимуме ареала в подзоне среднетаежных лесов (Карельский стационар) роль климатических факторов значительно выше: они почти на 80% обусловливают состояние весенней популяции. Как в оптимуме, так и в пессимуме ареала погодные условия оказывают на популяцию наиболее значимое воздействие в переходные осенне-зимний и зимне-весенний периоды. Сам факт, что численность и выживаемость полевок в осенне-зимний период зависит от изменений погодных условий, известен и неоднократно обсуждался, но в этих работах не осуществлялась количественная соотносительная оценка эффективности действующих на популяцию факторов, а лишь констатировался факт наличия таких связей.

На Карельском стационаре весенне поголовье рыжей полевки также определяют погодные условия (табл. 9), среди которых доля объясняе-

Таблица 5. Влияние различных факторов на популяцию рыжей полевки (Тульский стационар), %

Популяционная характеристика	Эндогенные факторы в период времени		Экзогенные факторы		Доля объясняемой дисперсии, %
	предшествующий	настоящий	климатические	кормовые	
1	2	3	4	5	6
Апрель					
Общая численность	26.8*	0	40.2*	28.4*	95.4*
Численность перезимовавших	41.2*	0	56.4*	1.0	98.6*
Доля беременных перезимовавших самок	39.0*	0	29.4*	5.1	73.5
Выживаемость за зиму	36.6*	0	23.4	39.8*	99.8*
Июнь					
Доля размножающихся					
1–2-месячных самок	10.6	70.3*	5.3	0	86.2*
3–6-месячных самок	29.5*	47.9*	11.7	0	98.1*
Доля неполовозрелых					
1–2-месячных самцов	16.8	49.6*	28.1*	0	94.5*
Число беременных самок	28.7*	38.0*	9.5	0	76.2
Август					
Доля размножающихся					
1–2-месячных самок	23.1	50.2*	9.8	0	88.1*
3–6-месячных самок	40.0*	44.5*	15.2	0	99.7*
Доля неполовозрелых					
1–2-месячных самцов	53.5*	22.2	5.4	0	81.1
3–6-месячных самцов	48.2*	23.6	20.0	0	91.8*
Число беременных самок	34.5*	44.5*	8.3	0	87.3*
Октябрь					
Доля размножающихся					
1–2-месячных самок	35.9*	4.4	56.0*	0	96.3*
3–6-месячных самок	76.3*	7.1	6.7	0	90.1*
Доля неполовозрелых					
3–6-месячных самцов	53.9*	20.0	15.5	0	89.4*

Примечание. В графах 2–5 – доля вклада каждой группы факторов в изменение популяционных характеристик от общей объясняемой дисперсии. * Значения статистически достоверны ($q = 0.05$).

мой дисперсии, связанная с колебаниями количества осадков и температур воздуха в сентябре и октябре, составляет 36%, на изменения погодных условий в апреле и мае приходится 29% общей дисперсии, а эффективность воздействия метеорологических условий в период сформированного снежного покрова (декабрь–февраль) на обилие перезимовавших не превышает 19%.

В южных популяциях рыжей полевки обилие перезимовавших в начале сезона размножения не менее чем на 50% определяется колебаниями погодных условий, особенно в ноябре и марте (35 из 50%), в период, когда формируется снежный покров, и лишь 15% дисперсии можно объяснить из-

менениями погодных условий в период сформированного снежного покрова.

По аналогии с обнаруженными различиями в эффективности действия погодных условий в центре и на периферии ареала рыжей полевки можно было ожидать сходных реакций популяций, обитающих в пределах одной широтной зоны в оптимальных и пессимальных местообитаниях. На примере Марийского стационара мы видим (табл. 7, 8), что вклады погодных условий в формирование весенней численности и зимней выживаемости рыжей полевки для коренных елово-липовых лесов (оптимальное местообитание) и вырубок (пессимальный биотоп) довольно

Таблица 6. Влияние различных факторов на популяцию рыжей полевки (Удмуртский стационар), %

Популяционная характеристика	Эндогенные факторы в период времени		Экзогенные факторы		Доля объясняемой дисперсии, %
	предшествующий	настоящий	климатические	кормовые	
1	2	3	4	5	6
Апрель					
Общая численность	2.9	0	56.9*	38.9*	98.7*
Численность перезимовавших	46.2*	0	42.1*	0.2	88.5*
Доля беременных перезимовавших самок	33.3*	29.3*	26.4*	3.4	92.4*
Выживаемость за зиму	31.4*	16.4	45.3*	6.4	99.5*
Июнь					
Общая численность	15.0	84.9*	0.0	0.8	99.9*
Доля размножающихся					
1–2-месячных самок	15.7	46.8*	0	0	62.5
3–6-месячных самок	0.02	93.5*	0.1	0	93.6*
Доля неполовозрелых					
1–2-месячных самцов	2.0	96.6*	0	0	98.6*
Август					
Общая численность	1.5	98.2*	0	0.8	99.7*
Доля размножающихся					
1–2-месячных самок	18.8	75.9*	2.6	0	97.3*
3–6-месячных самок	28.3*	34.8*	0.2	0	63.3
Доля неполовозрелых					
1–2-месячных самцов	20.6*	71.5*	0	0	92.1
Октябрь					
Общая численность	8.7	91.0*	0	0.8	99.7*
Доля размножающихся					
1–2-месячных самок	25.5*	42.2*	28.2*	0	95.9*
3–6-месячных самок	54.9*	43.2*	0	0	98.1*
Доля неполовозрелых					
1–2-месячных самцов	15.8	76.5*	0	0	92.3*

Примечание. В графах 2–5 – доля вклада каждой группы факторов в изменение популяционных характеристик от общей объясняемой дисперсии. * Значения статистически достоверны ($q = 0.05$).

близки. На основании этого можно думать, что влияние погодных условий на состояние популяции рыжей полевки весной связано не со степенью укрытиости биотопа, его кормностью и другими экологическими условиями, а с глобальными климатическими явлениями, характерными для каждой географической широты. Так, для Карелии свойственна высокая степень циклоничности, сопровождающаяся высоким уровнем изменчивости погодных условий. Зимой оттепели сменяются морозами и снегопадами, что, с одной стороны, определяет высокую смертность зверьков, а с другой – обуславливает более жесткую зависимость популяционных процессов от колебаний

зимних температур воздуха, количества осадков и толщины снежного покрова. В центральных районах России климат близок к континентальному изменичивость погодных условий значительно ниже, катастрофические явления редки, что, вероятно, и определяет меньшую зависимость популяционных процессов от погодных условий.

Кормовые условия, особенно в зимний период (количество семян основных лесообразующих пород), в оптимальной зоне в очень малой степени ограничивают численность популяции; для разных стационаров их воздействие равно 3 до 21%.

Помимо погодных и кормовых условий, на демографические характеристики популяции вес-

Таблица 7. Влияние различных факторов на популяцию рыжей полевки Мари Эл (елово-липовый лес), %

Популяционная характеристика	Эндогенные факторы в период времени		Экзогенные факторы		Доля объясняемой дисперсии, %
	предшествующий	настоящий	климатические	кормовые	
1	2	3	4	5	6
Апрель					
Общая численность	23.6	0	46.8*	28.5*	98.9*
Доля беременных перезимовавших самок	7.7	67.3*	0.2	0.3	75.5
Выживаемость за зиму	29.5*	6.6	56.8*	3.2	96.1*
Июнь					
Доля размножающихся					
1–2-месячных самок	3.6	52.8*	21.7	0	78.1
3–6-месячных самок	6.2	65.5*	17.3	0	89.0*
Доля неполовозрелых					
1–2-месячных самцов	4.9	68.5	14.5	0	87.9*
Август					
Общая численность	7.3	84.2*	0	1.2	92.7*
Доля размножающихся					
1–2-месячных самок	30.8*	65.9*	27.4*	0	91.5*
3–6-месячных самок	16.6	65.8*	13.3	0	95.7*
Доля неполовозрелых					
1–2-месячных самцов	4.4	59.7*	27.4*	0	91.5*
3–6-месячных самцов	10.7	61.6*	21.5	0	93.8*
Октябрь					
Доля размножающихся					
3–6-месячных самок	39.8*	9.7	41.0*	0	90.5*
Доля неполовозрелых					
3–6-месячных самцов	25.5	49.6*	12.3	0	87.4*

Примечание. В графах 2–5 – доля вклада каждой группы факторов в изменение популяционных характеристик от общей объясняемой дисперсии. * Значения статистически достоверны ($q = 0.05$).

ной действуют также численность населения, возрастной состав и интенсивность размножения полевок осенью предыдущего года, т.е. тот качественный состав населения, который имелся в конце предыдущего цикла размножения. В оптимуме ареала состояние популяции предшествующей осенью определяет 23–42% общей изменчивости весенней численности и уровня выживания зверьков, а в пессимуме их вклад не превышает 11%.

Последняя группа воздействий, анализируемая нами, – численность и состав населения в исследуемый момент времени (плотностно-зависимые факторы). Весной численность населения низка, и поэтому для всех обследованных участков вклад этих факторов в регулирование поголовья полевок не превышает 8%.

Различия в уровне зимней смертности в оптимальных и пессимальных участках ареала приводят к существенным различиям в весеннеи численности, что в совокупности со структурными перестройками населения полевок осенью предыдущего года определяет сезонную динамику популяции настоящего года (Bujalska, 1985; Окулова, 1986). Кроме того, следует отметить, что низкой репродуктивной активности полевок весной, вне зависимости от географической широты их обитания, предшествует высокая осенняя численность, значительное количество в популяции полевок раннелетних пометов и большая доля неразмножающихся животных в конце предыдущего цикла размножения. Такое сочетание популяционных характеристик свойственно для периодов высоких численностей. Пресс численности и низкие температуры воздуха приводят к тому,

Таблица 8. Влияние различных факторов на популяцию рыжей полевки Марии Эл (вырубка 1968 г.), %

Популяционная характеристика	Эндогенные факторы в период времени		Экзогенные факторы		Доля объясняемой дисперсии, %
	предшествующий	настоящий	климатические	кормовые	
1	2	3	4	5	6
Апрель					
Общая численность	40.6*	0	49.6*	2.4	92.6*
Выживаемость за зиму		Постоянного населения в зимний период нет			
Июнь					
Доля размножающихся					
1–2-месячных самок	28.2*	23.4	37.5*	0	89.1*
3–6-месячных самок	4.2	69.4*	14.7	0	88.3*
Доля неполовозрелых					
1–2-месячных самцов	15.1	81.0*	2.8	0	98.9*
Август					
Общая численность	10.2	82.2*	0	1.2	92.4*
Доля размножающихся					
1–2-месячных самок	25.1*	26.4*	22.9	0	74.4
3–6-месячных самок	13.3	29.9*	22.2	0	65.2
Доля неполовозрелых					
1–2-месячных самцов	26.6*	29.6*	12.2	0	68.3
3–6-месячных самцов	27.1*	34.4*	11.8	0	63.3
Октябрь					
Доля размножающихся					
3–6-месячных самок	9.2	33.3*	49.7*	0	92.2*
Доля неполовозрелых					
3–6-месячных самцов	12.5	42.1*	43.2*	0	97.8*

Примечание. В графах 2–5 – доля вклада каждой группы факторов в изменение популяционных характеристик от общей объясняемой дисперсии. * Значения статистически достоверны ($q = 0.05$).

что осенью популяция состоит из животных, имеющих низкий репродуктивный потенциал и высокий уровень смертности. Стого проследить причинно-следственные связи этих явлений на нашем материале не представляется возможным. Однако, основываясь на данных Бернштейн и Жигальского (Bernshteyn et al., 1989; Жигальский Кшнясов, 2000), мы можем считать, что структура популяции осенью предыдущего года определяет функционирование популяции весной.

В фазу быстрого роста (первая половина лета, до сезонного пика численности) и в период относительно низких численностей снижается доля объясняемой дисперсии и возрастает влияние случайных воздействий во всех рассмотренных популяциях рыжей полевки. Даже в пессимуме ареала (Карельский стационар) 50% изменчивости популяционных характеристик приходится на плотностно-зависимые факторы, действующие в

настоящий момент времени, хотя ранее считалось, что в неблагоприятных условиях (на границах ареала) наибольшее влияние должны оказывать экзогенные факторы (Tast, Kalela, 1971; Ивантер, 1975). Размножение перезимовавших полевок в это время практически не ограничено, а степень участия в размножении 3–6-месячных самок определяется главным образом эндогенными факторами, преимущественно общей численностью перезимовавших и численностью беременных самок, т.е. зверьков, обладающих собственной территорией. Роль прибыльных полевок в регуляции репродуктивной активности популяции значительно меньше. Но если доля участвующих в размножении самок определяется главным образом численностью и составом населения в настоящий момент времени, то срок полового созревания молодых полевок определяется состоянием популяции как в настоящий, так и предыдущие моменты времени.

Таблица 9. Влияние различных факторов на популяцию рыжей полевки. Карельский стационар (ельники – зеленоношники), %

Популяционная характеристика	Эндогенные факторы в период времени		Экзогенные факторы		Доля объясняемой дисперсии, %
	предшествующий	настоящий	климатические	кормовые	
1	2	3	4	5	6
Июнь					
Общая численность	17.9*	0	79.9*	0	97.7*
Выживаемость за зиму	3.9	0	87.7*	0	91.7*
Июль					
Доля размножающихся					
1–2-месячных самок	6.2	38.8*	7.0	0	52.0
3–6-месячных самок	15.6	66.9*	5.4	0	87.9*
Доля неполовозрелых					
1–2-месячных самцов	41.2*	29.6*	11.9	0	82.7
Август					
Общая численность	38.7*	26.6*	24.1*	3.3	92.7*
Доля размножающихся					
1–2-месячных самок	63.1*	15.6	7.7	0	86.9
3–6-месячных самок	25.7*	19.9*	28.2*	0	73.8
Доля неполовозрелых					
1–2-месячных самцов	33.8*	21.6*	28.1*	0	83.5
3–6-месячных самцов	28.1*	37.8*	19.5*	0	85.4

Примечание. В графах 2–5 – доля вклада каждой группы факторов в изменении популяционных характеристик от общей объясняемой дисперсии. * Значения статистически достоверны ($q = 0.05$).

Механизм воздействия плотностно-зависимых факторов на скорость полового созревания молодых зверьков достаточно хорошо исследован (Christian, 1950; Кошкина, 1965; Чернявский, Ткачев, 1982; Bujalska, 1985; Иванкина, 1987; Plesner, 1996; Saitoh et al., 1997) и понятен, тогда как процессы формирования связи между скоростью полового созревания и изменениями численности и структуры населения в предшествующие моменты времени следует обсуждать лишь предположительно. Возникновение различных демографических ситуаций в популяции приводит к дифференциации молодых самок по темпам роста и развития, причем преимущество получают определенные генотипы, что, по-видимому, и обуславливает изменение соотношения количества быстро и медленно созревающих животных (Chitty, 1967; Krebs, 1978; Framstad et al., 1997).

Погодные условия в фазу быстрого роста (май, июнь, июль) оказывают очень слабое воздействие на популяционные процессы: их вклад в формирование численности и изменение reproductive активности для разных местообитаний не превышает 30% и составляет меньше трети всей объясняемой дисперсии (табл. 5–9), при этом ни пессимальные местообитания, расположенные

в одной географической зоне (территория Мариинского стационара), ни периферийские зоны ареала рыжей полевки не составляют исключения.

Во время сезонного пика (в средних широтах – это август, а в Карелии – июль) и закономерного сезонного снижения активности размножения, наряду с высокой регуляционной эффективностью изменений структуры и обилия населения в момент исследования, возрастает роль популяционных ситуаций в предыдущие месяцы. На молодых 1–2-месячных полевок значительно большее влияние оказывают изменения численности и структуры населения в июне и июле, чем колебания этих параметров во время самого пика. Кроме того, воздействие предшествующих состояний популяции на полевок раннелетних пометов гораздо слабее, чем на зверьков позднего рождения. Основную регулирующую функцию в это время выполняют общее обилие и численность размножающейся части популяции (в основном особи 3–6-месячного возраста), а также возрастной состав и активность размножения самок в предыдущие месяцы. Количество осадков и температура воздуха также оказывают влияние на состояние популяции, но их вклад незначителен

для большинства характеристик популяций, обитающих в разных географических зонах, и даже в пессимуме ареала их вклад в общую изменчивость не превышает 26% (табл. 5–9). Существенных количественных различий в распределении влияния различных факторов (предшествующая демографическая ситуация, состояния популяции в настоящий момент времени и погодные условия) на популяционные процессы полевок, обитающих в различных частях ареала во время сезонного пика численности, не обнаружено.

Во второй половине лета (после сезонного пика) стратегия популяции – снижение репродуктивной активности и формирование группы животных, уходящих в зиму и служащих основой населения нового цикла размножения. Поэтому на процессы размножения в это время, помимо уже описанных воздействий, накладывается еще и замедление полового созревания полевок, связанное с биологическими особенностями зверьков позднелетних пометов (Шварц и др. 1964; Шварц и др., 1976).

Совершенно очевидно, что во второй половине лета происходит снижение активности размножения, а большое поголовье и неблагоприятные условия осени лишь ускоряют этот процесс. К концу репродуктивного периода в популяции накапливаются неполовозрелые зверьки позднелетних пометов, поэтому основной прирост населения дают перезимовавшие и животные раннелетних генераций (3–6 мес.). Вероятно, вследствие этого еще больше снижается влияние численности и состава населения в настоящий момент времени и значительно возрастает влияние предыдущих состояний популяции на репродуктивную активность популяции. Но такая иерархия факторных нагрузок характерна для рыжей полевки, обитающей в коренных местообитаниях оптимума ареала (табл. 5–7). В пессимальной зоне и во вторичных местообитаниях численность полевок в конце репродуктивного периода невысока, размножение в популяции продолжается дольше, и, вероятно, поэтому воздействие и роль плотностно-зависимых механизмов (в настоящий момент времени) в регуляции демографических процессов остается еще достаточно значительным (табл. 8, 9). Осенью возрастает изменчивость погодных условий, кормовой базы, численности симпатрических видов и других характеристик среды, что, в свою очередь, проявляется в снижении доли объясняемой дисперсии и увеличении влияния на репродуктивную активность популяции случайных факторов. Во второй половине лета и особенно осенью изменения температуры воздуха и осадков вновь начинают играть заметную роль в процессах размножения, определяя как их интенсивность, так и скорость полового созревания молодых полевок. Причем возрастание эффективности воздействия погодных условий практически не зави-

сит от типа местообитания и его географического расположения (табл. 5–9).

Реакция прибывших самцов на изменения предшествующих и настоящих состояний популяции, погодных и кормовых условий несколько иная, чем у самок. Наиболее существенные изменения в распределении влияний действующих факторов связаны с возрастанием вкладов численности и состава населения в предыдущие моменты времени и снижении роли плотностно-зависимых механизмов в настоящий момент времени (табл. 5–9). Иными словами, самцы значительно раньше самок начинают реагировать на изменения внутрипопуляционных ситуаций. Жизнедеятельность самцов в несколько большей степени, чем самок, зависит от колебаний температур воздуха и количества осадков. Но важнейшими факторами, регулирующими жизнедеятельность самцов во всех исследованных популяциях рыжей полевки, как и для самок, остаются эндогенные факторы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Динамика численности является интегральным показателем состояния популяции и представляет собой итог ее взаимодействия со средой. Большинство современных объяснений изменения численности мелких млекопитающих, не имеют формального описания, в них не сформулированы предпосылки и условия, поэтому исследователи, отдающие предпочтение тому или иному из них, часто субъективны. Вопрос о причинной обусловленности процессов формирования популяционных процессов далек от окончательного разрешения, но по мере того, как растет число долговременных наблюдений за млекопитающими, обитающими в разных географических зонах, мы все больше приближаемся к их пониманию.

Во всех обследованных популяциях рыжей полевки интенсивность размножения зверьков весной, их выживаемость в осенне-зимний период и общая численность населения связаны, главным образом, с демографической ситуацией в популяции осенью предыдущего года и условиями зимовки (погодными и кормовыми), вне зависимости от того, в какой части ареала обитает популяция. Влияние условий зимовки на выживаемость и успех весеннего размножения отмечено и для других видов мелких млекопитающих: полевки-экономки, пашенной полевки, норвежского лемmingа и других (Кривошеев, 1981; Сафонов, 1983; Жигальский, 1994).

В течение репродуктивного периода процессы размножения определяются, главным образом, внутрипопуляционными факторами, и лишь в его начале, когда значительная часть территории свободна, миграционные потоки могут играть

роль эффективного регулятора численности. Однако в процессе размножения субмаргинальные биотопы постепенно заполняются, поток мигрантов резко сокращается, вследствие чего на всей площади, занятой популяцией, доминирующими в регуляционных процессах становятся внутрипопуляционные механизмы. Погодные условия в этот период не оказывают значимого влияния на популяционные процессы, исключая катастрофические и аномальные явления.

Во второй половине сезона размножения стратегия популяции – снижение скорости полового созревания сеголеток и формирование группы зверьков, уходящих в зиму. Поэтому сезонные явления в основном определяют скорость полового созревания молодняка, а интенсивность размножения взрослых по-прежнему связана с плотностью и структурой популяции. К осени вновь возрастает влияние погодных условий на численность и репродуктивный потенциал популяции.

Таким образом, численность рыжей полевки находится под контролем большого числа факторов, среди которых наиболее существенны демографический состав популяции в предыдущий и настоящий моменты времени, а также погодные и кормовые условия зимнего периода. Иерархия их вкладов в изменения численности и структуры популяции определяется качеством местообитаний, положением популяции в ареале вида и сезоном года. Используя принципы многофакторной идеологии динамики популяции, регулирование ее численности можно представить в следующем виде.

Пространственная структура и, в частности, величина индивидуального участка, определяют все регулирующие динамику популяции процессы (Наумов, 1951; Никитина, 1980; Чистова, 1995; Paillat, Butet, 1996; Неронов, 1997; Montgomery et al., 1997). При низком обилии полевок площади индивидуальных участков максимальны, а плотность их “упаковки” низка, меньше и частота контактов между животными, поэтому размножение в популяции практически ничем не ограничено, выживаемость полевок высока, поголовье популяции растет с наибольшей для данных условий скоростью. Подобная ситуация характерна для начала сезона размножения и для популяций с низким уровнем численности. В процессе размножения численность полевок увеличивается, возрастает и плотность “упаковки” индивидуальных участков, растет частота контактов между отдельными животными, обостряются антагонистические отношения, нарастает уровень стресса, что, в свою очередь, ведет к снижению жизнеспособности полевок и уменьшению воспроизводства (удлинение срока полового созревания, изменение цикла течки, неэффективное оплодотворение, резорбция эмбрионов); результатом этих процессов является снижение скорости роста на-

селения (Christian, 1950, 1971; Кошкина, 1965, 1967; Ивантер, 1975; Жигальский, Бернштейн, 1989; Жигальский, 1994; Paillat, Butet, 1996; Неронов, 1997; Montgomery et al., 1997).

Для обследованных популяций рыжей полевки роль плотностно-зависимых механизмов достаточно велика: на их долю приходится до 70% объясняющей популяционные процессы дисперсии, за исключением зимнего периода и начала сезона размножения, когда вклады эндо- и экзогенных факторов в регулирование численности примерно равны. Даже в пессимуме ареала, где поголовье полевок не очень велико, интенсивность популяционных процессов в основном определяется внутрипопуляционными факторами. Так как потоки эмиграции и иммиграции примерно равны и не превышают уровня, на котором они способны в значительной степени воздействовать на численность и структуру популяции роль этих процессов в динамике мелких млекопитающих незначительна (Иванкина, 1987; Hestbeck, 1982; Bujalska, 1985; Лукьянов, 1991, 1993; Лукьянов и др., 1995; Лукьянов, Лукьянова, 1996; Plesner, 1996). Поэтому можно считать, что реакция популяций на нарушение баланса между возможностями местообитания и обилием населения устраивается в основном посредством плотностно-зависимых механизмов.

Далее под действием внутрипопуляционных механизмов (избирательная элиминация и снижение репродуктивной активности) происходит перестройка структуры популяции, которая настраивает популяционные процессы на новый уровень функционирования и, более того, может служить причиной перехода от строго территориального к групповому образу жизни с установлением новой системы иерархии, позволяющей популяции при одних и тех же ресурсах поддерживать свою численность на более высоком уровне (Шварц и др., 1957; Chitty, 1967; Krebs, 1978; Boonstra, Boag 1987; Жигальский, 1994; Takashi et al., 1997).

Итак, на протяжении сезонного цикла эффективность воздействия различных факторов не одинакова. В осенне-зимний период и в начале сезона размножения большую роль играют экзогенные факторы, а в течение репродуктивного цикла – эндогенные. При этом внешние факторы (метеоусловия, кормовая база, пресс хищников, конкуренция и др.) определяют верхний предел оптимальной для данных условий плотности. Функция внутрипопуляционных механизмов – приведение численности в соответствие с условиями среды, сложившимися в настоящий момент времени.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (№ 96-04-48013, 01-04-96410, 02-04-48947).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров Б.Д.*, 1979. Биопродукционный процесс в наземных экосистемах. М.: Наука. 127 с. – 1984. Млекопитающие как компонент экосистем. М.: Наука. 288 с.
- Афиши А., Эйзен С.*, 1973. Статистический анализ. М.: Статистика. 392 с.
- Башенина Н.В.*, 1968. Материалы к экологии мелких млекопитающих зоны европейской тайги // Уч. зап. Перм. пед. ин-та. Пермь. № 52. С. 3–44. – 1977а Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука. 355 с. – 1977б. Адаптивные особенности теплообмена мышевидных грызунов. М.: МГУ. 294 с.
- Бигон М., Харпер Д., Таунсенд К.*, 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир. Т. 2. 477 с.
- Бизина Е.В.*, 1997. Соотношение прессы хищников и обеспеченности ресурсами в регуляции структуры и функционирования сообществ // Журн. общ. биол. Т. 58. № 5. С. 26–45.
- Большаков В.Н.*, 1969. К изучению биологической специфики горных и субарктических популяций мелких млекопитающих // Тр. Ин-та экологии растений и животных. Уральский филиал АН СССР. С. 28–37. – 1972. Пути приспособлений мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука. 200 с.
- Большаков В.Н., Кубанцев Б.С.*, 1984. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. М.: Наука. 232 с.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Лукьянов О.А., Лукьянова Л.Е.*, 1996. Сравнение мигрирующих и оседлых особей ряжей полевки по комплексу фенов неметрических признаков // Экология. № 5. С. 371–377.
- Волков В.И., Ериков Н.Е.*, 1978. Корреляционный прогноз численности красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus*) в Приамурье // Зоол. журн. Т. 57. Вып. 4. С. 587–596.
- Гладкина Т.С.*, 1976. Логическая модель динамики численности обыкновенной полевки в Калининградской области // Тр. ВИЗР. Вып. 50. С. 24–76.
- Гладкина Т.С., Поляков И.Я.*, 1956. Критерии прогноза численности краснохвостой песчанки в Азербайджане и Южном Узбекистане // Зоол. журн. Т. 35, Вып. 6. С. 922–933. – 1973. Предпосылки многолетнего прогноза уровня численности вредных грызунов в Закавказье // Тр. ВИЗР. Вып. 39. С. 10–33.
- Гласс Д., Стенли Д.*, 1976. Статистические методы в педагогике и психологии. М.: Прогресс. 495 с.
- Гуляева И.П., Оленев Г.В.*, 1979. Об изменении электрофоретической картины трансферринов сыворотки крови ряжей полевки в зависимости от физиологического состояния животных // Экология. № 6. С. 47–52.
- Джиллер П.*, 1988. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир. 184 с.
- Добринский Л.Н., Давыдов В.А., Кряжимский Ф.В., Малафеев Ю.М.*, 1983. Функциональные связи мелких млекопитающих с растительностью в луговых биогеоценозах. М.: Наука. 159 с.
- Дональд М., Эдвардс Р., Гринхалдж Д.*, 1970. Питание животных. М.: Колос. 503 с.
- Дрейпер Н., Смит Г.*, 1973. Прикладной регрессионный анализ. М.: Статистика. 392 с.
- Дунаева Т.Н., Кучерук В.В.*, 1941. Материалы по экологии наземных позвоночных тундры Южного Ямала. Материалы по грызунам и флоре СССР. М.: Моск. о-во испыт. природы. Вып. 4. 80 с.
- Дунаева Т.Н., Осмоловская В.И.*, 1948. Материалы по питанию песца Ямала // Тр. ин-та географии АН СССР. Вып. 41. С. 144–155.
- Дымин В.А.*, 1981. Динамика численности мышевидных грызунов Верхнего Приамурья // Размножение и численность грызунов на Дальнем Востоке. Владивосток. С. 27–44.
- Европейская рыжая полевка. 1981. Отв. ред. Башенина Н.В. М.: Наука. 351 с.
- Езекиел М., Фокс К.Л.*, 1966. Методы анализа корреляций и регрессий. М.: Статистика. 557 с.
- Ефимов В.М., Галактионов Ю.К.*, 1983. Анализ сходства динамик численности животных методом главных компонент и его использование для приближенного определения границ популяций // Популяционная изменчивость и проблемы охраны генофонда млекопитающих. Пущино, 18–22 окт. 1983. С. 60–61.
- Жигальский О.А.*, 1987. Пространственно-временная структура населения разных высотных поясов // Экология и охрана горных видов млекопитающих. Материалы 3 Всес. шк., Нальчик, окт. 1984. С. 60–62. – 1994. Зональные и биотопические особенности влияния эндо- и экзогенных факторов на население ряжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) // Экология. № 3. С. 50–60.
- Жигальский О.А., Бернштейн А.Д.*, 1986. Популяционные факторы размножения ряжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // Докл. АН СССР. Т. 291. № 1. С. 250–252. – 1986б. Оценка факторов, определяющих динамику популяции ряжей полевки в северной лесостепи // Экология. № 1. С. 13–21. – 1989. Анализ факторов, определяющих численность и структуру населения ряжей полевки // Докл. АН СССР. Т. 305. № 6. С. 1509–1511.
- Жигальский О.А., Кинясов И.А.*, 2000. Популяционные циклы европейской ряжей полевки в оптимуме ареала // Экология. № 5. С. 383–390.
- Жигальский О.А., Мамбетуллаева С.М.*, 1994. Оценка влияния эндо- и экзогенных факторов на численность и структуру промысловых популяций ондатры // Экология. № 2. С. 89–90.
- Жигальский О.А., Наумов Р.Л., Жарикова Е.Н.*, 1987. Взаимоотношения двух видов лесных полевок Западного Саяна // Экология. № 3. С. 47–52.
- Иберла К.*, 1980. Факторный анализ. М.: Статистика. 398 с.
- Иванкина Е.В.*, 1987. Динамика численности и структура населения ряжей полевки в Подмосковье // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 22 с.

- Ивантер Э.В.**, 1975. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л: Наука. 234 с. – 1976. Питание и некоторые морфофункциональные особенности мышевидных грызунов Карелии // Экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск: Карельский научн центр. С. 68–95.
- Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Жигальский О.А.**, 1991. Закономерности и факторы динамики популяций рыжей полевки (по наблюдениям в Северо-Восточном Приладожье) // Экология наземных позвоночных. Петрозаводск: Карельский научн центр. С. 86–116.
- Ивашина И.В.**, 1987. Роль стресс реакции в формировании и поддержании структуры популяций мелких грызунов // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 22 с.
- Калабухов Н.И.**, 1935. Закономерности массового размножения мышевидных грызунов // Зоол. журн. Т. 14. Вып. 2. С. 1222–1232.
- Кашкаров Д.Н.**, 1933. Среда и сообщество. (Основы синэкологии). М.: Медгиз. 244 с.
- Кирющенко С.П.**, 1979. Воздействие леммингов на растительность Арктической экосистемы // Экология полевок и землероек на Северо-Востоке Сибири. Владивосток: Дальневосточный научный центр АН. С. 39–45.
- Короленко Т.И., Короленко Г.Е.**, 1979. О питании красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) // Экология полевок и землероек на Северо-Востоке Сибири. Владивосток: Дальневосточный научный центр АН. С. 77–85.
- Кошкина Т.В.**, 1965. Плотность популяции и ее значение в регуляции численности красной полевки // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы Отд. биол. Т. 70. Вып. 1. С. 5–19. – 1967. Экологическая дифференциация вида на примере красной полевки тайги Салайрского кряжа // *Acta theriol.* V. 12. № 1. Р. 152–157. – 1970. О факторах динамики численности леммингов // Фауна и экология грызунов. М. Вып. 9. С. 11–61. – 1971. Межвидовая конкуренция у грызунов // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Т. 76. Вып. 1. С. 50–62.
- Кошкина Т.В., Коротков Ю.С.**, 1975. Популяционная регуляция численности красной полевки в оптимуме ареала // Фауна и экология грызунов. М. Вып. II. С. 5–61.
- Кривошеев В.Г.**, 1981. Численность леммингов и полевок в приморской тундре Чуйской низменности // Размножение и численность грызунов на Дальнем Востоке. Владивосток: Дальневосточный научный центр АН. С. 59–61. – 1981. Факторы регуляции численности мышевидных грызунов и хищных млекопитающих тайги Колымской низменности // Экология млекопитающих Северо-Востока Сибири. М., С. 59–61.
- Кряжимский Ф.В., Добринский Л.Н.**, 1984. С. Влияние кормового фактора на некоторые популяционные характеристики лесных полевок // Раствительноядные животные в биогеоценозах суши. Материалы Всес. совещ. Валдай. 3–6 июня 1984. М., 147–150.
- Кудряшова Л.М.**, 1971. Подснежное размножение рыжей полевки в пойменных дубравах Окского заповедника зимой 1967/68 г. // Экология. № 2. С. 84–87.
- Курышев С.В., Хворостянская Л.П.**, 1983. Ферментный полиморфизм популяций красной и красно-серой полевок на северо-востоке СССР // Популяционная изменчивость и проблемы охраны генофонда млекопитающих. Тез. докл. Всес. совещ. Пущино. 18–22 окт. 1983. М., С. 109–111.
- Кутенков А.П., Щербаков А.Н.**, 1980. Экспериментальное изучение рациона рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus*) в Карелии // Зоол. журн. Т. 59. Вып. № 3. С. 441–448.
- Кучерук В.В.**, 1952. Количественный учет важнейших видов вредных грызунов и землероек // Методы учета численности и географическое распределение наземных позвоночных. М.: АН СССР. С. 9–46. – 1963. Воздействие травоядных млекопитающих на продуктивность травостоя степи и их значение в образовании органической части степных почв // Биология, биогеография и систематика млекопитающих СССР // Тр. Моск. о-ва испытат. природы Т. 10. С. 157–193.
- Лукьянов О.А.**, 1991. Изучение плотности оседлых и потока мигрирующих особей в популяциях мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Экология. № 6. С. 36–47. – 1993. Анализ процессов миграции в популяциях мелких млекопитающих // Экология. № 1. С. 47–62.
- Лукьянов О.А., Валькова В., Адамчик К.**, 1994. Анализ смертности и эмиграции мелких млекопитающих на примере популяции домовой мыши (*Mus musculus* L.) // Экология. № 6. С. 29–35.
- Лукьянов О.А., Лукьянова Л.Е.**, 1996. Миграционная активность рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber 1780) в пессимальных и оптимальных местообитаниях // Экология. № 3. С. 206–208. – 1997. Демография и морфофункциональные миграции мигрирующих и оседлых особей рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber 1780) // Экология. № 2. С. 131–138.
- Максимов А.А.**, 1977. Типы вспышек и прогнозы массового размножения грызунов. (на прим. водяной крысы). Новосибирск: Наука. 190 с. – 1984. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. Новосибирск: Наука. 248 с.
- Мичурин Л.Р.**, 1978. Влияние потребления загрязненного пестицидами корма на энергетический обмен красных полевок // Экология питания лесных животных. Новосибирск: Наука. Сиб. Отд. С. 70–76. – 1978а. Характеристика потребления кормов и энергии лесными полевками в таежных лесах Западного Саяна // Экология питания лесных животных. Новосибирск: Наука. Сиб. Отд. С. 36–49. – 1984. Потребление и усвоение вещества и энергии лесными полевками // Раствительноядные животные в биогеоценозах суши. Материалы Всес. совещ. Валдай. 3–6 июня 1984. М.: Наука С. 156–158.
- Млекопитающие в наземных экосистемах 1985. Ред. Соколова В.Е., Кузнецова Г.В.. М.: Наука. 289 с.
- Надеев Н.В., Ердаков Л.Н.**, 1980. Экологические особенности механизма изоляции популяций лесных полевок // Экология. № 1. 76–82.

- Наумов Н.П.** 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.-Л.: АН СССР. 203 с. – 1951. Новый метод изучения экологии лесных грызунов // Fauna и экология грызунов. М. (Материалы по грызунам // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Вып.4). С. 3–21. – 1965. Пространственные особенности и механизмы динамики численности наземных позвоночных // Журн. общ. биол. Т. 26. № 6. С. 625–633.
- Неронов В.В., Чабовский А.В., Александров Д.Ю., Ка-саткин М.В.**, 1997. Пространственное распределение грызунов в условиях антропогенной динамики растительности на юге Калмыкии // Экология. № 5. С. 369–376.
- Никитина Н.А.**, 1980. Рыжие полевки // Итоги мече-ния млекопитающих. М.: Наука. С. 189–219.
- Окулова Н.М.**, 1978. Географическая изменчивость плодовитости и эмбриональной смертности рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber) // Природные ресурсы Волжско-Камского края. Казань. № 5. С. 54–59. – 1986. Биологические взаимосвязи в лесных экосистемах (на примере природных очагов клещевого энцифалита). М.: Наука. 248 с.
- Окулова Н.М., Кошкина Т.В.**, 1967. К зоологической характеристике ландшафта черневой тайги // Эко-логия млекопитающих и птиц. М.: Наука. С. 243–252.
- Окулова Н.М., Мыскин А.А.**, 1973. К оценке значения различных факторов в динамике численности сибирской красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) // Зоол. журн. Т. 52. Вып. 12. С. 1849–1860.
- Окулова Н.М., Аристова В.А., Кошкина Т.В.**, 1982. Влияние плотности популяции на размер инди-видуальных участков у мелких грызунов в тайге За-падной Сибири и на Дальнем Востоке // Тез. докл. 3 Всес. Териол. съезда. М.: Наука. Т. I. С. 260–261.
- Осмоловская В.И.**, 1980. Значение снежного покрова и урожайности хвойных в жизни млекопитающих и птиц Подмосковья (по дневникам А.Н. Формозо-ва) // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 85. № 3. С. 135–148.
- Панин Л.Е.**, 1983. Биохимические механизмы стресса. Новосибирск: Наука. 232 с.
- Панов Е.Н.**, 1983. Поведение животных и этологиче-ская структура популяций. М.: Наука. 423 с.
- Петров О.В.**, 1963. Питание мышевидных грызунов лесостепных дубрав в лабораторных условиях // Вопр. экологии и биоценологии. Л.: Ленинград-ский гос. университет. С. 119–173.
- Поллард Д.Х.**, 1982. Справочник по вычислительным методам статистики. М.: Финансы и статистика. 344 с.
- Поляков И.Я.**, 1958. Биологические основы борьбы с грызунами вредителями полевых культур и пасти-биц // Тр. ВИЗР. Вып. 12. С. 3–17.
- Рыхликова М.Е.**, 1988. Внутри- и межвидовые отно-шения таежных полевок рода *Clethrionomys* // Ав-тореф. дис.... канд. биол. наук. М., 17 с.
- Сафонов В.М.**, 1980. Динамика зимней смертности лесных полевок в центральноякутской тайге // Ме-ханизмы регуляции численности леммингов и по-левок на Крайнем Севере. Владивосток. С. 104–109. – 1983. Зимняя экология лесных полевок в Центральной Якутии. Новосибирск: Наука. 156 с.
- Свириденко П.А.**, 1934. Размножение и гибель мышевидных грызунов // Тр. ВИЗР. С. 4. Т. 4. Вып. 3. С. 5–60. – 1940. Питание мышевидных грызунов и их значение в проблеме возобновления леса // Зоол. журн. Т. 19. Вып. 4. С. 680–702.
- Смирин Ю.М.**, 1970. К биологии мелких лесных грызу-нов в зимний период // Fauna и экология грызунов. М.: МГУ. Вып. 9. С. 134–150. – 1980. О влиянии де-ятельности хищных птиц (сов) на поведение и вза-имоотношения лесных мышей и рыжих полевок // Физиология и популяционная экология животных. Саратов. № 6/8. С. 46–50.
- Соколов В.Е., Большаков В.Н., Шилов И.А., Чернова О.Ф.**, 1986. Современные тенденции экологии млекопитающих // Экология. № I. С. 22–30.
- Тавровский В.А., Егоров О.В., Кривошеев В.Г. и др.**, 1971. Млекопитающие Якутии. М.: Наука. 660 с.
- Тауриныш Э.Я.**, 1964. Динамика размножения полевок мышевидных грызунов в Латвийской ССР с 1948 по 1962 гг. // Сб. прогнозирования защиты расте-ний от вредителей и болезней. Рига. С. 239–261.
- Тупикова Н.В.**, 1964. Изучение размножения и возра-стного состава мелких млекопитающих // Методы изучения природных очагов болезней человека. М., С. 154–191.
- Тупикова Н.В., Коновалова Э.А.**, 1971. Размножение и смертность рыжих полевок в южнотаежных лесах Вятско-Камского междуречья // Fauna и экология грызунов. М., Вып. 10. С. 145–171.
- Тупикова Н.В., Сидорова Г.А., Коновалова Э.А.**, 1970. Определитель возраста лесных полевок // Fauna и экология грызунов. М., Вып. 9. С. 160–167.
- Ферстер Э., Ренц Б.**, 1983. Методы корреляционного и регрессионного анализа. М.: Финансы и статисти-ка. 302 с.
- Флинт В.Е.**, 1977. Пространственная структура попу-ляции мелких млекопитающих. М.: Наука. 182 с.
- Формозов А.Н.**, 1947. Очерк экологии мышевидных грызунов, носителей туляремии // Материалы по грызунам. М. Вып. 1. С. 1–19. – 1948. Мелкие гры-зуны и насекомоядные Шарьинского района Кос-торомской области в период 1930–1940 гг. // Fauna и экология грызунов. М., Вып. 3. С. 3–110. – 1981. Хищные птицы и грызуны // Проблемы экологии и географии животных. М.: Наука. С. 276–311.
- Черняевский Ф.Б., Дорогой И.В.**, 1981. О роли хищни-ков в динамике численности леммингов (на приме-ре острова Врангеля) // Экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири. М.: Наука. С. 32–50.
- Черняевский Ф.Б., Короленко Г.Е.**, 1986. Динамика чис-ленности и изменчивость некоторых популяцион-ных показателей красной полевки на Крайнем Се-веро-Востоке Сибири // Экология. № I. С. 80–88.
- Черняевский Ф.Б., Ткачев А.В.**, 1982. Популяционные циклы леммингов в Арктике. Экологические и эн-докринные аспекты. М.: Наука. 162 с.

- Чистова Т.Ю., 1995. Динамика размеров суточных участков обитания самок рыжей полевки в период размножения // Докл. АН. Т. 345. № 5. С. 716–718.
- Шварц С.С., 1965. Возрастная структура популяций животных и проблемы микроэволюции // Зоол. журн. Т. 44. Вып. 10. С. 1443–1453. – 1969. Эволюционная экология животных // Тр. Ин-та экологии растений и животных Уральского фил. АН СССР. Свердловск Вып. 65. 198 с. – 1971. Популяционная структура биогеоценоза // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 4. С. 485–493. – 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 277 с.
- Шварц С.С., Ищенко В.Г., Овчинникова Н.А. и др., 1964. Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов // Журн. общ. биол. Т. 25. № 6. С. 417–433.
- Шварц С.С., Оленев В.Г., Кряжимский Ф.В., Жигалский О.А., 1976. Исследование динамики численности и возрастной структуры популяции мышевидных грызунов на имитационной модели // Докл. АН СССР. Т. 228. № 6. С. 1482–1484.
- Шварц С.С., Павлинин В.Н., Слюзюмова Л.М., 1957. Теоретические основы построения прогнозов численности мышевидных грызунов в лесостепном Зауралье // Тр. Ин-та биологии Уральского фил. АН СССР. Вып. 58. С. 3–59.
- Шенброт Г.И., 1986. Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных // Итоги науки и техники ВИНТИГИ. № 14. Зоология позвоночных. С. 5–70.
- Шилов И.А. 1977. Эколо-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: МГУ. 262 с. – 1985. Физиологическая экология животных // Учебн. пособие для студентов биол. спец. вузов. М.: Высш. школа. 328 с. – 1997. Экология. М.: Высш. школа. 512 с.
- Штильмарк Ф.Р., 1977. Основные черты экологии мышевидных грызунов в кедровых лесах Западного Саяна // Фауна кедровых лесов Сибири и ее использование. М.: Наука. С. 123–141.
- Щипанов Н.А., Шилова С.А., Смирин Ю.М., 1997. Структура и функции различных поселений лесной мыши (*Apodemus uralensis*) // Успехи совр. экол. Т. 117. № 5 С. 624–639.
- Старка Ф., 1970. Взаимодействие между люцерновия посев и популяцията на обыкновената полевка (*Microtus arvalis* Pall.) // Раствителната защита в помощ на селското стопанства. София. С. 159.
- Adamczewska-Andrzejewska K.A., Bujalska G., Mackin-Togalska R., 1979. The dynamics of a rodent community in agroecosystem // Acad. pol. Sci. Cl. II, Ser. Sci. biol. V. 27. P. 723–729.
- Adamczyk K., 1977. Effect of size and density of population of laboratory mice – the parameters determining their production // Acta Theriol. V. 22. № 30–36. P. 459–484.
- Alibnai S.K., Gipps Y.H.W., 1985. The population dynamics of bank voles // The ecology of woodland rodents: bank voles and wood mice: Symp. Zool. Soc. London. V. 55. № 1. P. 277–313.
- Banach K., 1986. The effect of increased food supply on the body growth rate and survival of bank voles in an island population // Acta Theriol. V. 31. № 1. P. 45–54.
- Batzli G.O., 1978. Influence of supplemental feeding on a vole population // J. Mammal. V. 59. № 4. P. 809–819. 1985. The role of nutrition in population cycles of microtine rodents // Acta Zool. Fenn. № 173. P. 13–17.
- Batzli G.O., Jung H.-I.G., Guntenspergen G., 1981. Nutritional ecology of microtine rodents: Linear foraging-rate curves for brown lemmings // Oikos. V. 37. № 1. P. 112–116.
- Bergeron Jean-Maria, 1980. Importance des plantes toxiques dans le régime alimentaire de *Microtus pennsylvanicus* à deux étapes opposées de leur cycle // Can. J. Zool. V. 58. № 12. P. 2230–2238. – 1984. L'utilisation de ressources alimentaires avec ou sans Campagnols des champs (*Microtus pennsylvanicus*) // Can. J. Zool. V. 62. № 4. P. 601–607. – 1997. Changes in habitat and in quality of food intake after a summer of grazing by fenced vole (*Microtus pennsylvanicus*) // Ann. zool. fenn. № 2. P. 105–113.
- Bernshtein A.D., Zhigalsky O.A., Panina T.V., 1989. Multi-annual fluctuations in the size of a population of the bank vole in European part of the Soviet Union // Acta Theriol. V. 34. № 29–43. P. 409–438.
- Bjornstad O.N., Falck W., Stenseth N.C., 1995. A geographic gradient in small rodent density fluctuation: a statistical modelling approach // Proc. R. Soc. Lond. V. 262. P. 127–133.
- Bomford M., Redhead T., 1987. A field experiment to examine the effects of food quality and population density on reproduction of wild house mice // Oikos. V. 48. № 3. P. 304–311.
- Bondrup-Nielsen Soren, 1987. Demography of *Clethrionomys glareolus* in different habitats // Can. J. Zool. V. 65. № 2. P. 277–283.
- Boonstra R., 1977. Predation on *Microtus tonnsendii* population: impact and vulnerability // Can. J. Zool. V. 55. № 10. P. 1631–1643.
- Boonstra R., Boag P.T., 1987. A test of the Chitty hypothesis: inheritance of life-history traits in meadow voles *Microtus pennsylvanicus* // Evolution. V. 41. № 5. P. 929–947.
- Boonstra R., Krebs C.I., Stenseth N. C., 1998. Population cycles in small mammals: the problem of explaining the low phase // Ecology. V. 79 (5). P. 1479–1488.
- Bujalska G., 1973. The role of spasing behaviour among females in the regulation of reproduction in bank vole // J. Reprod. Fert. Suppl. V. 19. P. 465–474. – 1985. Fluctuations in an island bank vole population in the light of the study on its organization // Acta Theriol. V. 30. № 1. P. 3–49.
- Castien E., Gosálbez J., 1996. Diet of *Clethrionomys glareolus* in the Western Pyrenees (North Iberian Peninsula) // Folia zool. V. 45. № 2. P. 137–144.
- Charnov E.L., Finerty J.P., 1980. Vole population cycles: a case for Kin-selection // Oecologia. 45. № 1. P. 1–2.
- Chitty D., 1958. Self-regulation of number through changes in viability // Cold Spring Harbor: Symp. Quant. Biol. V. 22. P. 277–280. – 1967. The natural selection of self-regulatory behaviour in animal populations // Proc. Ecol.

- Aust. V. 2. P. 51–78. – 1967a. What regulates bird population. // *Ecology*. V. 48. № 4. P. 698–700.
- Chitty D., Pimentel D., Krebs C.J., 1968. Food supply of overwintered voles // *J. Animal Ecol.* V. 37. № 1. P. 113–120.
- Christian J.J., 1950. The adrenal-pituitary system and population cycles in mammals // *J. Mammal.* V. 31. № 3. P. 241–259. – 1956 Adrenal and reproductive responses to population size in mice from freely growing population // *Ecology*. V. 37. № 2. P. 258–273. – 1970. Social subordination, population density, and mammalian evolution // *Science*. V. 168. № 3927. P. 84–90. – 1971. Population density and reproductive efficiency // *Biol. Reprod.* V. 4. P. 248–294.
- Christian J.J., Davis D.E., 1964. Endocrines, behavior and population // *Science*. V. 146. № 3651. P. 1550–1560. – 1966. Adrenal glands in female voles (*Microtus pennsylvanicus*) as related to reproduction and population size // *J. Mammal.* V. 47. № 1. P. 1–18.
- Cihakova J., Frynta D., 1997. Changes in the frequencies of non-metric characters during the period of low abundance in *Apodemus flavicollis* and *A. sylvaticus* populations // 6th Congr. Eur. Soc. Evol. Biol., Arnhem. 24–28 Aug. P. 46–52.
- Desy E.A., Thompson C.A., 1983 Effects of supplemental food on a *Microtus pennsylvanicus* population in Central Illinois // *J. Animal. Ecol.* V. 52. № 1. P. 127–140.
- Durward A.L., 1980. The essential roles of predation // *Nature Conserv. News*. V. 30, № 2. P. 2–7.
- Elton C.S., 1924. Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects // *Brit. J. Exp. Biol.* V. 2. P. 119–163. – 1925. Plague and the regulation in numbers of wild mammals // *J. Hygiene*. V. 25. № 2. P. 213–235.
- Erlinge S., Goransson G., Hansson L. et al., 1983. Predation as a regulating factor on small rodent populations in southern Sweden // *Oikos*. V. 40. № 1. P. 36–52.
- Eurola S., Kyllonen H., Laine K., 1984. Plant production and its relation to climatic conditions and small rodent density in Kilpisjarvi region, Finnish Lapland // *Bul. Carnegie Mus. Nat. Hist.* P. 152–176.
- Flowerdow J.H., 1976. The effect of a local increase in food supply on the distribution of woodland mice and voles // *J. Zool.* V. 180. № 4. P. 509–513. – 1985. The population dynamics of wood mice and yellow-necked mice // The ecology of woodland rodents: bank voles and wood mice. *Symp. Zool. Soc. London*. V. 55. № 1. P. 315–338.
- Framstad E., Stenseth N.C., Bjornstad O.N., Falck W., 1997. Limit cycles in Norwegian lemmings: Tensions between phase-dependence and density-dependence // *Proc. Roy. Soc. London*. V. 264. № 1378. P. 31–38.
- Frank F., 1953. Untersuchungen über den Zusammenbruch von Foldmausplagen (*Microtus arvalis* Pallas.) // *Zool. Jb.* V. 82. P. 95–136.
- Freeland W., 1974. Vole cycles: Another hypothesis // *Amer. Natur.* V. 108. P. 238–245.
- Garsed A., Howard W.E., 1981. A 19-years study of microtine population fluctuations using time-series analysis // *Ecology*. V. 62. № 4. P. 930–937.
- Gliwicz J., 1976. Differentiation of survival in bank vole population // *Bul. Acad. pol. Sci., Ser. sci. Biol.* V. 24. № 6. P. 325–331. – 1996. Life history of vole: Growth and maturation in seasonal cohorts of the root vole // *Misc. zool.* V. 19. № 1. P. 1–12.
- Greenwood Paul J., 1978. Timing of activity of the bank vole *Clethrionomys glareolus* and the wood mouse *Apodemus sylvaticus* in a deciduous woodland // *Oikos*. V. 31. № 1. P. 123–127.
- Haken A.E., Batzli G.O., 1996. Effects of availability of food and interspecific competition on diets of prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // *J. Mammal.* V. 77. № 2. P. 315–324. – 1996. Effects of availability of food and interspecific competition on diets of prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // *J. Mammal.* № 2. P. 315–324.
- Hallett J.G., O'Connell M.A., Honeycutt R.L., 1983. Competition and habitat selection: test of a theory using small mammals // *Oikos*. V. 40. № 2. P. 175–181.
- Hanski J., 1987. Populations of small mammals cycle—unless they don't // *Trends Ecol.* V. 2. № 55. 56 p.
- Hansson L., 1971. Small rodent food, feeding and population dynamics. A comparison between granivorous and herbivorous species in Scandinavia // *Oikos*. V. 22. P. 183–198. – 1983. Competition between rodents in successional stages of taiga forests: *Microtus agrestis* vs. *Clethrionomys glareolus* // *Oikos*. V. 40. № 2. P. 258–266. – 1984. Composition in cyclic and non-cyclic vole populations: on the causes of variation in individual quality among *Clethrionomys glareolus* in Sweden // *Oecologia*. V. 63. № 2. P. 199–206.
- Hansson L., Henttonen H., 1985. Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover // *Oecologia*. V. 67. № 3. P. 394–402.
- Hansson L., Zejda J., 1977. Plant damage by bank voles (*Clethrionomys glareolus* Schreber), and related species in Europe // *EPPO Bul.* V. 7. P. 223–242.
- Henttonen H., 1985. Predation causing extended low densities in microtine cycles: Further evidence from shrew dynamics // *Oikos*. V. 45. № 1. P. 156–157.
- Henttonen H., Kaikusalo A., Tast J., Viitala J., 1977. Interspecific competition between small rodents in subarctic and boreal ecosystems // *Oikos*. V. 29. P. 581–590.
- Hestbeck J.B., 1982. Population regulation of cyclic mammals: the social fence hypothesis // *Oikos*. V. 39. № 2. P. 157–163. – 1986. Multiple regulation states in populations of the California vole, *Microtus californicus* // *Ecol. Monogr.* V. 56. № 2. P. 161–181.
- Hilborn R., Stearns S.C., 1982. On inference in ecology and evolutionary biology: the problem of multiple causes // *Acta Biotheor.* V. 31. P. 145–164.
- Hiroshi M., Toshiyuki S., Yoshiaki O., 1997. Relatedness among females in a peak phase population of Japanese field voles // *Ecol. Res.* V. 12. № 2. P. 153–158.
- Hooli J., 1971. Saatkijoiden vaikutuksesta viljelykasvien satoihin ja vesitalouteen (Summary: Effect of weather on water economy and crop yields) // *Helsinki Univ. Technol. Res. Papers*. V. 35. P. 1–244.
- Jensen T.S., 1982. Seed production and outbreaks of non-cyclic rodent populations in deciduous forests // *Oecologia*. V. 54. № 2. P. 184–192.

- Julliard R., Prevot-Julliard A., Leirs H., Stenseth N. C., Yoccoz N.G., Verhagen R., Verheyen W., 1997. Density-dependent survival of adult and sub-adult multimammate rats // 6th Congr. Eur. Soc. Evol. Biol. Arnhem. 24–28 Aug. P. 13–18.
- Kalela O., 1957. Regulation of reproduction rate in subarctic populations of the vole *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) // Ann. Acad. Sci. fenn. Ser. A. V. 4. P. 7–60. – 1962. On the fluctuations in the numbers of arctic and boreal small rodents as a problem of production biology // Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A IV. V. 66. P. 1–38.
- Kalela O., Oksala T., 1966. Sex ratios in the wood lemming, *Myopus schisticolor* (Lilljeb.) in nature and captivity // Ann. Univ. Turk. Ser. A II. biol.-geogr. V. 37. P. 5–25.
- Klemm M., 1964. Beitrag zur Kenntnis des Auftretens der Feldmaus (*Microtus arvalis* Pall.) in Deutschland in den Jahren 1928–1941 // Ztschr. angew. Zool. Bd. 51. S. 419–499.
- Korpimaki E., 1986. Predation causing synchronous decline phases in microtine and shrew populations in western Finland // Oikos. V. 46. № 1. P. 124–127.
- Krebs C.J., 1964. The lemming cycle at Baker Lake, Northwest Territories, during 1959–62. Wash. 104 p. (Arctic Inst. North. America; N 15). – 1970. Microtus population cycle in *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* // Ecology. V. 51. № 1. P. 34–52. – 1978. A review of the Chitty Hypothesis of population regulation // Can. J. Zool. V. 56. № 12. P. 2463–2480. – 1985. Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. N. York: Row Publ. 800 p. – 1996. Population cycles revisited. // J. Mammal. V. 77. № 1. P. 8–24.
- Laine K., Henttonen H., 1983. The role of plant production in microtine cycles in northern Fennoscandia // Oikos. V. 40. № 3. P. 407–418.
- Lewin R., 1982. Food fuels reproductive success // Science. V. 217. № 4556. P. 238–239.
- Lidicker W.Z.J., 1973. Regulation of numbers in an island population of the California vole, a problem in community dynamics // Ecol. Monogr. V. 43. № 3. P. 271–302. – 1978. Regulation of numbers in small mammal populations—historical reflections and a synthesis // Populations of small mammals under natural conditions: Spec. Publ. Ser. Pymatuning Lab. Ecol. Univ. – Pittsburgh. V. 5. P. 122–141. – 1979. Analysis of two freely-growing enclosed populations of the California vole // J. Mammal. V. 60. № 3. P. 447–466. – 1987. Impacts of non-domesticated vertebrates on California grasslands / Eds. Mooney H.A., Huenneke L.F., California grasslands: structure and productivity Junk W. Publ. The Hague. P. 273–278.
- MacLean S.F., Fetzgerald B.M., Pitelka F., 1974. Population cycles in arctic lemmings: winter reproduction and predation by weasels // Arct. and Alp. Res. V. 6. № 1 P. 1–12.
- Masakado K., 1985. Sex differences in the spatial distribution of genotypes in the red-backed vole, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae* // J. Mammal. V. 66. № 2. P. 384–387.
- May R.M., 1977. Predators that switch // Nature. V. 269. № 5624. P. 103–104.
- Mazurkiewicz M., 1981. Spatial organization of a bank vole population in years of small or large numbers // Acta theriol. V. 26. № 1/7. P. 31–45.
- McNaughton S.J., 1978. Serengeti ungulates: Feeding selectivity influences upon the effectiveness of plant defense guilds // Science. V. 199. № 4330. P. 806–807.
- McPhee E.C., 1985. Ethological aspects of mutual exclusion in the parapatric species of *Clethrionomys*, *C. gapperi* and *C. rutilus* // Acta Zool. Fenn. V. 172. P. 71–73.
- Mihok S., Fuller W.A., 1981. Morphometric variation in *Clethrionomys gapperi*: Are all voles created equal? // Can. J. Zool. V. 59. P. 2275–2283.
- Mihok S., Turner B.N., Iverson S.L., 1985. The characterization of vole population dynamics // Ecol. Monogr. V. 55. P. 399–420.
- Monadjeim A., Perrin M. R., 1996. The effects of additional food on the demography of rodents in subtropical grassland in Swaziland // Mammalia. V 60. № 4. P. 785–789.
- Montgomery W.I., Wilson W.L., Elwood R.W., 1997. Spatial regulation and population growth in the wood mouse *Apodemus sylvaticus*: Experimental manipulations of males and females in natural populations // J. Anim. Ecol. V. 66. № 5. P. 755–768.
- Myers J.H., Krebs C.J., 1971. Genetic, behavioral, and reproductive attributes of dispersing field voles *Microtus pennsylvanicus* and *Microtus ochrogaster* // Ecol. Monogr. V. 41. № 1. P. 53–78. – 1971a. Sex ratios in open and enclosed vole populations: demographic implications // Amer. Natur. V. 105. № 944. P. 325–344.
- Myers K., Poole W.E., 1963. A study of the biology of the wild rabbit grazing on sown pastures // J. Ecol. V. 51. № 2. P. 435–451.
- Myllymaki A., Hansson L., Christiansen E., 1985. Models for forecasting population trends in two species of microtine rodent, *Microtus agrestis* and *Clethrionomys glareolus* // Acta Zool. Fenn. № 173. P. 93–101.
- Myrberget S., 1986. A note on cycles in plant production and microtine populations // Oikos. V. 46. № 2. P. 264–267.
- Paillat G., Buet A., 1996. Spatial dynamics of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) in a fragmented landscape // Meet. Cent. Etud. Biol. Chize “Ecol. and Conserv. Spat. Struct. Popul.” Chize, Deux-Sevres, 18–20 Oct. 1995 Acta oecol. 17. № 6. P. 553–559.
- Paradis E., 1995. Survival, immigration and habitat quality in the Mediterranean pine vole // J. Anim. Ecol. V. 64. № 5. P. 579–591.
- Petrusewicz K., 1966. Dynamics, organization and ecological structure of population // Ecol. pol. ser. A. V. 14. P. 413–436.
- Pineau L., 1958. Nouveaux aspects biologiques des populations de petits rongeurs // Pgtnoma. V. 10. № 98. P. 27–32.
- Pitelka F.A., 1964. The nutrient-recovery hypothesis for arctic microtine cycles // Grazing in Terrestrial and Marine Environments: Symp. Brit. ecol. soc., Bangor, 1964. Oxford. P. 55–56.
- Pitelka F.A., Tomich P.Q., Treichel G.W., 1955. Ecological relations of jaegers and owls as lemming predators near Barrow, Alaska // Ecol. Monogr. V. 25. № 1. P. 112–134.
- Plesner J.S., 1996. Juvenile dispersal in relation to adult densities in wood mice *Apodemus sylvaticus* // Acta theriol. V. 41. № 2. P. 177–186.

- Rajska-Jurgiel E., 1976. Interactions between individuals of a population of the bank vole *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) // *Ecol. pol. ser. A.* V. 24. P. 3–35.
- Saitoh T., 1981. Control of female maturation in high density populations of the red-backed vole, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae* // *J. Anim. Ecol.* V. 50. № 1. P. 78–87.
- Saitoh T., Stenseth N. C., Bjornstad O. N., 1997. Density dependence in fluctuating grey-sided vole populations // *J. Anim. Ecol.* V. 66. № 1. P. 14–24.
- Schultz A.M., 1964. The nutrient-recovery hypothesis for arctic microtine cycles II. – Ecosystem variables in relation to arctic microtine cycles // *Grazing Terrestr. and Marine Environments. Symp. Brit. ecol. soc.*, Bangor. 1962. Oxford. P. 57–68.
- Simon Neal G., 1979. The genetics of intermale aggressive behavior in mice: recent research and alternative strategies // *Neurosci. and Biobehav. Rev.* V. 3. № 2. P. 97–106.
- Sinclair A.R.E., 1975. The resource limitation of tropic levels in tropical grassland ecosystems // *J. Anim. Ecol.* V. 44. № 2. P. 497–520.
- Southern H.N., 1979. The stability and instability of small mammal populations // *Ecol. Small Mammals*. London. P. 103–134.
- Southwick C.H., 1955. The population dynamics. The population dynamics of confined house mice supplied with unlimited food // *Ecology*. V. 36. № 2. P. 212–225.
- Stenseth N.C., 1977. Modelling the population dynamics of voles: models as research tools // *Oikos*. V. 29. № 3. P. 449–456. – 1985. Models of bank vole and wood mouse populations // *The ecology of woodland rodents: bank voles and wood mice*: Symp. Zool. Soc. London. P. 339–376.
- Stenseth N.C., Hansson L., Myllymaki et al., 1977. General models for the population dynamics of the field vole *Microtus agrestis* in central Scandinavia // *Oikos*. V. 29. № 4. P. 616–642.
- Strecker R.L., Emlen J.T., 1953. Regulatory mechanisms in house mouse populations – the effect of limited food supply on a confined population // *Ecology*. V. 34. № 2. P. 375–385.
- Tamarin R.H., Krebs C.J., 1969. Microtus population biology: II. Genetic changes of the transferrin locus in fluctuating populations of two vole species // *Evolution*. V. 23. № 2. P. 183–211.
- Tast J., 1968. Influence of the root vole, *Microtus oeconomus* (Pallas) upon the habitat selection of the field vole, *Microtus agrestis* (L.), in northern Finland // *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. AIV, Biol.* V. 136. P. 1–23. – 1972. Annual variations in the weights of root voles, *Microtus oeconomus*, in relation to their food conditions // *Ann. Zool. Fenn.* V. 9. № 2. P. 116–119. – 1984. Winter success of root voles, *Microtus oeconomus*, in relation to population density and food conditions at Kipisjarvi, Finnish Lapland // *Carnegie Mus. Nat. Hist.* P. 131–139.
- Tast J., Kalela O., 1971. Comparison between rodent cycles and plant production in Finnish Lapland // *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. AIV, Biol.* V. 186. 14 p.
- Trudell J., White R.G., 1981. The effect of forage structure and availability on food intake, biting rate, bite size and daily eating time of reindeer // *J. Appl. Ecol.* V. 18. P. 63–81.
- Vittala J. 1977. Social organization in cyclic subarctic population of the voles *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) and *Microtus agrestis* (L.) // *Ann. Zool. Fennici*. V. 14. № 1. P. 53–93. – 1984. The red vole, *Clethrionomys rutilus* (Pall.), as a subordinate member of the rodent community at Kilpisjarvi, Finnish Lapland // *Acta Zool. Fennica*. V. 172. P. 67–70.
- Watson A. 1957. The behaviour, breeding and food-ecology of the Snow Owl *Nyctea scandiaca* // *J. Animal Ecol.* V. 26. № 1–2.
- Wojcik J.M., Woik K., 1985. The daily activity rhythm of two competitive rodents: *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis* // *Acta Theriol.* V. 30. № 9–20. P. 241–258.
- Wolff J.O., 1997. Population regulation in mammals: An evolutionary perspective // *J. Anim. Ecol.* 66. № 1. P. 1–13.
- Wynne-Edwards V.C., 1962. Animal dispersion in relation to social behaviour. Edinburgh: Oliver and Boyd. 653 p.
- Ylonen H., Viitala J., 1985. Social organization of an enclosed winter population of the bank vole *Clethrionomys glareolus* // *Ann. Zool. Fenn.* V. 22. № 3. P. 353–358.
- Zejda J., 1962. Winter breeding in the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreb // *Zool. listy*. R. 11, C. 4. P. 309–321. – 1976. The small mammal community of a lowland forest. Praha: Academia. 39 p.
- Zhigalsky O.A. 1992. Factorial analysis of population dynamics in rodents // *Polish ecological studies*. V. 18. №. 1–2. Quarterly P. 3–158.

ANALYSIS OF POPULATION DYNAMICS OF SMALL MAMMALS

O. A. Zhigal'skii

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division, Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg 620144, Russia
e-mail: zig@ipae.uran.ru

The influence of intrapopulation and external factors on the numbers and structure of bank vole populations were estimated quantitatively based on the data of long-term studies on four different sites of its range. The abundance-dependent regulator mechanisms (endogenic factors) are shown to be the major factors affecting the demographic processes during the whole reproductive period. The exogenic (fodder and weather) factors limit the growth of populations. These factors are the most effective during some small confined periods, particularly in the peripheral areas of the vole's range. Such distribution of effects on the bank vole population is not related to the quality of habitat and its geographical range.