

УДК 591.5+599.323

## ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS* SCH. 1780) В ГЕТЕРОГЕННОЙ СРЕДЕ ОБИТАНИЯ

© 1996 г. О. А. Жигальский\*, В. А. Корнеев\*\*

\* Институт экологии растений и животных УрО РАН, 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

\*\* Марийский государственный университет, 424001 Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1

Поступила в редакцию 18.12.95 г.

Рассмотрены особенности динамики численности и структуры населения рыжей полевки в зоне подтаежных лесов в коренных и антропогенного происхождения местообитаниях. Показано, что в биотопах, различающихся по своему качеству, наблюдаются существенные различия в численности, степени ее изменчивости и структуре популяции. Вместе с тем на всей обследованной территории обитает единая популяция рыжей полевки.

Процессы формирования демографической и пространственной структуры популяций млекопитающих, с одной стороны, определяются биологическими особенностями вида, а с другой – спецификой среды обитания, которая в свою очередь обладает явно выраженной пространственно-временной гетерогенностью. Локальные участки с разным рельефом и микроклиматом, с неоднородным почвенным покровом и растительными условиями формируют комплексную экологическую мозаику. Гетерогенность местообитаний мелких млекопитающих, обусловленная сложным сочетанием различных факторов, создает объективные предпосылки для пространственной дифференциации популяции. Пространственная и временная неоднородность местообитаний вызывает рост численности популяции в одних биотопах и ее снижение – в других. Благодаря перемещениям животных из одних биотопов в другие популяция получает возможность реагировать на локальные различия в среде быстрее, чем если бы она могла это сделать за счет изменения локального уровня размножения и смертности.

В ряде исследований (Флинт, 1977; Буяльска и др., 1995; Жигальский, Белан, 1995) показано, что изменения пространственного распределения животных вносят значительный вклад в процессы формирования численности и демографической структуры популяции. В то же время пространственная структура популяции во многом определяется гетерогенностью среды обитания и динамикой популяции. Поэтому анализ взаимоотношений между процессами, формирующими пространственное распределение животных, величину индивидуального участка, уровень миграционной активности, гетерогенность среды обитания и демографическую структуру популяций млекопитающих, – одно из перспективных направлений в познании механизмов популяционной регуляции.

Основная цель настоящей работы – охарактеризовать особенности динамики демографических показателей популяции рыжей полевки, обитающей в гетерогенной среде (биотопах, принадлежащих разным стадиям сукцессии).

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы материалы многолетних исследований на Марийском стационаре ( $56^{\circ}30'$  с.ш.,  $43^{\circ}30'$  в.д.), который расположен в зоне подтаежных лесов. Примерно 60% его общей площади занимают спелые елово-липовые леса, 20% приходится на березняки с участием широколиственных пород на месте подтаежных лесов и на 20% расположены вырубки (молодые березовые леса с примесью широколиственных пород на месте подтаежных лесов) разных возрастов. Елово-липовый лес расположен в середине опытного участка, а березняки и застраивающие вырубки (рубки 1960, 1968, 1976 гг.) примыкают к нему с разных сторон. Стационар – часть лесного массива, занимающего десятки километров. Основные породы восстановления – самосев бересклета и осины, посадки ели, которые в настоящее время находятся под пологом березово-осиновой поросли. Вырубка 1960 г. сейчас представляет собой молодой березняк с примесью осины и подростом ели. Подлесок – липа, клен, рябина, калина, бересклет бородавчатый, жимолость. Травянистый ярус, так же как и подлесок, типичен для подтаежных лесов и состоит в основном из сныти, пролесника, медуницы, папоротника, звездчатки и др. Березняки – вторичные на месте подтаежных лесов – это следующая стадия возобновляющихся вырубок. Подрост ели с годами начинает преобладать и через некоторое время выходит в первый ярус.

Таблица 1. Численность и структура населения мелких млекопитающих в елово-липовых лесах Марийского стационара

Месяц	Вид	Средняя относительная численность	Стандартное отклонение	Коэффициент вариации, %	Доля вида, %
Апрель	Рыжая полевка	11.2	9.8	87.8	84.2
	Красная полевка	0.3	0.7	254.8	2.3
	Землеройки	0.2	0.5	250.0	1.5
	Прочие виды	1.6	2.0	121.5	12.0
	Общая численность	13.3	12.1	90.8	—
Июнь	Рыжая полевка	16.9	18.6	110.3	77.2
	Красная полевка	0.6	1.5	246.4	2.7
	Землеройки	0.1	0.4	254.2	0.5
	Прочие виды	4.3	4.9	114.3	19.6
	Общая численность	21.9	17.5	80.1	—
Август	Рыжая полевка	34.9	19.2	55.1	80.2
	Красная полевка	2.3	3.2	142.2	5.3
	Землеройки	1.5	2.2	144.9	3.5
	Прочие виды	4.8	6.0	125.3	11.0
	Общая численность	43.5	21.5	49.5	—
Октябрь	Рыжая полевка	20.9	13.3	63.7	66.3
	Красная полевка	1.4	2.3	162.5	4.5
	Землеройки	2.8	2.5	91.3	8.8
	Прочие виды	6.4	4.4	68.7	20.4
	Общая численность	31.5	14.6	46.3	—
Суммарно за сезон размножения	Рыжая полевка	20.9	18.0	85.9	76.0
	Красная полевка	1.1	2.3	197.1	4.0
	Землеройки	1.2	1.9	171.3	4.4
	Прочие виды	4.3	4.8	111.8	15.6
	Общая численность	27.5	20.3	73.8	—

За 16 лет наблюдений на Марийском стационаре (с 1972 по 1987 г.) отработано около 25 тыс. ловушко-суток и отловлено около трех тысяч мелких млекопитающих. Для оценки состояния популяции применяли метод относительного учета мышевидных грызунов на стандартных ловушко-линиях (Кучерук, 1952). Отловы полевок проводили регулярно четыре раза в год (апрель, июнь, август и октябрь), а в некоторые годы – ежемесячно на протяжении всего репродуктивного периода.

Морфологический анализ добытых зверьков проводили по общепринятой схеме. Возраст полевок устанавливали с точностью до двух месяцев, но в работе анализируются только три возрастных класса: 7–16, 3–6 и 1–2 мес. (Тупиковá и др., 1970). У каждого добытого зверька, помимо видовой принадлежности, возраста и пола, определяли состояние генеративных органов.

Состояние популяции описывали двумя группами показателей: по относительной численности – общей и различных половозрастных групп (число особей на 100 ловушко/сут) и по показате-

лям структуры популяции (доля в популяции каждой группировки). Отловленных животных относили к одной из групп согласно их полу, возрасту и степени участия в размножении.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Численность популяции

На территории стационара обитают рыжая (*Cl. glareolus* Sch., 1780) и красная (*Cl. rutilus* Pall., 1779) полевки, лесная и полевая мыши (*Apodemus* Kaup., 1829), серые полевки (*Microtus* Sch., 1798) и землеройки (*Sorex* Linn., 1758). В табл. 1–3 приведены оценки относительной численности видов, населяющих различные биотопы стационара. Судя по уровням численности и степени ее изменчивости, в летние месяцы рыжая полевка во всех обследованных биотопах доминирует. Ее доля в составе населения в разные месяцы по многолетним наблюдениям колеблется от 60 до 85%, и в среднем за репродуктивный период в елово-липовых лесах она составляет 76%, во вторичных березовых лесах – 68% и на вырубках – 60.5%. Доля

Таблица 2. Численность и структура населения мелких млекопитающих в березняках Марийского стационара

Месяц	Вид	Средняя относительная численность	Стандартное отклонение	Коэффициент вариации, %	Доля вида, %
Апрель	Рыжая полевка	3.4	4.1	120.7	64.2
	Красная полевка	0.1	0.3	400.0	1.9
	Землеройки	0.5	0.8	174.6	9.4
	Прочие виды	1.3	1.6	124.6	24.5
	Общая численность	5.3	4.9	92.5	—
Июнь	Рыжая полевка	9.8	11.4	116.0	68.5
	Красная полевка	0.4	0.7	187.9	2.8
	Землеройки	0.3	0.4	163.8	2.1
	Прочие виды	3.8	5.6	147.9	26.6
	Общая численность	14.3	14.3	100.4	—
Август	Рыжая полевка	21.6	14.4	66.6	69.6
	Красная полевка	0.8	1.0	136.7	2.6
	Землеройки	2.0	2.0	99.8	6.5
	Прочие виды	6.6	6.9	106.2	21.3
	Общая численность	31.0	16.8	54.1	—
Октябрь	Рыжая полевка	11.0	12.7	115.5	65.2
	Красная полевка	0.4	1.0	236.6	2.3
	Землеройки	3.2	3.5	107.9	18.9
	Прочие виды	2.3	2.0	88.0	13.6
	Общая численность	16.9	10.9	64.3	—
Суммарно за сезон размножения	Рыжая полевка	11.5	13.2	115.3	68.0
	Красная полевка	0.4	0.9	205.5	2.4
	Землеройки	1.5	2.4	158.4	8.9
	Прочие виды	3.5	5.0	142.7	20.7
	Общая численность	16.9	15.4	91.2	—

других видов значительно ниже. Помимо того, что рыжая полевка преобладает в составе населения во всех биотопах, межгодовые изменения ее численности ниже, чем у других совместно обитающих видов. Наиболее стабильно ее население в елово-липовых лесах – коэффициент вариации ее многолетней численности за летний период 86%. В березняках и на вырубках коэффициенты вариации численности возрастают (115 и 118%), что, вероятно, может свидетельствовать об ухудшении условий существования рыжей полевки на этих участках.

Изменчивость численности других видов полевок и землероек, населяющих стационар, значительно выше и для разных биотопов колеблется от 110 до 200%. В течение репродуктивного периода во всех биотопах наблюдается снижение уровня изменчивости численности от весны к осени. Исключение составляет лишь июнь (фаза быстрого роста численности) – в это время во всех биотопах изменчивость численности как рыжей полевки, так и других видов, входящих в состав населения стационара, наибольшая.

В елово-липовых и березовых лесах в августе, а на вырубках – в августе–октябре наблюдается сезонный пик обилия, и именно в это время численность животных наиболее стабильна.

Численность отдельных видов, входящих в состав населения, в разные годы претерпевает значительные изменения (коэффициенты вариации колеблются от 80 до 235%), тогда как общее число зверьков, способных найти для себя достаточное количество пищи, хорошие условия для размножения и выращивания молодняка, несмотря на различия в условиях каждого конкретного го-да, достаточно стабильно (см. табл. 1–3).

Разделение жизненного пространства между рыжей полевкой и другими видами, населяющими стационар, может происходить либо в результате конкурентных отношений, либо вследствие различных требований каждого вида к среде обитания. В нашем случае не обнаружено статистически достоверных ни отрицательных, ни положительных корреляционных связей в ходе многолетних изменений численности различных видов мелких млекопитающих. Отсутствие корреляционных связей может свидетельствовать о достаточной

Таблица 3. Численность и структура населения мелких млекопитающих на вырубках разных возрастов Марийского стационара

Месяц	Вид	Средняя относительная численность	Стандартное отклонение	Коэффициент вариации, %	Доля вида, %
Апрель	Рыжая полевка	3.1	3.5	113.8	52.6
	Красная полевка	0.1	0.3	238.2	1.7
	Землеройки	0.2	0.4	219.3	3.3
	Прочие виды	2.5	2.2	89.2	42.4
	Общая численность	5.9	4.7	80.4	—
Июнь	Рыжая полевка	7.0	8.3	119.5	55.6
	Красная полевка	0.3	0.6	216.4	2.4
	Землеройки	0.3	0.6	176.8	2.4
	Прочие виды	5.0	4.2	82.6	39.6
	Общая численность	12.6	10.1	79.7	—
Август	Рыжая полевка	18.0	13.9	77.3	64.3
	Красная полевка	0.4	0.7	194.6	1.4
	Землеройки	2.6	2.5	93.5	9.3
	Прочие виды	7.0	5.7	81.4	25.0
	Общая численность	28.0	13.8	49.3	—
Октябрь	Рыжая полевка	15.3	12.0	78.3	63.2
	Красная полевка	0.8	1.5	200.6	3.3
	Землеройки	3.1	3.1	97.4	12.8
	Прочие виды	5.0	3.2	63.5	20.7
	Общая численность	24.2	12.1	49.9	—
Суммарно за сезон размножения	Рыжая полевка	10.9	12.9	118.5	60.5
	Красная полевка	0.6	1.5	135.4	3.4
	Землеройки	1.6	2.6	165.9	8.8
	Прочие виды	4.9	4.4	91.0	27.3
	Общая численность	18.0	15.7	87.2	—

независимости изменений численности зверьков разных видов, что, вероятно, определяется биологической спецификой каждого вида (начало и интенсивность размножения, причины, определяющие смертность и миграционные потоки и т.д.).

На рис. 1 представлены многолетние изменения численности рыжей полевки на территории Марийского стационара. Как видно из рис. 1 и табл. 4, несмотря на значительные различия в уровнях численности, ежегодные ее колебания синхронны во всех биотопах. Кроме того, из-за малой площади стационара ( $2 \text{ км}^2$ ) между всеми его участками может происходить свободный обмен животными. Поэтому можно считать, что на территории стационара обитает единая популяция рыжей полевки. Наблюдаемые различия в численности обусловлены в основном изменениями интенсивности процессов размножения и смертности, которые синхронизированы одними и теми же для всей территории факторами. Из всех рассмотренных биотопов елово-липовый лес – наиболее оптимальное местообитание, так как именно на

этом участке численность рыжей полевки в течение сезона размножения высока, а ее изменчивость ниже, чем в других биотопах (см. рис. 1).

Высокие уровни численности как в начале, так и в конце сезона размножения в течение длительного времени (см. рис. 1) свидетельствуют о благоприятных для рыжей полевки условиях существования. Индексы цикличности (Hansson, Henttonen, 1985), рассчитанные нами для разных биотопов (елово-липовые леса – 0.44, вторичные березняки – 0.42, вырубка 1976 г. – 0.54, вырубка 1968 г. – 0.49, вырубка 1957 г. – 0.43), характеризуют популяцию в целом и ее население в отдельных биотопах как нециклическую. В начале сезона размножения (апрель) относительная численность марийской популяции равна 11.2% (среднее многолетнее значение по всем биотопам) и в разные годы изменяется от 1 до 32% (в оптимальном биотопе). В течение лета численность популяции постепенно возрастает и к началу августа достигает своего наибольшего значения (многолетнее среднее 34.9%). К середине октября она вновь

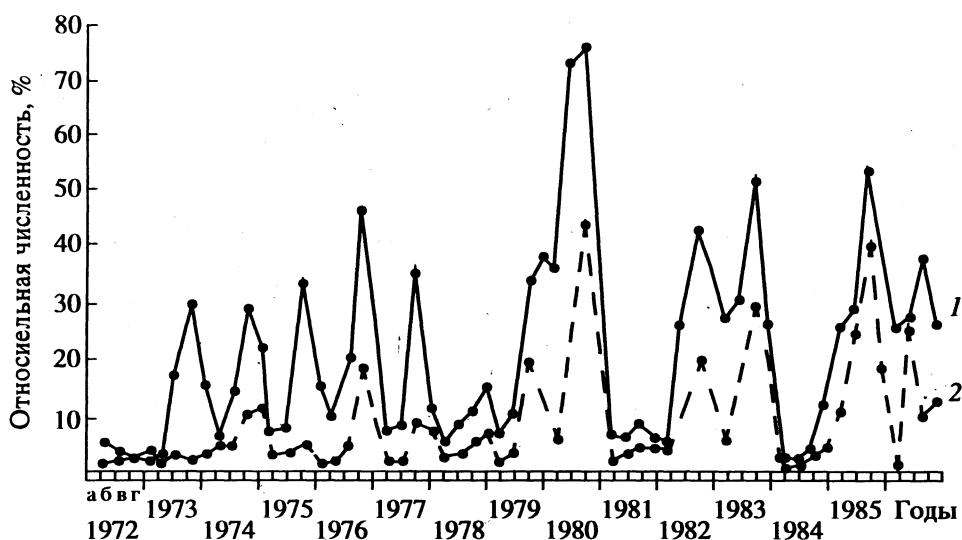


Рис. 1. Многолетняя динамика относительной численности рыжей полевки на Марийском стационаре в елово-липом лесу (1) и на вырубке 1968 г. (2): а — апрель, б — июнь, в — август, г — октябрь.

снижается до 20.9% и в разные годы изменяется от 1.3 до 50% (см. рис. 2, 3).

Биотопические различия сезонной динамики численности рыжей полевки в березняках и на вырубках разных лет давности по сравнению с елово-липовыми лесами состоят в разных уровнях численности и в более позднем окончании размножения на вырубках. Численность популяции с весны до момента достижения сезонного пика увеличивается в среднем для елово-липовых лесов в 3.1 раза, для вторичных березняков — в 6.4 раза, для вырубки 1957 г. — в 4.4 раза, для вырубки 1968 г. — в 6.8 раза. От сезонного пика до октября она снижается в елово-липовом лесу в 1.7 раза, во вторичном березняке — в 2 раза, на вырубке 1957 г. — в 1.3 раза, на вырубке 1968 г. — в 1.2 раза, а на самой молодой вырубке наблюдается даже ее рост. Высокие темпы прироста численности в первой половине лета и ее замедленное снижение во второй половине в березняке и на вырубках по сравнению с ельниками нельзя объяснить только изменениями активности размножения, так как доли размножающихся самок в ельниках в первой половине лета примерно такие же, как и на других участках, а во второй даже несколько ниже. Обнаруженные различия в росте и спаде численности, вероятно, связаны также и с потоками молодых зверьков из елово-липового леса в березняки и на вырубки, где плотность населения значительно ниже.

С октября до весны следующего года численность полевок снижается в елово-липовом лесу в 1.9 раза, в березняках — в 3.2 раза, на вырубках разной давности — в 3.2–5.7 раза. На свежей вырубке 1976 г. весной вообще не отлавливаются перезимовавшие зверьки. Значительные снижения весенней численности полевок в березняках

можно объяснить либо увеличением смертности животных в осенне-зимний период, либо возрастанием миграционной активности зверьков из этих участков в более благоприятные для жизни елово-липовые леса.

#### Структура популяции

Длительность сезона размножения рыжей полевки на Марийском стационаре изменяется в довольно широких пределах. В большинстве случаев репродуктивно активные самки встречаются в течение 4–6 мес., но сроки начала и окончания

Таблица 4. Оценки синхронности изменений численностей рыжей полевки в разных биотопах Марийского стационара (коэффициенты корреляции Спирмена)

Месяц	Биотоп*	2	3	4
Апрель	1	0.77	0.63	0.64
	2	—	—	0.48
	3	—	—	0.65
Июнь	1	0.91	0.92	0.74
	2	—	0.92	0.64
	3	—	—	0.54
Август	1	0.88	0.70	0.88
	2	—	0.63	0.88
	3	—	—	0.59
Октябрь	1	0.90	0.89	0.77
	2	—	0.86	0.91
	3	—	—	0.77

\* 1 — елово-липовые леса; 2 — вторичные березняки; 3 — вырубка 1957 г.; 4 — вырубка 1968 г.

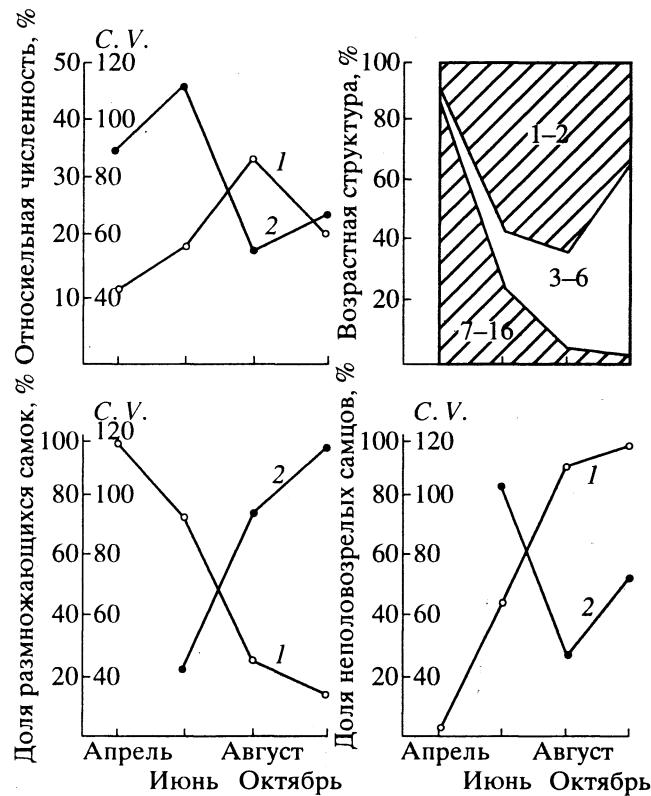


Рис. 2. Среднестатистические значения демографических характеристик популяции рыжей полевки в елово-липовом лесу (Мариинский стационар): 1 – характеристика популяции; 2 – коэффициент вариации (С. В.); 7–16, 3–6 и 1–2 – возраст в месяцах.

размножения сильно колеблются. Массовый выход молодняка обычно приходится на 2–3-ю декаду мая. В иные годы зарегистрировано зимнее размножение, и первые молодые появляются в начале января, в апреле большинство перезимовавших самок беременны в третий раз. В это же время приступают к размножению прибыльные самки. Массовое размножение рыжей полевки на Мариинском стационаре прекращается, как правило, в конце сентября, но в годы высоких плотностей оно прекращается в июне–июле, а в другие – в октябре в популяции еще присутствуют репродуктивно-активные самки (рис. 2, 3).

Возрастной состав населения находится в прямой зависимости от сроков начала и окончания размножения, а также от интенсивности репродуктивного процесса в течение сезона. В апреле в ельнике популяция на 87% состоит из перезимовавших зверьков и лишь 13% – прибыльные ранневесенних и зимних пометов (см. рис. 2). Но в березняках и на вырубках в направлении от поздних к молодым доля перезимовавших полевок снижается, и на вырубке 1968 г. перезимовавшие составляют всего 30% населения, прибыльные полевки 1–2-месячного возраста – 70% (см. рис. 3). На свежей вырубке 1975 г. в апреле постоянного на-

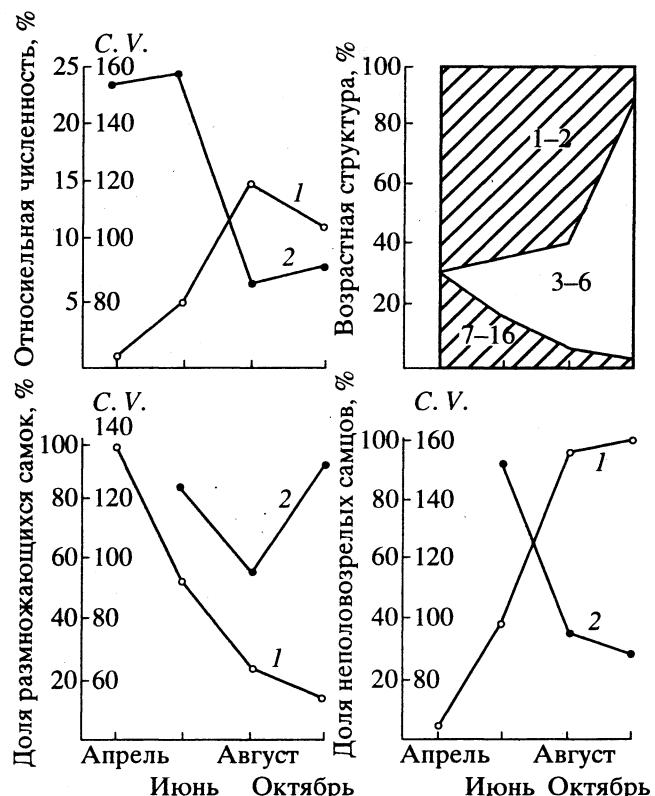


Рис. 3. Среднестатистические значения демографических характеристик популяции рыжей полевки на вырубке 1968 г. (Мариинский стационар): 1 – характеристика популяции; 2 – коэффициент вариации (С. В.); 7–16, 3–6 и 1–2 – возраст в месяцах.

селения нет, и лишь в некоторые годы отлавливаются одиночные экземпляры. Преобладание молодых полевок на вырубках вызвано не интенсификацией размножения на этих участках, а, вероятно, расселением молодых полевок из елово-липового участка стационара, где их численность уже весной довольно высока.

В июне в составе популяции появляется еще одна возрастная группа – прибыльные полевки 3–6-месячного возраста, но наиболее многочисленны зверьки 1–2-месячного возраста. Однако если в елово-липовом лесу доля этой возрастной группы в составе населения порядка 55%, то в березняках и на вырубках она достигает 65%, а в августе доли самых молодых полевок в составе населения на всех участках стационара выравниваются и становятся близкими к 60%. Доли прибыльных полевок 3–6-месячного возраста во всех биотопах равны и составляют 33–35%.

В октябре популяция представлена главным образом полевками в возрасте 3–6 мес. Доля зверьков для разных участков стационара колеблется от 70 до 80%, и только на вырубках 1976 г. их доля около 45%. Увеличение на этой вырубке доли полевок 1–2-месячного возраста, несомненно,

Таблица 5. Вклад полевок разных возрастов в потенциальный прирост популяции (средние многолетние значения), %

Месяц	Возраст, мес.	Елово-липовый лес	Вторичный березняк	Вырубка 1957 г.	Вырубка 1968 г.
Июнь	7-16	24.7	18.4	24.4	21.1
	3-6	27.5	18.4	22.2	26.3
	1-2	47.8	63.2	53.4	52.6
Август	7-16	25.0	19.2	40.6	18.2
	3-6	70.0	73.1	56.3	81.8
	1-2	5.0	7.7	3.1	0
Октябрь	7-16	23.1	0	0	12.5
	3-6	69.1	75.0	95.0	87.5
	1-2	7.7	25.0	5.0	0

связано с продолжающимся размножением полевок на данном участке, вероятно, вследствие низкой плотности населения, тогда как во всех других биотопах наблюдается затухание размножения.

Весной (апрель) потенциальный прирост популяции на всех участках обитания определяется только перезимовавшими животными. Но уже в июне практически во всех биотопах рост численности населения более чем на 50% определяется прибыльными зверьками 1-2-месячного возраста (табл. 5).

В августе интенсивность размножения снижается (доля участвующих в размножении самок уменьшается до 25%) и основной вклад в процессы роста численности вносят полевки 3-6-месячного возраста, несмотря на то, что в это время среди полевок преобладают самки 1-2-месячного возраста, но они практически все неполовозрелы, и поэтому их вклад в рост популяции не превышает 10%. В октябре среди самок всех возрастов в размножении участвуют около 18%, вместе с тем, как и в августе, основной вклад в рост населения вносят полевки 3-6-месячного возраста.

В течение сезона размножения (апрель–октябрь) существенно изменяются возрастная структура популяции и степень участия в размножении зверьков разных возрастов. Это приводит к значительным изменениям удельного веса возрастных групп в формировании общей численности популяции. В начале сезона размножения популяция стремится увеличить свою численность, и наиболее важную роль в реализации этого процесса сначала играют перезимовавшие зверьки, а начиная с июня – зверьки, принадлежащие к возрастной группе 1-2 мес. Во второй половине лета численность популяции начинает снижаться, процессы размножения угасают, увеличиваются миграции и отход зверьков, но и на этом фоне часть самок продолжает размножаться, и определяющую роль здесь играют животные 3-6-месячного возраста. Перезимовавших зверьков уже мало, поэтому они не могут играть большой роли, а по-

левки 1-2-месячного возраста в большинстве своем неполовозрелы.

Интенсивность полового созревания самцов, как и самок, имеет сезонную компоненту (см. рис. 2, 3). Весной в популяции присутствуют преимущественно перезимовавшие самцы, которые в это время почти все половозрелы. В период максимального роста популяции число прибыльных зверьков увеличивается, и параллельно этому возрастает доля неполовозрелых самцов. В августе в период сезонного пика в популяции всего около 10% репродуктивно активных самцов. В октябре их доля снижается до 2-3%, в то время как доля участвующих в размножении самок остается порядка 20%.

Соотношение полов изучали у полевок трех возрастных групп и поэтому анализу было подвергнуто только третичное и четвертичное соотношение полов. В первую половину лета в елово-липовом лесу среди перезимовавших животных самцов значительно больше, чем самок, но начиная с августа в популяции преобладают самки. В березняках на протяжении всего сезона размножения среди перезимовавших преобладают самцы, а на вырубках весной соотношение полов близко к единице. В июне оно смещается в пользу самцов, а в августе в группе перезимовавших вновь преобладают самки (табл. 6).

Значительное смещение полов в пользу самцов в елово-липовом лесу невозможно объяснить только изменением подвижности зверьков разного пола. Оно в большей степени определяется тем, что еще осенью предыдущего года среди молодых полевок преобладают самцы при практически одинаковой смертности самцов и самок. На нарушенных территориях осенью предыдущего года соотношение полов в группе молодых полевок несколько смещено в пользу самок, и такое положение сохраняется весной. Исключение составляет только старая вырубка 1957 г.

В елово-липовом лесу в группе прибыльных полевок, особенно 3-6-месячного возраста, в июне преобладают самки, но к осени их доля постепенно

**Таблица 6.** Соотношение полов (доля самок) в популяции рыжей полевки на Марийском стационаре (звездочкой помечены статистически достоверные значения  $q = 0.005$ )

Месяц	Возраст, мес.			Общие за один месяц
	7-16	3-6	1-2	
Елово-липовый лес				
Апрель	0.32*	—	—	0.32*
Июнь	0.4*	0.7*	0.56	0.55*
Август	0.59*	0.49	0.42*	0.45
Октябрь	0.75*	0.41*	0.35*	0.39*
Общее за сезон размножения	0.44*	0.47*	0.44*	—
Вторичный березовый лес				
Апрель	0.41*	—	—	0.41*
Июнь	0.29*	0.7*	0.63*	0.55*
Август	0.39*	0.54*	0.31*	0.39*
Октябрь	—	0.45	0.57*	0.47
Общее за сезон размножения	0.36*	0.51	0.43*	—
Вырубка 1957 г.				
Апрель	0.5	—	—	0.5
Июнь	0.37*	0.56	0.56	0.52
Август	0.72*	0.58*	0.41*	0.5
Октябрь	—	0.47	0.37*	0.45
Общее за сезон размножения	0.5	0.52	0.45	—
Вырубка 1968 г.				
Апрель	0.56*	—	—	0.56
Июнь	—	—	0.59*	0.59*
Август	—	0.59*	0.39*	0.46
Октябрь	—	0.41*	0.57*	0.44*
Общее за сезон размножения	0.56*	0.47	0.46	—

снижается, и большую часть популяции составляют самцы. В других биотопах качественно иная картина. Основные различия сводятся к тому, что во вторичных лесах среди молодых полевок 1–2-месячного возраста практически на протяжении всего репродуктивного периода преобладают самки (см. табл. 6). Можно предположить, что преобладание самок является следствием реакции популяции на низкие плотности в этих биотопах. Увеличение в популяции доли самок несущественно повлияет на динамику популяции этого года, так как большая часть молодых самок во вторую половину лета не созревает в год своего рождения, но может оказать существенное влияние на увеличение скорости роста численности весной следующего года, так как и весной на этих участках преобладают самки.

Как следует из наших многолетних наблюдений на Марийском стационаре, доля в популяции перезимовавших самок наиболее стабильна в апреле (коэффициенты вариации для разных биотопов около 60%) и постепенно возрастает к осени, достигая 170%. В группе прибыльных изменчивость соотношения полов на протяжении всего

репродуктивного периода колеблется незначительно и лежит в пределах 50–80%.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Рыжая полевка – эврибионтный вид, широко распространена на Евро-Азиатском материке. В нашем исследовании рассмотрены особенности динамики численности и структуры населения рыжей полевки в зоне подтайговых лесов в коренных и антропогенного происхождения местообитаниях. Состав и численность населения в каждом биотопе определяются условиями местообитаний, его кормовыми и защитными ресурсами, а также экологическими потребностями зверьков.

Во всех биотопах стационара рыжая полевка – наиболее многочисленный вид. Снижение степени ее доминирования во вторичных березняках, и особенно на вырубках, вероятно, связано с тем, что на нарушенных участках улучшаются условия существования в березняках для мышей, а на вырубках – для серых полевок.

Уровень численности и степень ее изменчивости имеют две составляющие – сезонную и биотопическую. Сезонная динамика популяции рыжей полевки определяется процессами размножения, смертности и миграционными потоками и имеет вид, характерный для мелких млекопитающих лесов умеренной зоны (Тупикова, Коновалова, 1971; Жигальский, Бернштейн, 1986; Ивантер, 1975). Практически во всех биотопах численность возрастает с весны, в середине лета достигает сезонного пика, а затем постепенно снижается к осени. Исключение составляют вырубки, где даже в октябре иногда наблюдаются размножение и соответственно рост численности. Причина подобного явления – отсутствие торможения в размножении вследствие низких численностей животных на этих территориях. Уровень варьирования численности также имеет сезонную составляющую. Он низок в начале сезона размножения, затем возрастает к августу и вновь падает в конце сезона размножения. Его динамика во всех биотопах синхронна. Единственное отличие между биотопами состоит в самих уровнях изменчивости.

Все рассмотренные нами местообитания можно отнести к следующим типам:

1. Коренной елово-липовый лес – резервация, которая заселена круглогодично с высокой плотностью, в ней концентрируются размножающиеся перезимовавшие животные.

2. Вторичный березовый лес, вырубки 1960 и 1968 г. – зоны сезонного режима использования, животные в них могут пережить межсезонье и зиму только в благоприятные годы.

3. Вырубка 1976 г. – транзитная зона, в летнее время заселена в основном молодыми мигрирующими животными, но для переживания межсезонья и зимы она не пригодна.

Можно ожидать, что в биотопах различного статуса изменение обилия животных, уровня его изменчивости происходит главным образом за счет различного действия эндо- и экзогенных факторов. Существуют предположения, что в резервациях наибольшее влияние на формирование численности оказывают эндогенные факторы, а во всех остальных зонах экзогенные (Bujalska, 1975; Ивантер, 1975; Садыков, 1984). Однако, как показали наши исследования (Zhigalski, 1992; Жигальский, 1994), все многообразие популяционных процессов определяется комплексом факторов, распределение влияний которых сходно во всех рассмотренных местообитаниях, а максимальное воздействие каждого из них разделено во времени. В осенне-зимний период и в начале сезона размножения во всех биотопах большую роль играют экзогенные факторы, а в течение reproductiveного периода – эндогенные. При этом внешние условия (емкость биотопа, погодные условия и др.) определяют верхний для данного биотопа уровень

плотности. Функция внутрипопуляционных механизмов – приведение численности к уровню, адекватному этим условиям.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (96-04-48013).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буяльска Г., Лукьяннов О.А., Мешковская Д. Детермиnantы локального пространственного распределения численности островной популяции рыжей полевки // Экология. 1995. № 2. С. 16–31.
- Жигальский О.А., Бернштейн А.Д. Популяционные факторы регуляции размножения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // Докл. АН СССР. 1986. Т. 291. № 1. С. 250–252.
- Жигальский О.А. Зональные и биотопические особенности влияния эндо- и экзогенных факторов на население рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) // Экология. 1994. № 3. С. 50–60.
- Жигальский О.А., Белан О.Р. Исследования миграционной активности популяций полевок Иремельского горного массива // Экология. 1995. № 1. С. 69–72.
- Ивантер Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 234 с.
- Коли Г. Анализ популяций животных. М.: Мир, 1979. 362 с.
- Кучерук В.В. Количественный учет важнейших видов вредных грызунов и землероек // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М., 1952. С. 9–46.
- Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. 376 с.
- Садыков О.Ф. Пространственная структура горных популяций полевок рода *Clethrionomys* // Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск, 1984. С. 20–36.
- Тупикова Н.В., Коновалова Э.А. Размножение и смертность рыжих полевок в южнотаежных лесах Вятско-Камского междуречья // Фауна и экология грызунов. М., 1971. Вып. 10. С. 145–171.
- Тупикова Н.В., Сидорова Г.А., Коновалова Э.А. Определитель возраста лесных полевок // Фауна и экология грызунов. М., 1970. Вып. 9. С. 160–167.
- Флинт В.Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука, 1977. 286 с.
- Bujalska G. On ecological factors influencing reproduction of small rodents // Wiadomosci Ecologiczne. 1975. V. 21. № 1. P. 10–17.
- Hansson L., Henttonen H. Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover // Oecologia (Berlin). 1985. V. 67 № 3. P. 394–402.
- Zhigalsky O.A. Factorial analysis of population dynamics in rodents // Polish ecological studies. 1992. V. 18. № 1–2. Quarterly 3–158 p.