ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2012, том 91, № 5, с. 619–628

УДК 574:574.3:599.323.4

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И СТРУКТУРЫ НАСЕЛЕНИЯ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*MYODES* (*CLETHRIONOMYS*) *GLAREOLUS*) ПРИ ЗИМНЕМ И ВЕСЕННЕМ НАЧАЛЕ РАЗМНОЖЕНИЯ

© 2012 г. О. А. Жигальский

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург 620144, Россия

e-mail: zig@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 10.11.2010 г.

На основании 29-летних комплексных наблюдений за численностью и демографической структурой населения рыжей полевки, метеорологическими условиями и обилием зимних кормов выявлены основные факторы, определяющие зимнее или весеннее размножение. Показано, что подснежное размножение в условиях Удмуртии – явление достаточно регулярное и наблюдается примерно раз в три года. Для зимнего размножения необходима дополнительная энергия - примерно половина энергии, затрачиваемой популяцией за весь репродуктивный сезон. Оценено влияние сроков начала размножения на сезонную динамику и процессы формирования популяционных циклов. Фазе "пик" в большинстве случаев предшествует подснежное размножение. Размножение в годы, относящиеся к фазе "депрессии", как правило, начинается в апреле-мае (весеннее размножение). Между фазами популяционного цикла и сроками начала репродуктивного периода нет связи. Зимнему размножению предшествуют высокий урожай семян липы в предыдущем году, высокая репродуктивная активность зверьков в конце предыдущего сезона размножения и многоснежная зима.

Ключевые слова: популяционный цикл, фазы цикла, структура населения, рыжая полевка, *Myodes* (*Clethrionomys*) *glareolus*, мелкие млекопитающие, зимнее размножение, плотностно-зависмая регуляция, факторы популяционной динамики.

Для умеренных широт характерна выраженная сезонность с чередованием летних и продолжительных зимних периодов, в течение которых практически полностью прекращается вегетация растений. Вероятно, поэтому у многих видов растений и животных, обитающих в этих регионах, большинство популяционных процессов имеет сезонную ритмику. Сезонность биологических процессов возникла как приспособление к циклическим изменениям климатических условий. Закономерная повторяемость сезонных состояний животных формируется в результате взаимодействия физиологических циклов зверьков и изменяющихся условий среды обитания. Это взаимодействие синхронизирует эндогенную программу жизнедеятельности зверьков с периодами наиболее благоприятного сочетания факторов среды.

В регионах с умеренным климатом размножение в течение всего года, как правило, невозможно, так как в осенне-зимний период недостаточно энергетических ресурсов для полового созревания животных и выживания их потомства. Прекращение репродукции в зимние месяцы направлено на сбережение энергии, которая может быть потрачена на поддержание других физиологических функций организма. Размножение млекопитающих требует значительных энергетических затрат, возрастающих от 24 до 92% во время беременности и лактации (Кузнецов, Михайлин, 1985). Негативное воздействие низких температур на выживаемость самок, процесс овуляции и выживание детенышей увеличивается, если потребление пищи не компенсирует энергию, расходуемую на эти процессы. Низкая температура и ограниченные пищевые ресурсы существенно снижают вероятность успешного размножения. Снижение воспроизводства при ограниченных пищевых ресурсах и низких температурах стратегически выгодно для выживания популяции в целом. Выбор стратегии размножения зависит от условий обитания популяции и, в частности, от энергетической оправданности воспроизводства. Биологически целесообразна приуроченность роста популяции главным образом к весенне-летнему периоду. Популяционный рост в это время связан с изменениями жизненного цикла животных, наибольшими запасами кормов и благоприятными погодными условиями для выживания молодых зверьков.

При сравнительном анализе различных популяций выявляются некоторые общие тенденции в выборе стратегий размножения. Во-первых, вероятность сезонного размножения возрастает в северном направлении к высоким широтам. При

этом широко распространенные виды, которые в высоких широтах размножаются сезонно, ближе к экватору часто выбирают стратегии оппортунистического (при любой благоприятной возможности) или круглогодичного воспроизводства. Во-вторых, коротко живущие млекопитающие (большинство грызунов) предпочитают сезонному воспроизводству стратегию постоянного размножения (Башенина и др., 1981; Torbjørn, 2007).

Перед животными с сезонным типом размножения (Torbjørn, 2007) всегда возникают проблемы: когда начать репродуктивный сезон? сколько он должен продолжаться? каким образом предвидеть дальнейшее улучшение или ухудшение условий среды?

Раннее воспроизводство в периоды, когда запасы кормовых ресурсов еще незначительны, а экологические условия не столь благоприятны, может привести к гибели большого числа эмбрионов, значительно уменьшить плодовитость самок, закончиться полной репродуктивной неудачей или смертью самки (Башенина и др., 1981; Torbjørn, 2007). Кроме того, раннее размножение может оказать влияние на рост, развитие и выживаемость потомства. Зависимость фенотипического проявления биологических свойств потомства от условий их раннего развития обнаружена у многих видов млекопитающих, но наиболее значима – роль материнского эффекта. Связано это с чрезвычайно высокой энергетической стоимостью репродукции и достаточно продолжительной зависимостью потомства от "материнской среды" во время беременности и молочного вскармливания (Евсиков и др., 1998; Назарова, 2007).

Позднее начало размножения может привести к появлению малого числа (поколений) пометов. Не все прибылые зверьки созреют и принесут потомство в год своего рождения, уменьшив тем самым общую численность популяции и количество зверьков уходящих в зиму (Krebs, Myers 1974; Stenseth, 1999; Жигальский, 2002).

Европейская рыжая полевка (*Myodes* (*Clethrionomys*) *glareolus* Shreber 1780) – массовый широко распространенный вид лесных полевок. Она обитает на обширной территории, занимая практически всю Европу и часть Азии (от Великобритании до Западных Саян, от Скандинавского п-ова на севере до Пиренейского п-ова на юге) (Башенина и др., 1981а). Условия обитания на территории распространения рыжей полевки очень разнообразны, и спектр ее размножения варьирует – от сезонного до круглогодичного (Башенина и др., 1981). Если динамика популяций рыжей полевки с круглогодичным или строго сезонным размножением достаточно хорошо исследована, то демографические процессы в популяциях, цикл воспроизводства которых может начаться в любой сезон при возникновении благоприятных возможностей, еще недостаточно полно изучены.

Цель проведенного исследования – анализ особенностей динамики численности и структуры населения рыжей полевки при разных сроках начала сезонного размножения и их вклад в формирование популяционного цикла и оценка роли эндо- и экзогенных факторов, определяющих сроки начала сезонной репродукции.

Работа основана на материалах многолетних стационарных наблюдений за состоянием популяции рыжей полевки и комплексом внешних условий в оптимуме ареала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу исследований положены материалы многолетнего изучения популяционной динамики на стационарном участке, собранные сотрудниками Центрального государственного санитарно-эпидемиологического надзора Удмуртской республики и Института полиомиелита и вирусных энцефалитов и любезно переданные в наше распоряжение. Учеты проводились на стационарном участке вблизи г. Ижевска (56°52′ с.ш., 53°10′ в.д.) в период с 1973 по 2001 гг. Стационар расположен на границе хвойно-широколиственных и широколиственных лесов (оптимальная область в центре ареала рыжей полевки). В древостое смешанного леса преобладает липа и ель с примесью пихты и березы. В подлеске доминируют широколиственные породы: клен платановидный, липа, вяз, лещина и бересклет. Травяной покров хорошо развит. Материал собирали стандартным методом ловушко-линий (Карасева и др., 2008). Отловы проводили регулярно четыре раза в год (апрель, июнь, август и октябрь). За весь период работы отловлено 26893 мелких млекопитающих. В отловах преобладала европейская рыжая полевка (*Myodes* (*Clethrionomys*) *glareolus* Shreber 1780) – 70.4 % от общего числа отловленных животных (18936). За весь период отработано более 103000 ловушко-суток.

Морфологический анализ добытых зверьков проводили по общепринятой схеме. Возраст рыжих полевок определяли по стадии формирования шейки второго верхнего коренного зуба и по доле, которую составляет корень от высоты всего зуба (Карасева и др., 2008). В работе анализируются зверьки трех возрастных групп: 7–16, 3–6 и 1–2 мес. Состояние популяции оценивали по численности и ее структуре, учитывая долю возрастных классов и долю репродуктивно активных самок и самцов в каждой возрастной группе. Среди экзогенных факторов учитывали среднемесячные температуры воздуха, количество осадков, высоту снежного покрова и состав зимних кормов (семена липы и ели).

Таблица 1. Характеристики популяции в апреле

Показатель	df	F	p	Объясняемая доля дисперсии, %
Относительная численность беременных второй раз самок, возраст 7–16 мес	29	6.68	0.00002	65.19
Доля зверьков 3–6 мес	29	5.16	0.00005	58.7
Доля зверьков 1–2 мес	29	2.62	0.0009	35.6

Примечание. df – степень свободы, F – критерий Фишера, p – уровень значимости.

Для обработки данных использовали методы одномерной и многомерной статистики: спектральный и дисперсионный анализы. Различия считались достоверными на уровне значимости $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сезонная динамика численности и структуры населения на Удмуртском стационаре имеет особенности характерные для мелких млекопитающих умеренной зоны (Тупикова, Коновалова, 1971; Башенина и др., 1981а; Ивантер, Жигальский, 2000).

Сроки начала сезонного размножения

Длительность сезона размножения рыжей полевки на удмуртском стационаре колеблется в значительных пределах. В большинстве случаев репродуктивно активные самки встречаются в течение 4–6 мес, но сроки начала и окончания размножения сильно варьируют. Самки с имплантированными эмбрионами обычно появляются во второй декаде апреля, причем сроки их появления растянуты примерно на две недели. В некоторые годы наблюдается зимнее размножение, иногда ранневесеннее, а в 1985 г. размножение не прекращалось весь осенне-зимний период. Массовое размножение рыжей полевки в Удмуртии прекращается, как правило, в конце августа. В отдельные годы оно заканчивается в июле. Иногда и в октябре в популяции еще присутствуют репродуктивно активные самки. При наиболее благоприятных условиях репродуктивный период может продолжаться без перерыва 15 мес: с конца апреля текущего года до августа-сентября следующего.

За 29 лет непрерывных наблюдений на стационаре зарегистрировано 11 лет с зимним размножением (декабрь – январь), 4 года с ранневесенним размножением (февраль – март) и 14 лет с весенним размножением (вторая декада апреля – май). Критерием зимнего размножения является наличие отловленных в апреле самок со второй беременностью и зверьков в возрасте 3–6 мес. Для ранневесеннего начала размножения характерно наличие в апреле в популяции только перезимовавших животных (табл. 1). Проверка достоверности разделения временного ряда на 3 группы по срокам начала репродуктивного сезона рыжей полевки проведена посредством многомерного пошагового дискриминантного анализа. Анализ проведен по 12 популяционным характеристикам, включающим показатели численности и доли различных демографических групп в апреле (общая численность, численность репродуктивно активных самок, численность половозрелых самцов, общая доля репродуктивно активных самок, доля беременных первый раз самок в возрасте 7–16 мес, доля беременных второй раз самок 7–16 мес, доля беременных самок 3–6 мес, доля беременных самок 1–2 мес, доли групп зверьков в возрасте 7–16, 3–6 и 1–2 мес, выживаемость зверьков в зимний период).

Дискриминантный анализ позволил выявить популяционные характеристики и разделить все годы наблюдений на три группы по срокам начала репродуктивного периода: численность беременных второй раз самок возраста 7–16 мес; доля прибылых зверьков 3–6 мес и доля сеголеток 1–2 мес в апрельских учетах (табл. 1). Высокие значения объясняемой дисперсии для первых двух показателей свидетельствуют о том, что зимнее размножение связано, главным образом, с изменениями именно этих характеристик. Низкое значение объясняемой дисперсии доли зверьков 1–2 мес, скорее всего, связано с тем, что эти животные в разной степени присутствуют во всех выделенных группах.

Для разделения годовых наблюдений по срокам начала сезонного размножения на три группы лет достаточно двух дискриминирующих функций. Первая дискриминантная функция ответственна за 97% объясняемой дисперсии, т.е. 97% всей дискриминирующей мощности объясняется этой функцией ($\chi^2 = 91.27$, df = 16, $p = 0.0000003$). Вторая – объясняет 25% дисперсии ($\chi^2 = 27.1$, df = 7, $p = 0.00032$). Все годы наблюдений по срокам начала сезонного размножения в пространстве двух дискриминантных функций распределись: зимнее ($n = 11$) – 1973, 1977, 1980, 1982, 1985, 1988, 1991, 1994, 1997, 1999, 2001 годы; ранневесеннее ($n = 4$) – 1979, 1984, 1993, 1996 го-

Таблица 2. Характеристики популяции рыжей полевки (апрель) в годы с разными сроками начала размножения (ранговый дисперсионный анализ Краскел-Уоллеса)

Демографическая характеристика	Начало размножения		Значимые различия ($p < 0.05$)
	зимнее	весеннее	
Относительная численность, %	15.5 ± 3.6	8.6 ± 1.9	+
Относительная численность всех репродуктивно активных самок, %	6.6 ± 1.5	2.8 ± 0.8	+
Относительная численность половозрелых самцов, %	7.2 ± 1.9	5.2 ± 1.1	–
Общая доля всех репродуктивно активных самок	0.87 ± 0.04	0.71 ± 0.09	–
Доля беременных один раз самок 7–16 мес	0.47 ± 0.09	0.62 ± 0.01	–
Доля беременных два раза самок 7–16 мес	0.32 ± 0.08	0.0 ± 0.0	+
Доля беременных самок 3–6 мес	0.44 ± 0.01	0.0 ± 0.0	+
Доля беременных самок 1–2 мес	0.27 ± 0.09	0.0 ± 0.0	+
Доля особей 7–16 мес	0.70 ± 0.08	1.0 ± 0.0	+
Доля особей 3–6 мес	0.11 ± 0.09	0.0 ± 0.0	+
Доля особей 1–2 мес	0.19 ± 0.07	0.0 ± 0.0	+
Выживаемость за зимний период, %	62.0 ± 7.5	26.9 ± 2.5	+

ды; весеннее (n = 14) – 1974, 1975, 1976, 1978, 1981, 1983, 1986, 1987, 1989, 1990, 1992, 1995, 1988, 2000 годы.

В табл. 2 приведены средние значения характеристик популяции рыжей полевки в апреле только для зимнего и весеннего сроков начала размножения. Здесь и далее ранневесеннее размножение не рассматривается из-за малого числа лет наблюдений, входящих в эту группу. Достоверность различий средних значений оценивали с помощью рангового дисперсионного анализа Краскел-Уоллеса. Достоверные различия получены для всех популяционных характеристик в апреле, кроме численности половозрелых самцов и общей доли репродуктивно активных и беременных один раз самок 7–16 мес. Численность половозрелых самцов не различалась. Общая доля репродуктивно активных беременных первый раз и перезимовавших самок не различалась. Выживаемость зверьков в осенне-зимний период, родившихся в годы с зимним началом размножения была в 2.3 раза выше, чем у зверьков родившихся в годы с весенним началом размножения (табл. 2).

При рассмотрении многолетней динамики сроков начала сезонного размножения рыжей полевки возникает вопрос, носят ли наблюдаемые колебания случайный или закономерный характер (рис. 1*а*). Для ответа на этот вопрос многолетние ряды показателей, характеризующие репродуктивный процесс в апреле были подвергнуты спектральному анализу. Проведенный анализ показал, что численность беременных второй раза самок и доля сеголеток 3–6 мес в апреле имеют один пик спектральной плотности, близкий к периоду, равному 3 годам (рис. 1*б*). При этом период времени между очередными зимними размножениями колеблется от 2 до 4 лет. Это позволяет полагать, что в условиях Удмуртии зимнее размножение – явление регулярное и происходит примерно раз в три года. Доля 1–2-месячных зверьков в апреле при ранневесеннем размножении – явление редкое и имело место всего 4 раза за все годы наблюдений.

Демографическая структура популяции при разных сроках начала размножения

Численность животных в апреле при зимнем начале размножения (январь – февраль) была в 1.8 раза выше, чем в годы с весенним (апрель–май) началом размножения (табл. 2). Низкая численность зверьков в этом месяце в годы с весенним началом размножения сохраняется на протяжении всего репродуктивного периода.

При зимнем начале размножения численность зверьков до конца репродуктивного периода остается высокой (рис. 2*а*). При этом следует отметить, что в октябре предыдущего года численность полевок в годы с разными сроками начала размножения была практически равной. Различная выживаемость животных в зимний период (62.0 и 26.9%, соответственно, для зимнего и весеннего начала сезонного размножения) приводит к тому, что их численности в апреле следующего года различались почти в два раза (рис. 2*а*). Выживаемость зверьков в осенне-зимний период, главным образом, связана с различиями в возрастной структуре населения осенью предыдущего года. Зимнему размножению предшествует высокая доля зверьков в возрасте 1–2 мес (рис. 2*в*),

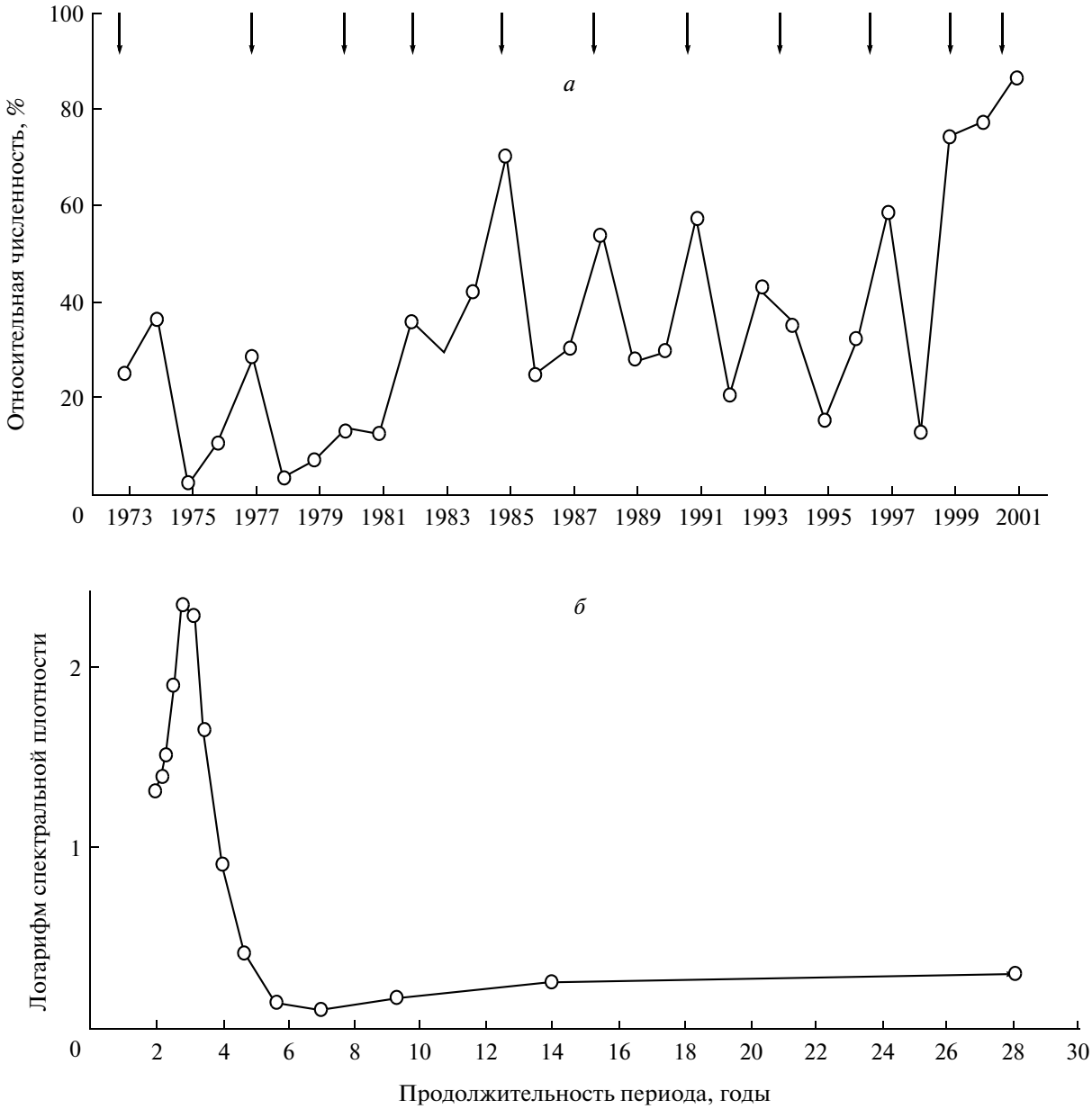

Рис. 1. Многолетняя динамика численности рыжей полевки в елово-липовых лесах Удмуртии, 1973–2001 гг (значения в период сезонного пика) (*а*). Стрелками помечены годы зимнего размножения. Спектральная плотность численности беременных второй раз самок возраста 7–16 мес в апреле (*б*).

которые, как правило, неполовозрелы и поэтому их смертность в зимний период значительно ниже, чем у полевок раннелетних пометов (возраста 3–6 мес) в большинстве своем половозрелых (Тупикова, Коновалова, 1971; Башенина и др., 1981).

При зимнем размножении доля беременных самок в апреле достигает 71.1%, а при весеннем – 61.5%; в июне и августе доля беременных самок при весеннем начале размножения выше, чем при зимнем. Даже в октябре при весеннем начале размножения встречаются беременные самки (рис. 2*б*). Различия в доле беременных самок при зимнем и весеннем начале размножения статистически достоверны (Friedman ANOVA Chi Sqr. ($N = 44$, $df = 1$) $= 12.37$ $p < 0.00045$). В случае зимнего начала размножения основу населения, уходящего в зиму, составляют зверьки раннелетних пометов, а при весеннем размножении - родившиеся во вторую половину лета.

В октябре предыдущего года перед зимним размножением наибольшую долю в популяции составляют зверьки в возрасте 1–2 мес, при весеннем – зверьки 3–6 мес (рис. 2*в*). В апреле при разных сроках начала сезонного размножения

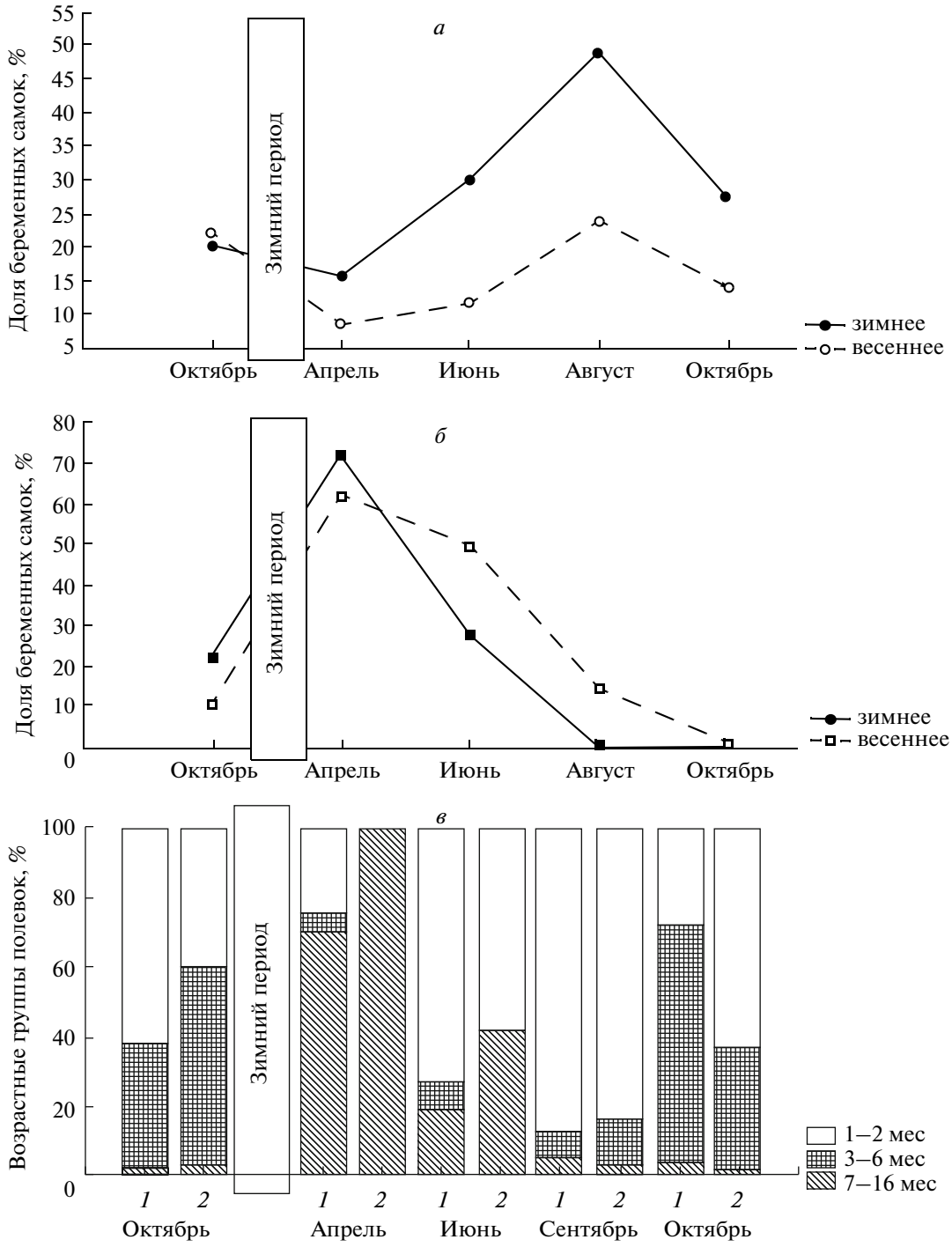

Рис. 2. Сезонная динамика демографических характеристик рыжей полевки при разных сроках начала размножения: *а* – численность, *б* – доля беременных самок, *в* – возрастная структура полевок, *1* и *2* зимнее и весеннее начало размножения.

популяция в основном состоит из перезимовавших зверьков. В июне и августе основу популяции составляют одно и двухмесячные животные. При зимнем начале размножения уже в начале июля общая численность полевок достигает высоких значений, в результате чего практически полностью прекращается размножение перезимовавших и прибылых зверьков. Прекращение размножения полевок в июле-августе приводит к увеличению численности зверьков 3–6 мес в октябре. При малой численности размножение животных всех возрастных групп не зависит от их плотности

Таблица 3. Характеристики популяции при действии эндо- и экзогенных факторов (непараметрический анализ Краскел-Уоллиса ANOVA)

Факторы популяционной динамики	Месяц	Начало размножения		Значимые различия ($p < 0.05$)
		зимнее	весеннее	
Эндогенные факторы				
Относительная численность, %	Октябрь	20.1	22.1	–
Доля сеголеток позднелетнего рождения, возраст 1–2 мес	Октябрь	62.1	39.3	+
Относительная численность репродуктивно активных самок, %	Август	2.2	0.3	+
Доля репродуктивно активных самок от общего числа самок	Август	27.4	2.1	+
Доля половозрелых самок сеголеток от общей численности половозрелых самок	Август	97.4	34.2	+
Выживаемость за зимний период, %	Октябрь–Апрель	62.0	26.9	+
Экзогенные факторы				
Среднемесячная температура, °С	Март	–5.7	–3.5	–
Высота снежного покрова, см	Март	43.9	27.6	+
Урожай липы предыдущего года, балл	Октябрь	4.2	1.3	+
Урожай ели предыдущего года, балл	Октябрь	2.0	1.4	

Примечание. Март и апрель – рассматриваемого года, август и октябрь – предшествующего года.

в течение всего сезона размножения. Поэтому основу популяции осенью составляют неполовозрелые зверьки 1–2 мес.

Факторы, определяющие сроки начала репродуктивного периода

Начало периода сезонного размножения определяется действием климатических и кормовых факторов, а также структурой популяции в конце предыдущего репродуктивного сезона (табл. 3). Зимнему и весеннему началу сезона размножения предшествует популяция с различными характеристиками (кроме общей численности), что свидетельствует об их влиянии на популяционные процессы следующего года (табл. 3).

Зимнее и весеннее начало размножения не зависит от среднемесячных температур воздуха в ноябре и марте, так как они статистически не различаются. Существенное влияние на этот процесс оказывает толщина снежного покрова в марте и урожайности семян липы. Встречаются годы, когда относительно высокие урожаи семян липы не приводят к зимнему размножению. Количество зимних кормов в совокупности с климатическими факторами в зимний период в основном определяют общую численность и зимнюю выживаемость животных (табл. 4).

Эндогенный фактор (демографическая структура населения осенью предыдущего года) оказывает воздействие на все популяционные характеристики в апреле текущего года, но набольшее влияние они оказывают на долю сеголеток и долю беременных второй раз самок (табл. 4). Высокий урожай семян липы способствует началу зимнего размножения в том случае, когда в популяции осенью предыдущего года основную ее часть населения составляют прибылые одно- и двухмесячные животные (табл. 4). Кроме того, на зимнее размножение благоприятное влияние оказывает раннее становление снежного покрова осенью прошлого года и многоснежное без оттепелей начало весны (табл. 3, 4). Начало весеннего размножения связано с низкой урожайностью семян липы и низкой репродуктивной активностью зверьков в конце предыдущего сезона размножения (рис. 2*в*).

Взаимосвязь фаз популяционного цикла и сроков начала репродуктивного сезона

Для удмуртской популяции рыжей полевки ранее было выделено три фазы сезонной динамики – “пик”, “депрессия” и “рост”, чередование которых имеет популяционный цикл, близкий к трехлетнему (Жигальский и др., 2002). Годы, относящиеся к фазе “пик”, характеризуются высокой численностью животных, низкой скоростью полового созревания, снижением жизнеспособности потомства, малой долей репродуктивно активных зверьков и низкой выживаемостью животных в осенне–зимний период. Для фазы

Таблица 4. Оценка вклада различных факторов в процессы, определяющие характеристики популяции в апреле

Популяционная характеристика	Факторы			Доля объясняемой дисперсии R^2, %
	эндогенный	экзогенные		
	демографическая структура популяции осенью предыдущего года	кормовые	погодные	
Относительная численность, %	30.3	23.2	46.5	61.5
Доля беременных второй раз самок, 7–16 мес	57.1	42.9	0.0	71.0
Доля репродуктивно активных самок, 7–16 мес	39.7	38.7	21.6	59.8
Доля сеголеток	70.3	29.7	0.0	80.8
Зимняя выживаемость, %	44.2	20.7	35.1	65.5

$p < 0.05$.

“депрессия” характерна низкая численность, малое число репродуктивно активных животных, низкая скорость полового созревания молодых зверьков, что не позволяют популяции за один сезон размножения достигать высоких численностей (Жигальский и др., 2002). В фазе “рост” практически на протяжении всего сезона размножения численность населения выше, чем в фазе “пик”, но она не достигает таких значений, когда происходит торможение процессов размножения. Осенью популяция почти в равной степени состоит из зверьков разных генераций.

Зимнее начало размножению имеет трехлетнюю периодичность, так же как и популяционный цикл, поэтому можно было бы ожидать тесную связь между этими процессами (рис. 1*а*, 1*б*). Зимнее начало размножения в 7 случаях из 11 предшествовало фазе “пик” (1977, 1980, 1985, 1991, 1994, 1997, 2001 гг.), 3 раза фазе “рост” (1982, 1988, 1999 гг.) и 1 раз фазе “депрессия” в 1973 г. Зимнее начало размножения позволяет популяции достигать высокой численности уже в середине репродуктивного сезона даже в годы, относящиеся к фазе “депрессия” (Жигальский и др., 2002). Размножение, начинающееся в апреле-мае (весеннее), в большинстве случаев предшествует фазе “депрессия” в 8 случаях из 14 (1975, 1978, 1981, 1986, 1990, 1992, 1995, 1998 гг.), 3 года относятся к фазе “пик” (1974, 1983 и 1989 гг.) и 3 года - к фазе “рост” (1976, 1987 и 2000 гг.). Из этого следует, что между фазами популяционного цикла и сроками начала репродуктивного периода не существует детерминированной связи.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для популяций многих видов мелких млекопитающих характерны значительные колебания численности. Некоторые изменения носят кратковременный характер (например, сезонные, протекающие в течение весенне-летнего периода репродукции), тогда как другие могут продолжаться от 2 до 6 лет (Krebs, Myers, 1974; Krebs, 1996; Bjoernstad et al., 1998; Жигальский и др., 2002). Приуроченность репродуктивных циклов животных к весенне-летнему сезону определяет дискретность популяционной динамики, а поэтому может рассматриваться как один из основных факторов, вызывающих запаздывание реакции популяции на изменения внешних условий (Verner, Getz, 1985; Zhigalsky, 1993; Lin, Batzli, 2001; Жигальский, 2002; Getz, 2005). Наличие запаздывания, высокая смертность и высокий репродуктивный потенциал вида, плотностно-зависимая регуляция и другие факторы могут стать причинами возникновения как популяционных автоколебаний, так и хаотического режима изменения демографических параметров.

Зимнее размножение рыжей полевки в Удмуртии происходит примерно раз в 2–3 года. Наличие многолетнего ряда наблюдений позволило статистически значимо разделить все годы наблюдений по срокам начала размножения на две группы лет: зимнее и весеннее. Каждой группе соответствует характерная только для нее сезонная динамика изменения демографических характеристик населения (рис. 2*а*–2*в*). Различным срокам начала размножения соответствуют различные численности весной, которые определяют последующую сезонную динамику.

Зимнее начало сезона размножения и последующая высокая весенняя численность почти на месяц сокращают длительность периода размножения (рис. 2*б*). Последние прибылые зверьки в этом случае выходят из гнезд во второй декаде августа, при весеннем начале размножения – во второй декаде сентября.

Изменение интенсивности размножения и его длительности приводит к перестройке структуры популяции. При высокой численности животных

в начале июля резко падает процент прибылых половозрелых в популяции с полным исчезновением этой группы ко второй декаде августа; параллельно возрастает число неполовозрелых животных. Вследствие высокой плотности сокращается срок полового созревания животных настолько, что основная часть сеголеток остается неполовозрелой (Жигальский, 2002; Роговин, Мошкин, 2007). При низкой численности населения группа зверьков 1–2 мес на протяжении всего периода размножения остается наиболее многочисленной, а последние прибылые исчезают из популяции только в конце сентября – начале октября (рис. 2*в*).

Энергетические потребности животных зависят от возраста, половой зрелости и их физиологического состояния (Добринский и др., 1983; Careau et al., 2008). В период с апреля по июнь изменения численности и потребление кормов синхронны и подчиняются зависимости – чем выше численность, тем больше потребление кормов. Но между июнем и августом (период интенсивного размножения) потребление растительности растет за счет увеличения числа участвующих в размножении и лактирующих самок, а также числа молодых растущих зверьков. Такие изменения половозрастной структуры популяции приводят к значительному увеличению потребления кормов в среднем на 43% (Жигальский, Жокушева, 2009). В октябре, когда интенсивность размножения низка, потребление растительности полевками вновь становится пропорциональным численности.

Динамика потребления кормов в течение репродуктивного цикла в случае зимнего и весеннего начала сезонного размножения существенно различаются. Суммарная численность полевок за сезон размножения (многолетнее среднее) в период с апреля по октябрь при зимнем размножении составляет 405.2 особей на га, а при весеннем – 102.6 особей на га (Жигальский, Жокушева, 2009). Для разных сроков начала репродуктивного периода можно ожидать увеличение потребления полевками кормов. За промежуток времени с апреля по октябрь при зимнем начале репродуктивного периода популяция рыжей полевки потребляет порядка 400 г (сухой вес) кормов, а при весеннем в 2.4 раза ниже – 165 г (сухой вес) (Жигальский, Жокушева, 2009). Столь значительные различия в потреблении энергии связаны не только с различиями в численности, но и с увеличением числа участвующих в размножении полевок и изменением половозрастной структуры. Кроме того, за время зимнего размножения популяция дополнительно потребляет порядка 182 г (сухой вес) кормов (Жигальский, Жокушева, 2009). Поэтому можно считать, что зимнее размножение – процесс, требующий дополнительной энергии, составляющей примерно половину энергии, затрачиваемой популяцией за весь репродуктивный сезон.

Исследование связей между сроками начала сезонного размножения и фазами популяционного цикла показало, что фазе “пик” чаще всего предшествует зимнее размножение, что позволяет популяции достигать высокой численности уже в середине сезонного репродуктивного периода. Размножение в годы наблюдений, относящиеся к фазе “депрессия”, как правило, начинается в конце апреля - начале мае (весеннее размножение). Между фазами популяционного цикла и сроками начала репродуктивного периода не существует детерминированной связи, поэтому чередование фаз популяционного цикла не может быть объяснено только ранним или поздним началом сезонного размножения, так же как сроки наступления репродуктивного цикла не могут однозначно определяться фазой цикла. Асинхронное чередование фаз популяционного цикла и сроков начала репродуктивного сезона, вероятно, связано с тем, что благоприятные условия обитания в период с осени до весны (погодные и кормовые) не всегда совпадают с оптимальной для размножения половозрастной структурой популяции в конце предыдущего сезона размножения.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую признательность А.Д. Бернштейн и А.В. Хворенкову за предоставленные материалы и обсуждение полученных результатов.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (10-04-01657).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Башенина Н.В., Бернштейн А.Д., Большаков В.Н. и др., 1981. Размножение и смертность // Европейская рыжая полевка М.: Наука. С. 193–211.

Башенина Н.В., Бернштейн А.Д., Воронов Г.А. и др., 1981а. Динамика численности // Европейская рыжая полевка М.: Наука. С. 245–268.

Башенина Н.В., Большаков В.Н., Зейда Э.Я. и др., 1981б. Ареал // Европейская рыжая полевка М.: Наука. Гл. 2. С. 25–31.

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

Добринский Л.Н., Давыдов В.А., Кряжимский Ф.В., Малофеев Ю.М., 1983. Функциональные связи мелких млекопитающих с растительностью в луговых биоценозах. М.: Наука. 156 с.

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

Жигальский О.А., Жокушева З.Г., 2009. Продуктивность мелких млекопитающих и их связь с растительным покровом // Аграрный вестник Урала. № 11. (65). С. 95–97.

Жигальский О.А., Хворенков А.В., Бернштейн А.Д., 2002. Циклы численности и демографическая структура в популяциях мелких млекопитающих // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата. Материалы междунар. симпоз., 11–16 ноября 2002. Казань. С. 30–38.

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

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

Кузнецов Г.В., Михайлин А.П., 1985. Особенности питания и динамики численности рыжей полевки в условиях широколиственного леса // Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука. С. 127–156.

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

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

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

Careau V., Thomas D., Humphries M.M., Reale D. 2008. Energy metabolism and animal personality // Oikos. V. 117. P. 641–653.

Bjoernstad O.N., Stenseth N.C., Saitoh T., Lingjaerde O.C., 1998. Mapping the regional transition to cyclicity in Clethrionomys rufocanus: special densities and functional data analysis // Research in Population Ecology. V. 40. P. 77–84.

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

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

Krebs C.J., Myers J.H., 1974. Population cycles in small mammals // Adv. Ecol. Res. V. 8. P. 267–399.

Lin Y.K., Batzli G.O., 2001. The influence of habitat quality on dispersal, demography and population dynamics of voles // Ecological Monographs. V. 71. P. 245–275.

Stenseth N.C., 1999. Population cycles in voles and lemmings: density dependence and phase dependence in a stochastic world // Oikos. V. 87. № 4. P. 427–461.

Torbjørn E., 2007. Optimal onset of seasonal reproduction in stochastic environments: When should overwintering small rodents start breeding? // Ecoscience. V. 14. № 3. P. 330–346.

Verner L., Getz L.L., 1985. Significance of dispersal in fluctuating populations of *Microtus ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* // J. of Mammal. V. 66. P. 338–347.

Zhigalsky O.A., 1993. Factorial analysis of population dynamics in rodents // Polish ecological studies. V. 18. № 1–2. P. 3–158.

DYNAMICS OF THE NUMBER AND STRUCTURE OF THE BANK VOLE (*MYODES GLAREOLUS*, RODENTIA) POPULATION UNDER DIFFERENT TERMS OF BEGINNING OF SEASONAL REPRODUCTION

O. A. Zhigalsky

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg 629144, Russia

e-mail: zig@ipae.uran.ru

Based on the data on the number and demographic structure of bank vole populations, weather conditions, and availability of winter forage obtained in complex studies of 29 years, the main factors responsible for the launching of winter and spring reproduction were specified. Winter reproduction was shown to demand an additional energy – almost half of the energy spent for the whole reproductive period. In most cases, under-snow reproduction preceded the peak phase of population cycles. In the years of depressive phases, reproduction, as a rule, begins in April–May (spring reproduction). There is no distinct relation between phases of the reproductive cycle and terms of reproduction beginning. Winter reproduction is preceded by the high crop of lime seeds in the previous year, the high reproductive activity of young animals at the end of the previous reproductive year, and by snowy winter.