

Хляп Л. А., Кучерук В. В., Тупикова Н. В., Варшавский А. А. Оценка разнообразия грызунов населенных пунктов // Животные в городе. Мат-лы науч.-практ. конф. М.: ТСХ, 2000. С. 26–29.

Шварц С. С. Популяционная структура вида // Зоол. журнал. 1967. Том 46. № 10. С. 1456–1469.

Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Свердловск: АН СССР. 1969. 198 с.

Decision adopted by the conference of the parties to the convention on biological diversity. 15/27. Invasive alien species. CBD/COP/DEC/15/27. 19 December 2022. Montreal, Canada. 22 pp. URL: <https://www.cbd.int/decisions/cop/?m=cop-15> (дата обращения 19.03.2023).

Hanski I. Metapopulation dynamics // Nature. 1998. Vol. 396. P. 41–49.

Hanski I., Simberloff D. The metapopulation approach, its history, conceptual domain and application to conservation // In Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution / I. Hanski, M. E. Gilpin (Eds.). Academic Press, 1997. P. 5–26.

Kucheruk V. V. Synanthropic Rodents and their Significance in the Transmission of Infections // In: Theoretical Questions of Natural Foci of Diseases, Proceedings of a Symposium held in Prague / Eds. B. Rosicky and K. Heyberger, Prague, 1965. P. 353–366.

Kunming-Montreal Global biodiversity framework CBD/ COP/15/L25. 18 December 2022. Montreal, Canada. 13 pp. URL: <https://www.cbd.int/article/cop15-final-textkunming-montreal-gbf-221222> (дата обращения 19.03.2023).

Petrosyan V., Osipov F., Feniova I., Dergunova N., Warshavsky A., Khlyar L., Dzialowski A. The TOP-100 most dangerous invasive alien species in Northern Eurasia: invasion trends and species distribution modeling // NeoBiota. 2023a. Vol. 82. P. 23–56. <https://doi.org/10.3897/neobiota.82.96282>

Petrosyan V., Dinets V., Osipov F., Dergunova N., Khlyar L. Range Dynamics of Striped Field Mouse (*Apodemus agrarius*) in Northern Eurasia under Global Climate Change Based on Ensemble Species Distribution Models // Biology. 2023b. Vol. 12. P. 10–34. <https://doi.org/10.3390/biology12071034>

УДК 599.323.43:57.017.642

*Чаринцева К. Я., Кишняев И. А., Давыдова Ю. А.  
Институт экологии растений и животных УрО РАН  
г. Екатеринбург, Россия*

## **ФАКТОРЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПЛОДОВИТОСТИ САМОК РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ**

Исследовали влияние режима/фазы динамики на потенциальную (количество желтых тел в яичниках) и реализованную (количество эмбрионов в матке) плодовитость рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*). Определяющие факторы реализованной плодовитости – потенциальная плодовитость и возраст самок, а не режим/фаза популяционного цикла.

**Ключевые слова:** грызуны, динамика и структура популяций, воспроизводство, потенциальная и фактическая плодовитость.

*Charintseva K. Ya., Kshnyasev I. A., Davydova Yu. A.*  
*Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS*  
*Ekaterinburg, Russia*

## FACTORS OF VARIABILITY IN FERTILITY OF FEMALE BANK VOLES

The influence of regime and phase on the potential (number of yellow bodies in ovaries) and the realized (number of embryos in uterus) fertility of bank vole, *Clethrionomys glareolus*. The determining factors of realized fertility are the potential fertility and female's age, but not the regime or phase of the population cycle.

**Key words:** rodents, population dynamics and structure, reproduction, potential and realized fertility.

Циклический режим колебаний численности – известный феномен, характерный для популяций грызунов северных экосистем (Krebs, 1996; Stenseth, 1999; Krebs et al., 2019). Регулярные циклы грызунов с чередованием пиков и спадов численности могут сменяться «нециклическими» периодами, в которых сезонная компонента выражена сильнее, чем межгодовая (Кшнясев, Давыдова, 2021).

Плодовитость – количественная репродуктивная характеристика, которая описывает способность биологического вида к размножению и ее реализацию (Пианка, 1981; Бигон и др., 1989). Различают потенциальную и реализованную (или фактическую) плодовитость: первую оценивают по числу желтых тел (свидетельству овуляции – выходу зрелой яйцеклетки из фолликула яичника в брюшную полость с образованием желтого тела), вторую – по числу эмбрионов и/или плацентарных пятен (свидетельству имплантации – внедрению эмбриона в эндометрий матки). Параметры распределения (среднее, изменчивость и др.) плодовитости – важные показатели воспроизводства популяции, которые могут зависеть от условий среды (Krebs et al., 2019). Однако связь плодовитости с численностью популяции до сих пор дискуссионна (Евсиков и др., 1999; Ивантер, 2021).

Цель нашей работы – на основе многолетних наблюдений за мелкими млекопитающими оценить влияние режима/фазы динамики на плодовитость рыжей полевки при контроле других факторов (сезон и возраст самок).

### Материал и методы

В работе использовали материалы многолетних наблюдений (1995–2023 гг.) за динамикой мелких млекопитающих, населяющих коренные пихтово-еловые леса Висимского государственного природного биосферного заповедника (Средний Урал). Учеты проводили методом ловушко-линий с помощью ловушек-плашек и деревянных трапиковых живоловок весной, летом и осенью.

Многолетняя компонента динамики численности населения мелких млекопитающих до 2006/2007 г. представляла собой трехлетний цикл с регулярной последовательностью фаз: «депрессия», «рост» и «пик». При этом фазы популяционного цикла различались не только характерными для них уровнями численности, но и специфическими сезонной динамикой и репродуктивно-возрастной структурой. Например, в годы «роста» сезонный максимум численности наблюдали осенью, а в годы «пика» – в середине лета. Кроме того, в годы «пика» у полевок отмечали один из классических зависимых от плотности эффектов – «эффект Калела–Кошкиной» – подавление созревания сеголеток при высокой весенней плотности. С 2006/2007 гг. до 2017/2018 гг. наблюдали условно «нециклический» режим (НЦ) с более выраженной (по сравнению с трехлетним циклом) сезонной компонентой и отсутствием в популяции рыжей полевки в годы «пиков» тотальной блокировки созревания сеголеток. Таким образом, весь ряд наблюдений был разделен на отрезки с циклическим и «нециклическим» режимами динамики (Кшнясев, Давыдова, 2021).

Рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780)) преобладала в учетах населения мелких млекопитающих исследуемого участка (размах доли в учетах 0,3–1,0, медиана – 0,7), что позволило данные о динамике всего сообщества мелких млекопитающих считать адекватными и для вида-доминанта. У всех пойманных самок определяли репродуктивный статус и вариант онтогенеза (созревающие и несозревающие в год рождения). У половозрелых самок ( $n = 411$ ) – перезимовавших (старых) и сеголеток (молодых) со средней разницей в возрасте ~ 9 мес. – подсчитывали количество желтых тел ( $YB$ ) в обоих яичниках и эмбрионов ( $Emb$ ) в матке (табл. 1).

Таблица 1

Структура выборки и показатели плодовитости (арифметическое среднее  $\pm$  стандартная ошибка) самок рыжей полевки

Режим динамики / Фаза цикла	Возрастная группа	
	Перезимовавшие особи	Сеголетки

Депрессия	10	20
Рост	15	82
Пик	173	1
Нециклический режим	47	63
Всего	245	166
Количество <i>YB</i> на самку	8,0 ± 0,24	5,70 ± 0,30
Количество <i>Emb</i> на самку	6,4 ± 0,13	5,2 ± 0,21

Данные (количество *YB* и *Emb*) моделировали с помощью обобщенных линейных моделей GRM/GLM, позволяющих оценить частный эффект при контроле остальных. Статистически оптимальными из набора конкурирующих признавали модели с минимальным значением критерия Маллоуза Ср. В качестве зависимых переменных принимали число желтых тел и эмбрионов. Предикторами служили бинарные признаки (возрастная группа, маркеры сезона, фазы цикла и режима динамики). Фазы популяционного цикла («депрессия», «рост», «пик») и нециклический режим параметризовали либо как категориальный фактор с 4 уровнями, либо при помощи К-1 бинарных (0 или 1) индикаторных переменных. Анализ данных выполняли в пакете Statistica (StatSoft, Inc., 2001).

### Результаты

Все оптимальные модели (1, 2, 3) для описания потенциальной плодовитости рыжей полевки включали только внешние факторы (табл. 2). На развитие желтых тел в яичниках самок влиял сезон (весной, с увеличением светового периода, овуляция интенсивнее, чем летом и осенью) и плотность популяции. В фазе «пика» количество *YB* увеличивается в силу «стимуляции» животных высокой плотностью, при популяционном крахе в фазу «депрессии» – в силу того, что все ресурсы направлены на воспроизведение прежней плотности популяции. Заметим, однако, что, хотя потенциальная плодовитость не различалась у перезимовавших самок и сеголеток, возраст все-таки «вшит» в сезон, поскольку весенние сборы состояли преимущественно из старых самок, а осенние – из сеголеток.

Таблица 2

Оценка параметров лучших регрессионных моделей для описания потенциальной (количество *YB*) и реализованной (количество *Emb*) плодовитости рыжей полевки

Предиктор	<i>b</i>	<i>se(b)</i>	<i>t(df*)</i>	<i>p</i> ≤	Exp( <i>b</i> )	95% ДИ	<i>β</i>
Модель 1: $\ln(YB) \sim b_0 + b_i X$ ; $R = 0,496$ , $MS = 0,103$ , $F(4; 156^*) = 12,72$							
<i>b</i> <sub>0</sub>	1,64	0,052	31,42	0,000	5,2	4,67	5,74
Депрессия	<b>0,23</b>	<b>0,097</b>	<b>2,40</b>	<b>0,017</b>	<b>1,26</b>	<b>1,04</b>	<b>1,53</b>
Пик	<b>0,21</b>	<b>0,068</b>	<b>3,06</b>	<b>0,003</b>	<b>1,23</b>	<b>1,08</b>	<b>1,40</b>

Весна	<b>0,24</b>	<b>0,069</b>	<b>3,42</b>	<b>0,001</b>	<b>1,27</b>	<b>1,10</b>	<b>1,45</b>	<b>0,31</b>
Осень	-0,34	0,203	-1,68	0,094	0,71	-2,08	0,94	-0,13
Модель 2: $YB \sim b_0 + b_i X$ ; $R = 0,476$ , $MS = 5,51$ , $F(3; 157^*) = 15,37$								
$b_0$	<b>5,33</b>	<b>0,38</b>	<b>13,96</b>	<b>0,00</b>		<b>4,58</b>	<b>6,09</b>	
Депрессия	1,34	0,71	1,90	0,06		-0,06	2,74	0,16
Пик	<b>1,23</b>	<b>0,49</b>	<b>2,50</b>	<b>0,01</b>		<b>0,26</b>	<b>2,21</b>	<b>0,23</b>
Весна	<b>1,88</b>	<b>0,50</b>	<b>3,74</b>	<b>0,00</b>		<b>0,89</b>	<b>2,88</b>	<b>0,34</b>
Осень	-2,01	1,48	-1,36	0,18		-4,93	0,92	-0,10
Модель 3: $YB \sim b_0 + b_i X$ ; $R = 0,438$ , $MS = 5,69$ , $F(1; 159^*) = 37,77$								
$b_0$	<b>5,85</b>	<b>0,31</b>	<b>18,83</b>	<b>0,00</b>		<b>5,23</b>	<b>6,46</b>	
Весна	<b>2,40</b>	<b>0,39</b>	<b>6,15</b>	<b>0,00</b>		<b>1,63</b>	<b>3,17</b>	<b>0,44</b>
Модель 4: $\ln(Emb) \sim b_0 + b_i X$ ; $R = 0,519$ , $MS = 0,042$ , $F(2; 105^*) = 19,32$								
$b_0$	<b>1,68</b>	<b>0,04</b>	<b>39,0</b>	<b>0,00</b>	<b>5,3</b>	<b>4,9</b>	<b>5,8</b>	
std(lnN <sub>YB</sub> )	<b>0,11</b>	<b>0,03</b>	<b>3,9</b>	<b>0,00</b>	<b>1,11</b>	<b>1,05</b>	<b>1,18</b>	<b>0,36</b>
Перезимовавшие	<b>0,15</b>	<b>0,05</b>	<b>2,9</b>	<b>0,00</b>	<b>1,16</b>	<b>1,05</b>	<b>1,28</b>	<b>0,26</b>
Модель 5: $Emb \sim b_0 + b_i X$ ; $R = 0,54$ , $MS = 1,24$ , $F(2; 105^*) = 22,06$								
$b_0$	<b>3,91</b>	<b>0,38</b>	<b>10,2</b>	<b>0,00</b>		<b>3,15</b>	<b>4,67</b>	
Количество YB	<b>0,21</b>	<b>0,05</b>	<b>4,0</b>	<b>0,00</b>		<b>0,10</b>	<b>0,31</b>	<b>0,35</b>
Перезимовавшие	<b>0,98</b>	<b>0,27</b>	<b>3,6</b>	<b>0,00</b>		<b>0,44</b>	<b>1,51</b>	<b>0,32</b>

Примечание.  $b_0$ : самки – половозрелые сеголетки, отловленные летом в фазу «роста» или НЦ режиме; \* – степени свободы  $t$ -статистики соответствуют степеням свободы знаменателя  $F$ -статистики; полужирным шрифтом выделены значимые эффекты ( $p < 0,05$ ).

Реализованная плодовитость неразрывно (и очевидно) связана с потенциальной: включенное в качестве предиктора «количество YB» присутствует во всех оптимальных моделях (см. табл. 2, модели 4 и 5), а кроме того учитывает и индивидуальную изменчивость плодовитости самок. Существенное влияние на нее оказывает возраст самок: перезимовавшие самки более плодовиты, чем сеголетки. Режим/фаза популяционного цикла не влияет на реализованную плодовитость (оптимальные модели не включают этот предиктор).

Таким образом, потенциальная плодовитость (интенсивность формирования желтых тел) зависит в первую очередь от внешних причин, а фактическая (количество вынашиваемых эмбрионов) детерминирована главным образом физиологическими (возрастными) различиями перезимовавших самок и сеголеток.

Работа выполнена в рамках Государственных заданий Института экологии растений и животных УрО РАН (проекты № 122021000076-9 и № 122021000085-1).

## ПРИМЕЧАНИЯ

*Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества: в 2-х т. Т. 2: Пер. с англ. М.: Мир, 1989. 477 с.

*Евсиков В. И., Назарова Г. Г., Рогов В. Г.* Популяционная экология водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в Западной Сибири. Сообщение I. Репродуктивная способность самок, полиморфных по окраске шерстного покрова, на разных фазах динамики численности популяции // Сибирский экологический журнал. 1999. № 1. С. 59–68.

*Ивантер Э.В.* К экологии размножения рыжей полевки *Myodes (Clethrionomys) glareolus* Schreb. на северной периферии ареала. Сообщение 2. Половое созревание, плодовитость взрослых и молодых полевок // Известия РАН. Сер. биологич., 2021. № 2. С. 211–224.

*Кшнясев И. А., Давыдова Ю. А.* Популяционные циклы и синдром Читти // Экология. 2021. № 1. С. 51–57.

*Пианка Э.* Эволюционная экология. Пер. с англ.; Под ред. и с предисл. М.С. Гилярова. М.: Мир, 1981. 400 с.

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

*Krebs C. J., Boonstra R., Gilbert B. S., Kenney A. J., Boutin S.* Impact of climate change on the small mammal community of the Yukon boreal forest // Integrative Zoology. 2019. Vol. 14. № 6. P. 528–541.

*Stenseth N. C.* Population cycles in voles and lemmings: density dependence and phase dependence in a stochastic world // Oikos. 1999. Vol. 87. P. 427–461.

УДК 630\*161:574.3 (470.343)

*Шарапов Е. С., Демаков Ю. П., Шейкина О. В., Королев А. С.*  
Поволжский государственный технологический университет  
г. Йошкар-Ола, Россия

## ПЛОТНОСТЬ ДРЕВЕСИНЫ В ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ (*PINUS SYLVESTRIS* L.) НА ТЕРРИТОРИИ РЕСПУБЛИКИ МАРИЙ ЭЛ

Показано, что базисная плотность заболонной древесины варьирует у деревьев в зависимости от их возраста и генотипа в пределах от 291 до 660 кг/м<sup>3</sup>. Ранг особи в ценопопуляциях, условия произрастания, густота и происхождение насаждений не оказывают существенного влияния на величину базисной плотности.

**Ключевые слова:** сосна обыкновенная, ценопопуляции, древесина, хвоя, физические параметры, зольный состав, вариабельность, причины.

*Sharapov E. S., Demakov Yu. P., Sheikina O. V., Korolev A. S.*