ИЗВЕСТИЯ РАН. СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ, 2011, № 6, с. 733–746

ЭКОЛОГИЯ

УДК 591.526:323.4

# СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИОННЫХ ЦИКЛОВ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*Myodes glareolus*) В ЦЕНТРЕ И НА ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА

**© 2011 г. О. А. Жигальский**

*Институт экологии растений и животных УрО РАН,*
*620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202*
*E-mail: zig@ipae.uran.ru*

Поступила в редакцию 17.06.2010 г.

Представлены результаты многолетнего изучения двух популяций рыжей полевки (*Myodes glareolus*) на стационарных участках, расположенных в центральной части ареала и на его периферии. В обеих популяциях выделены четыре фазы многолетнего популяционного цикла и две его структурные части. Первая часть цикла "детерминированная", где фаза "пик" переходит в фазу "депрессия" ("популяционный крах"). Этот переход, главным образом, определяется внутрипопуляционными процессами и слабо зависит от внешних условий каждого года. Вторая часть "стохастическая", начинается с устойчивой точки цикла с фазы "депрессия". Длительность второй части определяется состоянием популяции и ее возможностью увеличить свою численность, а также погодными и кормовыми факторами, прессом хищников и месторасположением популяции в ареале вида. Переход из фазы "пик" в фазу "депрессия" ("детерминированная" часть) для обеих популяций осуществляется за один осенне-зимне-весенний период и не влияет на длительность цикла. Длительность "стохастической" части в центре ареала (промежуток времени от фазы "депрессия" до фазы "пик") составляет 1–3 года. На периферии ареала этот промежуток времени составляет 2–4 года.

Циклические изменения биологических процессов неотъемлемая часть жизни. Существует несколько точек зрения относительно причин возникновения ритмических изменений демографических характеристик популяции. Согласно первой, жизнедеятельность многих видов растений и животных определяется внешними по отношению к ним явлениями (сезонная ритмика, погодные условия, кормовая база, хищники и т. д.). Но при этом совершенно ясно, что живые существа не пассивные участники биосферных процессов, они сами изменяются и преобразуют среду своего обитания для того, чтобы оптимально согласовать ритм своих жизненных циклов с процессами, протекающими во внешней среде. Поэтому наиболее вероятна гипотеза о том, что жизнедеятельность популяций определяется как внутрипопуляционными процессами, так и внешними факторами. Степень влияния внешних и внутрипопуляционных факторов не одинакова для различных видов растений и животных. Более того, она может значительно изменяться даже для одного и того же вида в зависимости от того, в какой природно-климатический зоне он обитает (Zhigalsky, 1993; Krebs, 1996; Ивантер, Жигальский, 2000; Жигальский, 2002; Getz, 2005; Getz *et al.*, 2007; Бобрецов, 2009 и др.).

Для рыжей полевки, как и для многих других видов животных, пространство, в пределах которого происходит полный жизненный цикл организма, можно условно разделить на две части. Области, где вид с эволюционной точки зрения обитает достаточно длительное время, в которых процессы собственной жизнедеятельности наилучшим образом согласованны с ритмическими изменениями внешней среды – оптимальные местообитания в центре ареала. Периферия ареала и пессимальные местообитания в различных его точках, которые вид заселил сравнительно недавно и поэтому приспособления, имеющиеся у него к этим условиям, не столь совершенны.

Вероятно, поэтому в настоящее время сложилось мнение о том, что процессы жизнедеятельности животных, обитающих в оптимуме ареала, развиваются главным образом под действием эндогенных факторов. Жизненный цикл животных, обитающих на периферии ареала, в значительной степени, определяется внешними условиями (Ивантер, 1975, 2008; Bjørnstad *et al.*, 1995). Следовательно, можно ожидать, что и циклы численности полевок на периферии ареала будут, главным образом, связаны с циклическими изменениями внешних условий, а в оптимуме с внутрипопуляционными процессами. При этом длительность популяционного цикла, как в первом, так и во втором случае, вероятно, также связана с изменениями эндогенных и экзогенных факторов. Исследования, подтверждающие высказанное заключение, были проведены на красной полевке о. Хокайдо (Япония) (Stenseth *et al.*, 1996), рыжей полевке, обитающей в Швеции (Hansson, Henttonen, 1985) и на красной и рыжей полевках, оби-

**Таблица 1.** Объем использованного материала

| Стационар | Годы (число лет наблюдений) | Число ловушко-суток | Число отловленных зверьков |
|---|---|---|---|
| Карельский | 1966–1987 (22) | 71500 | 1100 |
| Удмуртский | 1973–2001(29) | 38000 | 5900 |

тающих в различных регионах России (Жигальский, 2002). Сходная картина наблюдается и на близко расположенных участках в оптимальных и пессимальных местообитаниях (Жигальский, 1994).

Для проверки гипотезы, о том какие факторы определяют процессы формирования и структуру цикла, нами были исследованы и проанализированы две популяции широко распространенного на территории Евразии вида мелких млекопитающих – рыжей полевки (*Myodes glareolus Schreber*, 1780) в центре и на периферии ее ареала.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В основу исследований положены материалы многолетнего изучения популяционной динамики на двух стационарных участках, переданные в наше распоряжение А.Д. Бернштейн, А.В. Хворенковым (удмуртский стационар) и Э.В. Ивантером (карельский стационар). Выбор местоположения стационаров осуществлен в соответствии с задачами изучения географических особенностей цикличности рыжей полевки. Удмуртский стационар расположен в бореальной зоне липово-пихтово-еловых подтаежных лесов (57°20′ с.ш., 52° в.д.), он отнесен к оптимальной для рыжей полевки области в центре ареала. Карельский стационар расположен в бореальной зоне, подзоне среднетаежных лесов – периферия ареала рыжей полевки (61°40′ с.ш., 33°30′ в.д.). На территориях обследованных стационаров рыжая полевка доминирует. Ее доля в составе населения в разные месяцы бесснежного периода на стационарах по данным многолетних наблюдений колеблется от 55 до 85%. Объем используемых в работе материалов приведен в табл. 1.

Для оценки состояния популяций лесных полевок применялся широко распространенный среди экологов метод относительных учетов мышевидных грызунов на стандартных ловушко-линиях (Карасева и др., 2008). 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 сут. Проверку ловушек проводили 1 раз в сутки.

Отловы полевок проводили регулярно в Удмуртии 4 раза в год (апрель, июнь, август, октябрь), в Карелии 4 раза в год (июнь, июль, август, сентябрь), а в некоторые годы ежемесячно на протяжении всего репродуктивного периода. Различия в сроках проведения отловов обусловлены различиями во времени наступлении фенологических природных явлений, определяющих одни и те же популяционные процессы.

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

Состояние популяций описывали с помощью двух групп показателей: по относительной численности, общей численности и численности различных половозрастных групп (число особей, на 100 ловушко-суток) и показателей структуры популяции (доли различных половозрелых группировок). Каждое отловленное животное относили к одной из групп согласно их полу, возрасту и отношению к размножению. В каждом возрастном классе самок относили к группе размножавшихся, беременных и неполовозрелых, а самцов к неполовозрелым или половозрелым. Общее число популяционных показателей равно 50.

Достоверность различий между независимыми выборками оценивали с помощью свободного от распределения непараметрического критерия Фридмана (Friedman ANOVA). Для обработки данных использовали также методы многомерной статистики: спектральный, дисперсионный и дискриминантный анализ. Выводы относительно значимости долей в совокупности и сравнение долей, принадлежащих разным генеральным совокупностям, проводили по методу выборочных долей. Различия считались достоверными на уровне значимости $p < 0.05$.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

*Демографические характеристики популяций.* Сезонная динамика популяций рыжей полевки на стационарах типична для лесных полевок умеренной зоны (Тупикова, Коновалова, 1971; Европейская рыжая полевка, 1981; Окулова, 1986; Ивантер, Жигальский, 2000; Ивантер, 2008 и др.). Численность зверьков на стационарах низка в начале сезона размножения, летом она, постепенно возрастая, достигает сезонного пика, а осенью на удмуртском стационаре вновь снижается, а на карельском продолжает расти (рис. 1а). Сезонная динамика относительной численности рыжей полевки удмуртского стационара выше (рис. 1а) и статистически значимо отличается от популяции, обитающей на карельском стационаре (критерий Фридмана $p < 0.0005$). Кроме того, многолетняя средняя численность за сезон размножения в Удмуртии в 3 раза выше, чем в Карелии. В течение осенне-зимнего периода поголовье зверьков снижается, и весной в удмуртской популяции остается 47.5%, а в карельской 31.3% полевок, рожденных в предыдущем году. Низкие показатели весенней численности полевок в карельской популяции могут являться следствием малой экологической емкости среды, хотя не менее весомой причиной может быть и высокая зимняя смертность животных, связанная с ужесточением условий существования. Географические различия в сезонной динамике рыжей полевки выражаются в снижении численности в направлении с юга на север и значительно более поздних сроках начала и окончания периода размножения.

Продолжительность сезона размножения в различных географических точках колеблется в довольно широких пределах. В большинстве случаев репродуктивно активные самки встречаются в течение 4–6 мес., но сроки начала и окончания размножения сильно варьируют.

В Удмуртии самки с имплантированными эмбрионами появляются в начале апреля. В некоторые годы отмечено даже 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 в октябре в популяции еще присутствуют репродуктивно активные самки (Европейская рыжая полевка, 1981; Кузнецов, Михайлин, 1985; Жигальский и др., 2002).

В карельской популяции рыжей полевки период размножения менее продолжителен, что вообще характерно для северных широт (Ивантер, 1975, Ивантер, Жигальский 2000, Бобрецов, 2009.). Сроки окончания репродуктивного периода варьируют в большей степени, чем сроки его начала. Помимо фенологически обусловленного снижения интенсивности размножения и его полного прекращения во второй половине лета, они определяются еще и уровнем поголовья популяции. При высокой численности размножение заканчивается уже в июле, а при низкой беременные самки встречаются в отловах в сентябре–октябре (Жигальский, 2002; Getz, 2005; Ивантер, 2008).

Наибольшая доля размножающихся самок рыжей полевки на обоих стационарах наблюдается в начале репродуктивного периода (рис. 1б). К осени она постепенно снижается. Средняя за сезон доля размножающихся самок (рис. 1б) в Карелии (50.9%) выше, чем в Удмуртии (42.1%), но эти различия статистически не достоверны ($p < 0.1$). Полученные различия могут быть связаны с тем, что в удмуртской популяции, начиная с июня и до конца репродуктивного периода, уменьшается число участвующих в размножении самок, тогда как в карельской оно до осени удерживается на достаточно высоком уровне (рис. 1б).

Доли половозрелых самцов (рис. 1в) в обеих популяциях синхронно снижаются от начала сезона размножения к его концу и статистически не различимы ($p < 0.2$). Средняя за сезон размножения доля половозрелых самцов также как и самок выше для карельской популяции 56.3%, а для удмуртской она составляет 36.3%.

Возрастной состав популяции находится в прямой зависимости от сроков начала и окончания размножения, а также от интенсивности репродукционного процесса в течение лета. Возрастная структура – один их 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. За один сезон размножения население рыжей полевки практически полностью обновляется, и лишь единичные зверьки живут около двух лет.

Результат различной репродуктивной стратегии популяций определяет основные отличия в их возрастной структуре (рис. 1г–е). На карельском стационаре размножение начинается позже, поэтому до середины мая в уловах присутствуют исключительно перезимовавшие полевки (рис. 1е). В июне появляются прибылые зверьки, доля которых не превышает 50%, тогда как на удмуртском стационаре она порядка 70%. Далее вплоть до сезонного пика численности практически на обоих исследуемых стационарах возрастная структура остается неизменной (рис. 1г–д).

В карельской популяции к осени значительная часть молодых полевок становится половозрелой и принимает участие в размножении, а это приводит к снижению жизнестойкости и повышенной их смертности в осенне-зимний период. Именно поэтому весенняя численность из года в год удер-

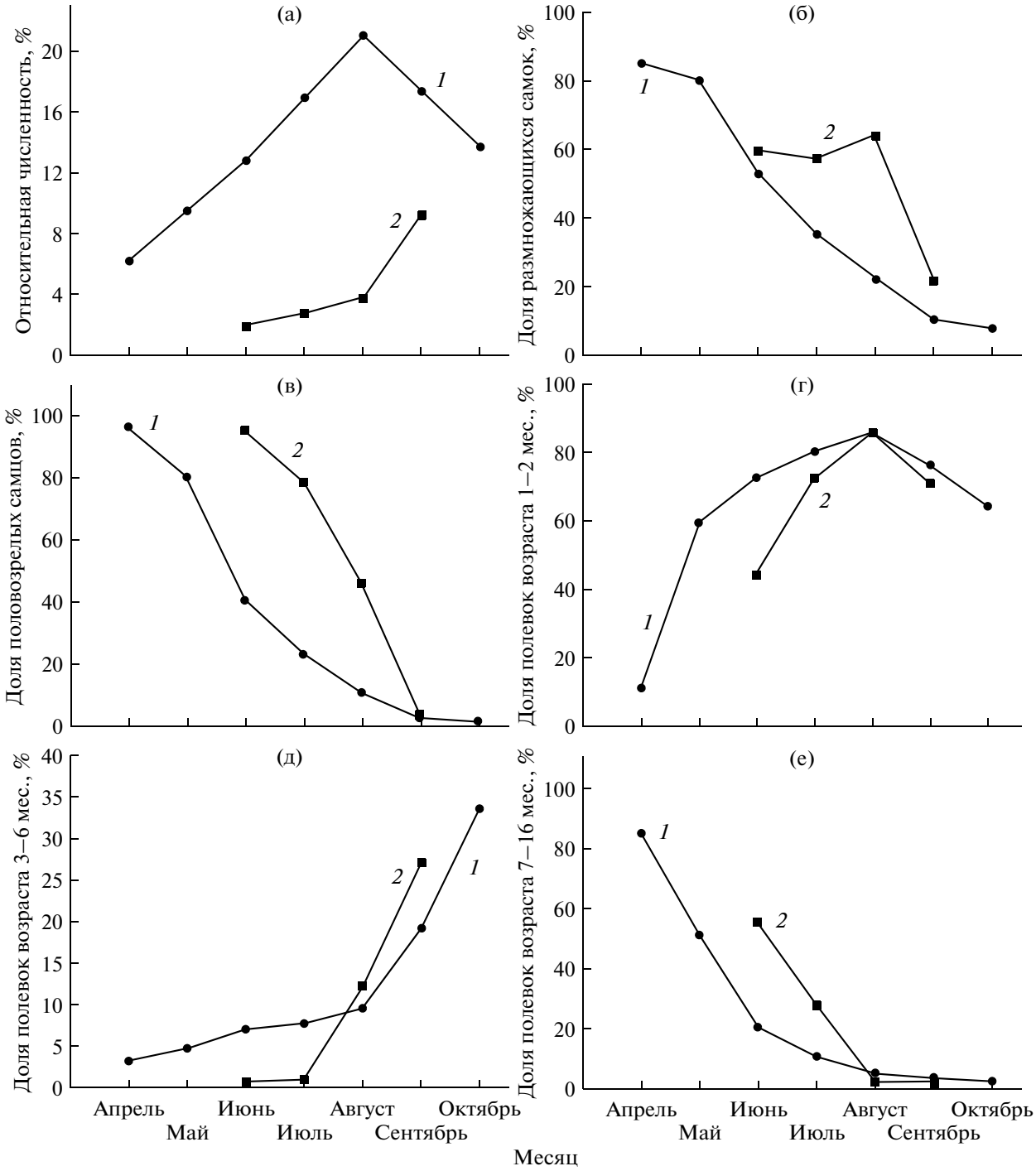


**Рис. 1.** Сезонная динамика (многолетние средние статистические оценки) основных популяционных характеристик исследованных популяций европейской рыжей полевки. а – относительная численность, б – репродуктивная активность самок, в – репродуктивная активность самцов, г–е – возрастная структура. *1* – удмуртский, *2* – карельский стационары.

живается на низком уровне. Кроме того, у малого числа перезимовавших самок рождается соответственно меньшее число детенышей, что в совокупности с неустойчивой погодой в этих регионах приводит к увеличению смертности полевок первых пометов. Поэтому число зверьков первых генераций, достигших половой зрелости, еще больше снижается, а именно они и перезимовавшие полевки определяют сезонную динамику популяции.

Иная ситуация в удмуртской популяции. Здесь при высокой весенней численности больше поголовье первых пометов, а благоприятные и устой-

чивые погодные условия способствуют высокой выживаемости молодых полевок. Все это вместе позволяет популяции достигать высокого уровня численности уже в первой половине лета и приводит к снижению репродуктивного потенциала популяции вследствие действия плотностно-зависимых механизмов. В результате чего большая часть животных уходящих в зиму неполовозрела, поэтому их смертность в зимний период значительно ниже, а весенняя численность следующего года выше, чем у животных карельской популяции.

Различная смертность зверьков в зимний период, вероятно, связана с различиями в возрастной структуре населения в конце репродуктивного периода и, в частности, с долей половозрелых 3–6-месячных самок (рис. 1д).

*Анализ цикличности изменения демографических характеристик*. При рассмотрении многолетних рядов численности популяций рыжей полевки из различных частей ее ареала возникает закономерный вопрос, носят ли наблюдаемые колебания случайный характер или в них скрыты некоторые закономерности. Для обнаружения скрытых периодических компонент и отделения систематической составляющей от случайных флуктуаций над исходными рядами наблюдений проведена процедура их преобразования и сглаживания. Затем для выявления скрытых периодичностей многолетние ряды подвергались спектральному анализу.

Полученные спектрограммы позволяют заключить, что изменения численности населения полевок в Удмуртии, так же как и в Карелии носят закономерный характер. На графике спектральной плотности удмуртской популяции отчетливо видны два пика (рис. 2а). Максимальный пик спектральной плотности расположен в области частот близких к трем годам (многолетний цикл). Второй по величине пик соответствует периоду близкому одному году и описывает сезонную ритмику.

На графике спектральной плотности многолетнего ряда численности карельской популяции также выявлены два пика (рис. 2б). Первый также соответствует сезонному ритму с периодом близким к одному году. Второй пик имеет более длительный период, расположенный в области 2–4 года (многолетний цикл). Кроме того, в спектрограмме популяции карельского стационара превышение значения максимальной спектральной плотности над плотностью на других частотах составляет 1.6 раза, тогда как для удмуртской популяции оно составляет более 3 раз (рис. 2а, б). Поэтому можно считать, что для удмуртской популяции свойственна более выраженная как сезонная, так и многолетняя составляющие. Различия в спектрограммах удмуртской и карельской популяций статистически достоверны (критерий Вальда-Вольфовица $Z = 5.8$, $p = 0.0001$). Наличие в динамике карельской популяции существенных спектральных плотностей в периоды следующие за вторым пиком свидетельствует о том, что в ее динамике присутствуют колебания длительностью более 5 лет. Эти изменения нельзя объяснить влиянием только эндогенных факторов, вероятнее всего, они связаны с совокупным воздействием хищников, кормовой базы, погодных и климатических факторов.

*Фазы многолетнего популяционного цикла*. Наблюдаемые изменения популяционной динамики подчиняются выявленным в предыдущем разделе закономерностям, которые формируются за счет лет сходных по уровню численности, интенсивности размножения и демографической структуре населения. Последовательность чередования состояний популяций в разные годы формирует многолетний популяционный цикл.

Для выделения однородных группировок лет использованы многомерные статистические методы анализа (компонентный, дискриминантный и дисперсионный анализы), включающие в рассмотрение комплекс демографических характеристик популяций для каждой исследуемой территории. В число демографических характеристик входили общая численность и численности и доли половозрелых самцов и самок различных возрастных групп (табл. 2, 3).

Использование метода главных компонент позволило выявить ортогональные и центрированные компоненты, биологическая суть которых есть линейные комбинации исходных анализируемых признаков.

Для удмуртского стационара первая главная компонента (ГК) объясняет 37.9% суммарной дисперсии всех демографических характеристик популяции (табл. 2). Она включает в себя численность во все сроки проведения учетов (апрель, июнь, август и октябрь), доли половозрелых самок в июне, августе, октябре, доли неполовозрелых самцов в июне и августе, численности возрастных групп населения во все сроки наблюдений и выживаемость полевок в зимний период. Динамикой первой ГК можно объяснить для $p < 0.05$ от 23.8 до 75.6% для $p < 0.1$ от 15.5 до 20.9% изменчивости демографических характеристик.

Первая ГК является интегральной характеристикой состояния популяции и маркирует фазы популяционного цикла. Первую ГК можно интерпретировать как “численность” популяции и ее влияние на изменения репродуктивной и возрастной структур населения.

Вторая ГК для полевок удмуртского стационара включает 11.7% суммарной дисперсии (табл. 2) и сформирована характеристиками возрастной структуры популяции (долями 1–2 мес. зверьков в апреле, июне, августе, долями 3–6-месячных

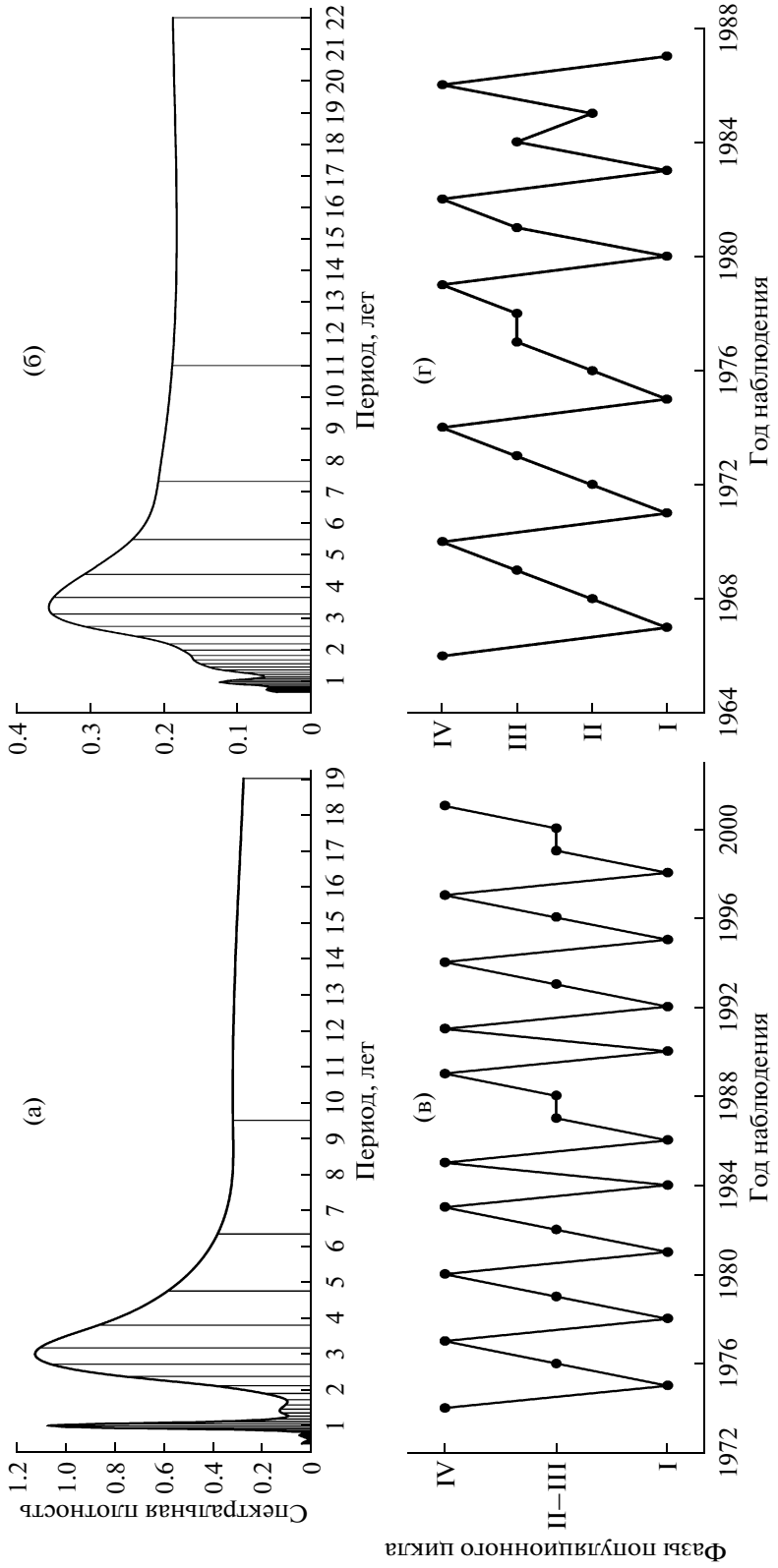


**Рис. 2.** Спектр рядов среднелетних численностей европейской рыжей полевки удмуртской (а) и карельской (б) популяций. Чередование сезонных фаз популяционного цикла населения удмуртского (в) и карельского (г) стационаров. Фазы цикла: I – “депрессия”; II – “низкая численность”; III –“рост”; IV – “пик”.

**Таблица 2.** Результаты компонентного анализа (Удмуртия, 1973–2001 гг.)

Два первых собственных вектора корреляционной матрицы и распределение объясняемых долей (%) дисперсии демографических признаков популяции по двум главным компонентам

| | признак | нагрузка, $a$ df = 17 | | объясняемая доля дисперсии, $a^2$, $h^2 = \Sigma a^2$, % | | | коэффициент множественной детерминации $R^2$, % df (18; 0) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | главная компонента | | | | $h^2$ df (2; 16) | |
| | | 1 | 2 | 1 | 2 | | |
| Апрель | Численность | 0.826* | –0.12 | 68.2* | 1.48 | 69.67* | 83.32 |
| | Доля размножающихся самок | 0.2 | –0.24 | 3.9 | 5.8 | 9.7 | 52.04 |
| | Доля 1–2-месячных животных | 0.514* | –0.426** | 26.42* | 18.16** | 44.58* | 79.33 |
| | Доля 3–6-месячных животных | 0.457** | –0.332 | 20.88** | 11.05 | 31.93* | 72.02 |
| Июнь | Численность | 0.869* | –0.208 | 75.57* | 4.32 | 79.89* | 86.24 |
| | Доля размножающихся самок | –0.429** | –0.009 | 18.39** | 0.01 | 18.4 | 84.29 |
| | Доля неполовозрелых самцов | 0.84* | –0.057 | 70.57* | 0.33 | 70.9* | 91.51 |
| | Доля 1–2-месячных животных | 0.445** | –0.743* | 19.81** | 55.15* | 74.96* | 82.25 |
| | Доля 3–6-месячных животных | 0.695* | –0.313 | 48.33* | 9.78 | 58.11* | 72.92 |
| Август | Численность | 0.835* | -0.018 | 69.8* | 0.03 | 69.83* | 87.44 |
| | Доля размножающихся самок | –0.668* | -0.138 | 44.66* | 1.91 | 46.57* | 84.83 |
| | Доля неполовозрелых самцов | 0.488* | 0.111 | 23.79* | 1.24 | 25.03** | 72.29 |
| | Доля 1–2-месячных животных | 0.635* | 0.552* | 40.36* | 30.43* | 70.79* | 87.13 |
| | Доля 3–6-месячных животных | –0.582* | –0.643* | 33.87* | 41.4* | 75.27* | 85.10 |
| Октябрь | Численность | 0.676* | 0.034 | 45.68* | 0.11 | 45.79* | 86.25 |
| | Доля размножающихся самок | –0.445** | –0.522* | 19.78** | 27.23* | 47.01* | 74.62 |
| | Доля 1–2-месячных животных | –0.612* | –0.021 | 37.49* | 0.05 | 37.54* | 91.27 |
| | Доля 3–6-месячных животных | 0.603* | 0.04 | 36.41* | 0.16 | 36.57* | 91.17 |
| | Выживание за зиму | –0.394** | –0.364 | 15.50** | 13.25 | 28.75** | 73.54 |
| | Дисперсия | 7.195 | 2.219 | 37.87 | 11.68 | 49.54 | 80.92 |

Примечание. df – степени свободы, $a$ – фактор, $h$ – общность, * $p < 0.05$; ** $0.1 < p < 0.05$. Для табл. 2, 3.

полевок в августе) и долей половозрелых самок в октябре. Динамика второй ГК интегрально характеризует динамику возрастной структуры популяции в весенне-летний период и объясняет от 27.2 до 55.2% дисперсии демографических признаков. Ее динамика связана главным образом с возрастной структурой популяции в весенне-летний период.

Первая главная компонента для характеристик населения карельского стационара (48.7% суммарной дисперсии) сформирована численностью во все сроки учета, долей неполовозрелых самцов в августе, возрастной структурой популяции в августе (табл. 3). Первая ГК характеризует состояние (плотность и структуру) популяции и маркирует фазы многолетнего популяционного цикла. Динамика первой ГК карельской популяции объясняет (табл. 3) от 22 до 72% изменчивости демографических признаков и гораздо более не стационарна (рис. 2б) по сравнению с удмуртской популяцией, в ней прослеживается наличие существенного колебательного тренда – медленного колебания, отражающего смещение состояния популяции от положения равновесия.

Вторая ГК (23% суммарной дисперсии) связана с долей неполовозрелых самцов в июле, признаками возрастной структуры августа и выживанием популяции за зиму и объясняет от 18 до 64% изменчивости этих признаков (табл. 3).

Для населения обоих стационаров характерна двухкомпонентная модель, которая для удмуртского стационара объясняет 49.6% дисперсии проанализированных демографических характеристик, а для карельского – 71.7%. Высокие значения коэффициентов множественной детерминации 80.9 и 71.7% (соответственно для удмуртской и карельской популяций) указывают на статистическую значимость полученных моделей, а также свидетельствуют о высокой степени связанности популяционных процессов и нали-

**Таблица 3.** Результаты компонентного анализа (Карелия, 1966–1987 гг.)

| Два первых собственных вектора корреляционной матрицы и распределение объясняемых долей (%) дисперсии демографических признаков популяции по двум главным компонентам | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| признак | нагрузка, $a$ df = 18 | | объясняемая доля дисперсии, $a^2$, $h^2 = \Sigma a^2$, (%) | | | коэффициент множественной детерминации $R^2$, % df (7; 11) |
| | главная компонента | | | | $h^2$ df (2; 17) | |
| | 1 | 2 | 1 | 2 | | |
| Численность в июне | 0.654* | 0.147 | 42.77* | 2.16 | 44.93* | 77.26* |
| Численность в июле | 0.804* | –0.374 | 64.57* | 13.99 | 78.56* | 79.37* |
| Доля неполовозрелых самцов в июле | 0.422** | –0.801* | 17.78** | 64.16* | 81.94* | 73.12* |
| Численность в августе | 0.851 | –0.175 | 72.42* | 3.07 | 75.49* | 74.66* |
| Доля неполовозрелых самцов в августе | 0.82* | –0.334 | 67.19* | 11.18 | 78.37* | 72.67* |
| Доля 1–2-месячных животных в августе | –0.663* | –0.463* | 43.92* | 21.45* | 65.37* | 89.68* |
| Доля 3–6-месячных животных в августе | 0.77* | 0.426** | 59.22* | 18.12** | 77.34* | 92.72* |
| Выживание за зиму | 0.469* | 0.706* | 21.95* | 49.84* | 71.79* | 57.78* |
| Дисперсия | 3.898 | 1.84 | 48.73 | 23.00 | 71.72 | 77.16 |

чии эффектов плотностно-зависимой саморегуляции.

В результате анализа первых двух ГК во всем многообразии многолетней динамики анализируемых популяций удмуртского и карельского стационаров было выделено четыре типа сезонных динамик, последовательно проходимых популяциями в течение многолетнего цикла. Сезонные типы динамик названы: I – фаза “депрессия”; II – фаза “низкая численность”; III – фаза “рост”; IV – фаза “пик”. Сходная система сезонных динамик была получена для популяции рыжей полевки, обитающей в тульских засеках (Bernshtein *et al.*, 1989).

**Таблица 4.** Результаты пошагового дискриминантного анализа. Сравнение фаз популяционного цикла рыжей полевки (Удмуртия, 1973–2001 гг.)

| Фаза | Годы | Фаза | | |
|---|---|---|---|---|
| | | I | II–III | IV |
| I | 1975, 1978, 1981, 1984, 1986, 1990, 1992, 1995, 1998 | | F = 8.99 $p \le 0.0025$ | F = 15.78 $p \le 0.0003$ |
| II–III | 1973, 1976, 1979, 1982, 1987, 1988, 1993, 1996, 1999, 2000 | 59.33 | | F = 9.83 $p \le 0.0019$ |
| IV | 1974, 1977, 1980, 1983, 1985, 1989, 1991, 1994, 1997, 2001 | 113.59 | 64.88 | |

Примечание. Поддиагональные элементы – квадрат расстояния Махаланобиса между центроидами групп, наддиагональные – критерий F; $p$ – уровень значимости; I – фаза “депрессия”; II – фаза “низкая численность”; III – фаза “рост”; IV – фаза “пик”, для табл. 4–7. Критерий Лямбда Уилкса = = 0.006; F апроксимации (df 18; 16) = 10.604; $p \le 0.00001$.

На следующем этапе с помощью канонического дискриминантного анализа (КДА) была уточнена полученная ранее классификация лет наблюдений двух исследованных популяций на фазы популяционного цикла. Во всех случаях значимыми являлись две дискриминантные функции.

Пошаговый дискриминантный анализ динамики удмуртской популяции также позволил выделить из анализируемого набора демографических характеристик наиболее информативные и получить четыре группы лет в многолетнем популяционном цикле. Из четырех фаз статистически неотличимы фазы II и III, поэтому годы, относящиеся к этим двум фазам, объединены в одну группу лет – II–III (табл. 4). Для карельской популяции статистически значимо выделяются все четыре фазы многолетнего популяционного цикла (табл. 5). В табл. 4 и 5 приведены расстояния Махаланобиса между центроидами выделенных групп лет, по значениям которых можно оценить

**Таблица 5.** Результаты дискриминантного анализа. Сравнение четырех фаз популяционного цикла рыжей полевки (Карелия, 1966–1987 гг.)

| Фаза | Годы | Фаза | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | I | II | III | IV |
| I | 1967, 1971, 1975, 1980, 1983, 1987 | | F = 7.95 $p \le 0.013$ | F = 16.46 $p \le 0.001$ | F = 12.75 $p \le 0.003$ |
| II | 1968, 1972, 1976, 1985 | 17.89 | | F = 9.3 $p \le 0.008$ | F = 22.95 $p \le 0.0005$ |
| III | 1969, 1973, 1977, 1978, 1981, 1984 | 30.86 | 17.44 | | F = 10.6 $p \le 0.006$ |
| IV | 1966, 1970, 1974, 1979, 1982, 1986 | 28.69 | 51.64 | 19.87 | |

Примечание. Критерий Лямбда Уилкса = 0.0313; F аппроксимации (12; 14) = 12.4; $p \le 0.00001$.

**Таблица 6.** Средние значения демографических характеристик фаз популяционного цикла рыжей полевки (Удмуртия, 1973–2001 гг.)*

| | Демографическая характеристика,% | Фаза цикла | | | Значимые контрасты, $p < 0.05$ |
|---|---|---|---|---|---|
| | | I | II–III | IV | |
| Апрель | Численность | 3.3 | 5.1 | 10.1 | IV от всех |
| | Доля размножающихся самок | 65.4 | 81.5 | 72.7 | – |
| | Доля 1–2-месячных животных | 0 | 10.1 | 7.4 | I–II, III, I–IV |
| | Доля 3–6-месячных животных | 0 | 10.7 | 4.6 | I–II, III, I–IV |
| Июнь | Численность / Прирост | 5.0/1.5 | 16.2/3.2 | 22.1/2.1 | I–II, III, I–IV |
| | Доля размножающихся самок | 75.4 | 54.8 | 30.8 | I–IV |
| | Доля неполовозрелых самцов | 9.1 | 42.3 | 68.7 | Все |
| | Доля 1–2-месячных животных | 63.2 | 73.1 | 69.1 | – |
| | Доля 3–6-месячных животных | 0 | 5.3 | 4 | I–II, III, I–IV |
| Август | Численность / Прирост | 11.9/2.4 | 31/1.9 | 32.5/1.4 | I–II, III, I–IV |
| | Доля размножающихся самок | 27.7 | 20.8 | 4.8 | I–IV, II, III–IV |
| | Доля неполовозрелых самцов | 79.9 | 77.5 | 95.3 | – |
| | Доля 1–2-месячных животных | 78 | 79.6 | 87.9 | – |
| | Доля 3–6-месячных животных | 19.4 | 12.4 | 6.2 | I–IV, II, III–IV |
| Октябрь | Численность / Прирост | 7.4/0.65 | 19.1/0.61 | 19.9/0.61 | I–II, III, I–IV |
| | Доля размножающихся самок | 16.2 | 9.9 | 6.3 | I–IV |
| | Доля 1–2-месячных животных | 87.2 | 60.1 | 23 | I–IV, II, III–IV |
| | Доля 3–6-месячных животных | 12.2 | 37.7 | 74.1 | I–IV, II, III–IV |
| | Выживание за зиму | 45.2 | 54.1 | 18.4 | I–II, III, I–IV |

Примечание. “ – “ – нет статистически значимых различий.
* Ранговый критерий Краскелла–Уоллеса, для табл. 6, 7.

степень близости между различными фазами цикла.

После выявления фаз популяционного цикла и определения к какой из них относится каждый конкретный год наблюдений (табл. 4, 5), были построены графики переходов сезонных динамик для населения удмуртского (рис. 2в) и карельского (рис. 2г) стационаров.

*Демографические характеристики популяций на разных фазах популяционного цикла*. Популяция европейской рыжей полевки удмуртского стационара в фазе I и объединенной фазе II–III, начи-

нает репродуктивный сезон с низкой весенней численности, а в фазе IV – с высокой (табл. 6). Доля размножающихся самок в апреле в фазу I несколько ниже, чем в другие фазы, но не достигает уровня статистически значимых различий.

В фазе I популяция состоит только из перезимовавших особей, тогда как в другие фазы в ней присутствуют зверьки и двух других возрастных классов (табл. 6). Такая ситуация, очевидно, связана с тем, что размножение в фазе I начинается позже, чем в другие фазы популяционного цикла.

В июне численности популяции на всех фазах популяционного цикла возросли, но наибольший прирост в 3.2 раза характерен для объединенной фазы II–III (табл. 6). Низкие приросты численности в фазах I и IV, по сравнению с объединенной фазой II–III в период с апреля по июнь, очевидно, определяются разными причинами. В фазе I позднее начало размножения, низкая весенняя численность, низкая доля размножающихся самок не позволяет популяции резко повысить свою численность. Ограничение роста популяции в фазе IV происходит вследствие включения механизмов плотностно-зависимой регуляции, характерное для рыжей полевки. В фазе IV доля размножающих самок в июне существенно ниже, а доля неполовозрелых самцов выше, чем в другие фазы (табл. 6).

Как видно из табл. 6, в июне в популяции во все фазы присутствуют главным образом прибылые 1–2-месячные зверьки и перезимовавшие животные. Отсутствие животных ранневесеннего рождения (возраста 3–6 мес.) в фазе I еще раз свидетельствует о более позднем начале размножения в этой фазе.

Август – время наступления сезонного пика численности (рис. 1а), ее уровень в фазе I по-прежнему значимо ниже, чем в другие фазы (табл. 6). Прирост численности в это время максимален в фазе I, наименьший в фазе IV (табл. 6). Уменьшение прироста населения в фазе IV вероятнее всего связано жестким плотностно-зависимым эффектом относительно высокой численности в этой фазе.

К августу, помимо закономерного сезонного снижения доли репродуктивно активных самцов и самок, вероятность созревания и доля участвующих в размножении зверьков уменьшаются еще и под действием высокой плотности, что особенно ярко проявляется в фазе IV, которая значимо отличается от двух других фаз цикла (табл. 6). В августе в фазе I участвуют в размножении 30% самок и 20% самцов. Население полевок в это время во все фазы составляют прибылые в основном 1–2-месячные зверьки (табл. 6).

К октябрю численность популяции во все фазы снижается примерно в 1.6 раза. При этом численности в фазе II–III и IV оказались практически равными и значимо выше (примерно в три раза), чем в фазе I (табл. 6).

Несмотря на то, что октябрь для широты удмуртского стационара – время затухания размножения (табл. 6), в фазе I в популяции присутствует в среднем около 16% размножающихся самок, а в фазе IV – около 6%.

В октябре в фазе I основную часть населения (около 87%) составляют молодые 1–2-месячные зверьки, а в фазе IV их доля минимальна (порядка 23%). Доля 3–6-месячных животных, рожденных в первую половину лета, в октябре максимальна (74%) в фазе IV и минимальна (12%) в фазе I (табл. 6). Столь существенные различия в возрастном составе популяции в разные фазы цикла проявились в результате того, что размножение в фазе IV резко снижается уже в июле-августе. Различия в возрастной структуре населения уходящего в зиму, определили и зимнюю выживаемость (табл. 6). Осенне-зимний период после фазы IV ("популяционный крах") переживает менее 20% рыжих полевок удмуртского стационара, в то время как после двух других фаз (I, II–III) – около половины.

Сезонная динамика популяции на карельском стационаре на разных фазах популяционного цикла принципиально не отличается от популяции удмуртского стационара. В июне минимальная численность характерна для фазы I, которая значимо отличаясь от других фаз (табл. 7). Обратная картина наблюдается для доли размножающихся самок – она минимальна в фазе IV и максимальна в фазе I. Подобная картина, вероятно, связана с тем что даже небольшие численности в карельской популяции (относительно удмуртской) вызывают плотностно-зависимое торможение размножении. В июне карельская популяция состоит из перезимовавших и прибылых зверьков (табл. 7), но примерно половина населения – это зверьки возраста 1–2 мес.

В июле численность населения возросла, но для разных фаз прирост ее различен – наибольший в фазе III (1.9 раза). Также как и в предыдущем месяце, наименьшая доля размножающихся самок и самцов в фазе IV и наибольшая в фазе I. По-прежнему в популяции преобладают 1–2-месячные зверьки (табл. 7).

Приросты численности популяции к августу близки к июльским и для разных фаз колеблются от 1.1 до 1.9 раза (табл. 7). Доля половозрелых самцов и самок снизилась по сравнению с июлем, но значительно превышает долю участвующих в размножении зверьков в удмуртской популяции (табл. 6, 7). В августе по-прежнему доля прибылых зверьков 1–2-месячного возраста значительно выше, чем животных 3–6 мес.

В октябре численность населения карельского стационара продолжает расти в отличие от удмуртского стационара, причем рост этот значи-

**Таблица 7.** Средние значения демографических характеристик фаз популяционного цикла рыжей полевки (Карелия, 1966–1987 гг.)

| | Демографическая характеристика, % | Фаза цикла | | | | Значимые контрасты $p < 0.05$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | I | II | III | IV | |
| Июнь | Численность | 0.9 | 1.4 | 1.3 | 3.7 | I–IV, III–IV |
| | Доля размножающихся самок | 84.5 | 58.6 | 43.7 | 37.1 | IV от всех |
| | Доля 1–2-месячных животных | 48 | 46.4 | 43.2 | 39.2 | – |
| | Доля 3–6-месячных животных | 0 | 0 | 0 | 0 | – |
| Июль | Численность / Прирост | 1.3/1.4 | 1.7/1.2 | 2.5/1.9 | 4.7/1.3 | IV от всех; I – III |
| | Доля размножающихся самок | 81.4 | 63.8 | 46.1 | 38.2 | I–IV, II–IV |
| | Доля неполовозрелых самцов | 8.6 | 13.5 | 26.8 | 36.7 | I–III, I–IV, II–IV |
| | Доля 1–2-месячных животных | 78.7 | 75.8 | 70.6 | 64.5 | – |
| | Доля 3–6-месячных животных | 0.2 | 0.4 | 1.1 | 2.1 | – |
| Август | Численность / Прирост | 1.8/1.4 | 2.1/1.2 | 4.8/1.9 | 5.4/1.1 | III от всех |
| | Доля размножающихся самок | 98.2 | 70.9 | 51.2 | 44.03 | I–III, I–IV, II–IV |
| | Доля неполовозрелых самцов | 18.9 | 31.2 | 67.1 | 91.7 | I–III, I–IV, II–IV |
| | Доля 1–2-месячных животных | 92.4 | 89.2 | 83.1 | 75.4 | I–IV |
| | Доля 3–6-месячных животных | 5 | 6.1 | 12. 7 | 24.7 | IV от всех |
| Сентябрь | Численность / Прирост | 5.3/2.9 | 5.8/2.7 | 10.3/2.1 | 15.3/2.9 | I–III, I–IV, II–IV |
| | Доля размножающихся самок | 31.7 | 22.8 | 18.1 | 14.7 | I–IV, II–IV |
| | Доля 1–2-месячных животных | 81.7 | 78.1 | 69.9 | 53.6 | I–IV, II–IV |
| | Доля 3–6-месячных. животных | 14.1 | 17.3 | 20.6 | 45.4 | IV от всех |
| | Выживание за зиму | 41.3 | 36.2 | 31.4 | 15.3 | IV от всех |

тельно выше, чем в другие месяцы и достигает максимальных значений в фазе I (в 2.9 раза). Доля половозрелых самок снизилась почти в три раза, а среди самцов встречаются лишь единичные половозрелые зверьки (табл. 7). Доля полевок возраста 3–6 мес. возросла и в фазе IV достигла 45%. В конце сезона размножения в удмуртской популяции она достигала 74.1%. Изменения возрастной структуры, вероятно, объясняют различия в выживаемости полевок в течение зимнего периода на карельском стационаре (табл. 7).

*Структура популяционных циклов*. В исследованных популяциях обнаружены повторяющиеся переходы из одной фазы в другие, но для каждой популяции характерна присущая только ей структура переходов (рис. 2в, г). Как было показано ранее, для удмуртского стационара выделено только три фазы, которые поочередно проходила популяция. Из фазы I она переходила через объединенную фазу II–III к фазе IV, а из нее в фазу I, формируя тем самым трехлетний популяционный цикл (рис. 2в). И только в четырех случаях из 29 лет наблюдений нарушался этот порядок чередования фаз цикла. В первом варианте (рис. 2е) популяция из фазы I, (1984–1985 гг. и 1990–1991 гг.) минуя объединенную группу лет (фаза II–III), сразу переходила в фазу IV, формируя тем самым двухлетний цикл. В другом варианте (рис. 2е) популяция два года находилась в состоянии, описанном характеристиками объединенной группы лет (фаза II–III), образуя четырехлетний цикл (1987–1990 гг. и 1998–2001 гг.). При разложении популяционной динамики на фазы цикла становится во многом понятным нарушение цикличности и размытость максимума спектральной плотности (рис. 2а) и основанное на этом заключения некоторых исследователей о том, что популяционный цикл имеет продолжительность 2–4 года (Бобрецов, 2009; Hansson, Henttonen, 1985; Krebs, 1996).

Для населения карельского стационара (периферия ареала) обнаружен более широкий спектр переходов сезонных динамик из одной фазы в другие (рис. 2г). Наиболее часто встречается схема переходов из фазы I в фазу II, затем в фазу III, после чего популяция переходит в фазу IV, а из нее фазу I. В данном случае наблюдается большее число переходов между I, II, III и IV фазами (рис. 2г), что по сравнению с удмуртской популяцией удлиняет цикл до пяти лет. В одном случае (рис. 2г) временной промежуток между пиками численности составлял пять лет (1975–1980 гг.), а в одном случае только три года (1980–1983 гг.). Поэтому на диаграмме спектральной плотности диапазон максимальных плотностей размыт и располагается в об-

ласти 2.5–5.5 года (рис. 2б). Кроме того, появление в динамике популяции циклов больших длительностей могут формировать псевдоциклы “медленных” колебаний, которые наблюдаются на спектрограмме на периодах более 7 лет (рис. 2б).

В удмуртской и карельской популяциях, несмотря на постоянно меняющиеся условия каждого конкретного года, во всех случаях происходит переход из фазы IV в фазу I (рис. 2в, г).

Годы, относящиеся к фазе IV, характеризуются относительно высокой численностью животных для каждой популяции, низкой скоростью полового созревания молодых зверьков, снижением жизнеспособности потомства и малой долей репродуктивно активных полевок (табл. 6). Начиная с июля, численность популяции достигает значений, превышение которых вызывает у зверьков состояние физиологического стресса, достаточно хорошо описанное в современной литературе (Bernshtein *et al.*, 1989; Жигальский, 2002; Getz, 2005; Роговин, Мошкин, 2007). В фазе IV значительную часть населения популяций в конце репродуктивного периода (до 80%) на обоих стационарах составляют зверьки, родившиеся в первую половину лета, достигшие к октябрю возраста 3–6 мес. (табл. 6, 7). Рост и развитие этих зверьков происходил при высокой численности, что, несомненно, оказало большое влияние на их физиологический статус и генетический полиморфизм. Кроме того, высокий уровень численности населения негативно влияет и на состояние самок во время беременности и лактации, модифицируя эффект отдельных физиологических функций зверьков последующего поколения (рост, метаболизм, половое созревание, иммунные процессы и др.). Зависимость фенотипического проявления биологических свойств потомства от условий их раннего развития обнаружена у многих видов, но у млекопитающих относительная роль материнских эффектов наиболее значима. Связано это с чрезвычайно высокой энергетической стоимостью репродукции для самок и достаточно продолжительной зависимостью потомства от “материнской среды” во время беременности и молочного вскармливания (Евсиков и др., 1998; Назарова, 2007; Роговин, Мошкин, 2007).

Во время фазы IV зверьки, родившиеся в первую половину лета, которые на стадиях эмбрионального развития и лактации были подвержены действию высоких численностей, составляют основу зимнего населения стационаров, все они, как правило, неполовозрелы. Для этих животных характерна высокая зимняя смертность. Их половое созревание на следующий год в фазу I происходит значительно позже, а плодовитость самок низка (Bernshtein *et al.*, 1989; Жигальский и др., 2002). Как следствие всего этого – низкие численности и репродуктивный потенциал популяции в течение всего следующего года, относящегося к фазе I. Малая общая численность, небольшое число репродуктивно активных животных, низкая скорость полового созревания молодых зверьков не позволяют популяции за один сезон размножения достичь фазы IV. Только для удмуртской популяции обнаружены два исключительных года (1984 и 1990) с такими переходами (рис. 2в).

Фаза I – устойчивое состояние популяции обоих стационаров, с которого начинается новый популяционный цикл. Физиологическое состояние зверьков в этой фазе не позволяет популяции значительно активизировать репродуктивную функцию, а значит, и увеличивать свою численностью. Снижение энергетических затрат полевок на репродукцию приводит к снижению смертности как прибылых, так и перезимовавших животных. Основная стратегическая задача популяции в этой фазе сохранить свою жизнеспособность, восстановить физиологический статус зверьков и генетический полиморфизм для последующей реализации биотического потенциала. В конечном итоге это приводит к низкой численности населения весной следующего после фазы I года.

Физиологический статус животных, находящихся в фазе II–III или фазе IV, позволяет им активно размножаться и в зависимости от качества и количества кормов, численности хищников, погодных условий и других факторов среды пойти по пути двух- трех- четырех- или пятилетнего цикла (рис. 2в, г).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Динамика численности и структуры населения наблюдаемых популяций более всего напоминает один из типичных сценариев перехода хаотического движения через некоторые промежуточные состояния к стационарному. При таком характере динамики всплески хаотического поведения чередуются с участками, на которых происходят почти периодические колебания.

В результате проведенного анализа сценарий развития циклов лесных полевок можно представить себе следующим образом. Популяционный цикл можно разделить на две качественно различные части. Первая – “популяционный крах” или “детерминированная” часть цикла – переход из фазы IV в фазу I (рис. 2в, г). Этот переход наблюдается во всех популяциях в разные годы, несмотря на все многообразие условий каждого конкретного из них и местонахождения популяции. Такая ситуация может иметь место только в том случае, если демографические процессы определяются главным образом внутрипопуляционными факторами и слабо зависят от внеш-

них условий. Вторую часть цикла можно назвать "стохастической", она начинается с устойчивой точки цикла фазы I. Длительность этой части цикла связана с возможностью популяции увеличивать свою численность, а скорость этого процесса определяется различным соотношением как внешних, так и внутрипопуляционных факторов (рис. 2в, г). Вероятнее всего, определяющими в этой части цикла являются внешние условия (погодные и кормовые факторы, численность хищников, месторасположение популяции в ареале вида и др.). Эти условия позволяют популяции реализовать свой биотический потенциал, формируя тем самым дальнейшую структуру цикла и его длительность, характерную для каждой популяции.

Таким образом, внутрипопуляционные факторы формируют "детерминируемую" часть цикла, определяя переход из фазы IV в фазу I. Переход этот для обеих популяций осуществляется за один осенне-зимне-весенний период и не влияет на длительность цикла. Длительность "стохастической" части цикла определяется с одной стороны состоянием популяции и ее возможностью увеличить свою численность, а с другой – погодными и кормовыми факторами, прессом хищников и др., в число которых входит и месторасположение популяции в ареале вида. В центре ареала длительность "стохастической" части цикла (промежуток времени от фазы I до фазы IV) составляет 1–3 года. На периферии ареала этот промежуток времени составляет 2–4 года.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 10-04-01657.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. 351 с.

*Евсиков В.И., Герлинская Л.А., Мошкин М.П. и др.* Генетико-физиологические взаимоотношения мать–плод и их влияние на адаптивные признаки потомков // Онтогенез. 1998. Т. 29. № 6. С. 405–417.

*Жигальский О.А.* Зональные и биотопические особенности влияния эндо- и экзогенных факторов на население рыжей полевки (*Clethrionomus glareolus Schreber*, 1780) // Экология. 1994. № 3. С. 50–60.

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

*Жигальский О.А., Хворенков А.В., Бернштейн А.Д.* Циклы численности и демографическая структура в популяциях мелких млекопитающих // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата. Казань: Новое знание, 2002. С. 30–38.

*Ивантер Э.В.* Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 234 с.

*Ивантер Э.В.* К популяционной организации политипического вида (на примере рыжей полевки – *Clethrionomys glareolus* Shreb.) // Уч. зап. Петрозав. ун-та. Сер. Естеств. и технич. науки. 2008. № 90. С. 39–60.

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

*Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Жигальский О.А.* Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: ЛКИ, 2008. 416 с.

*Кузнецов Г.В., Михайлин А.П.* Особенности питания и динамики численности рыжей полевки в условиях широколиственного леса // Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука, 1985. С. 125–156.

*Назарова Г.Г.* Материнское влияние на приспособленность потомков и численность популяции: Автореф. дис. докт. биол. наук. Новосибирск: ИСиЭЖ СО РАН, 2007. 46 с.

*Окулова Н.М.* Биологические взаимосвязи в лесных экосистемах: (на примере природных очагов клещевого энцифалита). М.: Наука, 1986. 248 с.

*Роговин К.А., Мошкин М.П.* Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс (штрихи к давно написанной картине) // Журн. общ. биологии. 2007. Т. 68. № 4. С. 244–267.

*Тупикова Н.В., Коновалова Э.А.* Размножение и смертность рыжих полевок в южнотаежных лесах Вятско-Камского междуречья // Фауна и экология грызунов. М: Изд-во МГУ, 1971. Вып. 10. С. 145–171.

*Bernshtein A.D., Zhigalsky O.A., Panina T.V.* Multi - annual Fluctuations in the Size of Population of Bank Vole in European Part of the Soviet Union // Acta Theriol. 1989. V. 34. № 30. P. 409–438.

*Bjørnstad O.N., Falck W., Stenseth N.C.* A geographic gradient in small rodent density fluctuations: a statistical modelling approach // Proc. Royal Soc. L. 1995. V. 262. P. 127–133.

*Getz L.L.* Vole population fluctuations: why and when // Acta Theriol. Sinica. 2005. V. 25. P. 209–218.

*Getz L.L., Oli M.K., Hofmann J.E., Mc Guire B.* Vole population dynamics: factors affecting peak densities and amplitudes of annual population fluctuations of *Microtus pennsylvanicus* // Acta Theriol. 2007. V. 52. P. 159–170.

*Hansson L., Henttonen H.* Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude snow cover // Oecologia. 1985. V. 67. P. 394–402.

*Krebs C.J.* Population cycles revisited // J. Mammal. 1996. V. 77. P. 8–24.

*Stenseth N.C., Bjornstad O.N., Saitoh T. A* gradient from stable to cyclic populations of *Clethrionomys rufocanus* in Hokkaido, Japan // Proc. Royal Soc. L. 1996. V. 263. P. 1117–1126.

*Zhigalsky O.A.* Factorial analysis of population dynamics in rodents // Polish Ecol. Stud. Quarterly. 1993. V. 18. № 1–2. P. 3–158.

# Structure of the Bank Vole (*Myodes glareolus*) Population Cycles in the Center and Periphery of Its Distribution Area

**O. A. Zhigalskii**

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division, Russian Academy of Sciences, ul. 8 Marta 202, Yekaterinburg, 620144 Russia*

*e-mail: zig@ipae.uran.ru*

Received June 17, 2010

The results of long-term studies of two bank vole (*Myodes glareolus*) populations in stationary sites in the central part and periphery of its distribution area are described. Four phases of a multiannual population cycle and two of its structural parts have been detected for both populations. The first part of the cycle is "determined", with the "peak" phase passing into a "depression" (population collapse). This transition is mainly "determined" by intrapopulation processes and is weakly dependent on the external conditions of each individual year. The second part is "stochastic", starting from a stable point in the cycle in the "depression" phase. The duration of the second part is determined by the state of the population and its ability to increase its size, as well as by the weather and food factors, predation pressure, and location of the population within the distribution area. The transition from the "peak" phase to the "depression" phase (the "determined" part) for both populations takes place during one fall–winter–spring season and has no effect on the cycle duration. The duration of the stochastic part in the center of the distribution area (the period from "depression" phase to "peak" phase) is 1–3 years and in the periphery, 2–4 years.