

УДК 599.363:591.526

## К ИЗУЧЕНИЮ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*MYODES GLAREOLUS* SCHR.) НА СЕВЕРНОЙ ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА

Э. В. Ивантер

Петрозаводский государственный университет, Россия

Анализируются многолетние (1958–2017 гг.) материалы по динамике численности рыжей полевки (*Myodes glareolus* Schr.) в Восточной Фенноскандии, представляющей для вида приграничную северную область распространения. Установлено, что в этих условиях вид характеризуется невысокой, по сравнению с оптимумом ареала, численностью (1,9 экз. на 100 лов.-сут., 1,7 – на 10 кан.-сут.), однако продолжает сохранять лидирующее положение в общем населении мелких млекопитающих, составляя 50,5 % в уловах ловушко-линиями и около 10 % в отловах канавками, где уступает первое место по численности лишь обыкновенной бурозубке. Выявлены резко выраженные многолетние изменения численности, характеризующиеся значительной амплитудой колебаний и неритмичной сменой кратковременных относительно высоких подъемов весьма длительными и глубокими депрессиями. Установлено, что в отличие от оптимальных зон ареала, где значительную регулируемую роль играют внутривидовые компенсаторные механизмы, на его северной периферии эту функцию выполняют внешние, в основном погодно-фенологические факторы, отличающиеся в условиях Севера крайней экстремальностью и неритмичным проявлением. Анализ полученных материалов позволяет заключить, что среди всего многообразия факторов, определяющих экологическую обстановку года, наиболее существенны для роста численности лесных полевок сроки наступления весны, температура и сумма осадков в конце весны – начале лета, а также урожай семян хвойных деревьев (во многом определяющий кормовые условия перезимовки).

Ключевые слова: полевки; популяция; динамика численности; оптимум и периферия ареала; экзо- и эндогенные экологические факторы.

### E. V. Ivanter. NOTES ON THE STUDIES OF VARIATIONS IN THE NUMBERS OF THE BANK VOLE (*MYODES GLAREOLUS* SCHR.) IN THE NORTHERN PERIPHERY OF THE SPECIES RANGE

We analyzed long-term (1958–2017) data on variations in the numbers of the bank vole (*Myodes glareolus* Schr.) in Eastern Fennoscandia, which is the northern periphery of the species distribution range. The species abundance under these conditions is relatively low compared to the optimum range (1.9 voles per 100 trap-days or 1.7 voles per 10 pitfall-days), but the species remains a leader in the total small mammal population, accounting for 50.5 % of catches by trap lines and for about 10 % of catches by pitfalls, where it is second in abundance only to common shrews. Pronounced long-term changes in abundance have been revealed, with a significant amplitude of fluctuations and an irregular alternation of short-term and quite high rises and prolonged and deep lows. It

was found that in contrast to the optimum range, where a major regulator is intrapopulation compensatory mechanisms, this function in the northern periphery is performed by external, mainly weather-phenological factors, which in the North are extreme in scope and irregular in manifestation. It can be concluded from the analysis of the materials that among all the versatile factors determining the environmental situation of the year, the key determinants for the bank vole abundance are the timing of spring onset, temperature and the amount of precipitation in late spring-early summer, and the yield of coniferous seeds (largely responsible for the foraging conditions in winter).

**Keywords:** voles; population; population dynamics; optimum and periphery of the range; exogenous and endogenous environmental factors.

## Введение

Проблема динамики численности животных продолжает вызывать большой интерес. Между тем результаты исследований в этой области чаще всего публикуются в виде кратких обзоров, основывающихся на относительно непродолжительных наблюдениях, и практически лишены каких-либо обобщений. Это в полной мере относится и к работам, посвященным одному из самых многочисленных и широко распространенных видов наземных млекопитающих Палеарктики – рыжей полевке *Myodes (Clethrionomys) glareolus* Schr. Цель настоящей работы – восполнить этот пробел результатами многолетних исследований (1958–2017 гг.), выполненных в отношении указанного вида в Восточной Фенноскандии (Кольский п-ов, Карелия, Финляндия и Карельский перешеек Ленинградской обл.), представляющей для рыжей полевки северную периферию ареала.

## Материалы и методы

В основу работы положены исследования, сочетавшие круглогодичные учеты численности зверьков на полевых стационарах (Ладожский, Каскеснаволоцкий и Картешский, заповедники «Кивач» и «Костомукшский») с широкими экспедиционными обследованиями всей территории региона. Количественные учеты заключались в расстановке параллельных (на расстоянии 25 м одна от другой) линий давилок (капканчиков Геро) – по 25–50 шт. в каждой. Они равномерно распределялись по всем обследуемым биотопам (и модельным участкам) и действовали по 2–4 суток. Приманкой служили кусочки смоченной растительным маслом корочки ржаного хлеба. За показатель обилия принимали число зверьков, попавших за одни сутки работы 100 ловушек (на 100 лов.-сут.), и выраженную в процентах долю данного вида в общем улове ловушками (относительное обилие в населении мелких млекопитающих, или индекс доминирования). Учет и отлов канавками проводился с по-

мощью 30-метровых траншей, имевших по три металлических конуса, сужающихся к горловине и врытых таким образом, чтобы верхний их край находился вровень с дном канавки. Показатель обилия – число зверьков, попавших в конусы за 10 суток работы одной канавки (на 10 кан.-сут.), и относительное число зверьков данного вида, выраженное в долях от общего отлова (индекс доминирования, %). При этом общий объем проведенных учетов превышает 360 тыс. ловушко-суток и более 9 тыс. канавко-суток. В итоге с помощью ловушко-линий было добыто более 12600 экз. рыжих полевок, а канавками – 1080.

## Результаты и обсуждение

Как показали результаты проведенных исследований, для рыжей полевки, как и для большинства других представителей мелких лесных грызунов, вполне можно считать характерными циклические изменения численности и соответствующих параметров демографической структуры населения [Krebs, Myers, 1974; Henttonen et al., 1984; Hansson, Henttonen, 1985]. Вместе с тем и нами [Ивантер, 1975, 1981, 2018; Ivanter, Osipova, 2000], и рядом других авторов [Fuller, 1969; Башенина, 1977; Hansson, 2002] были выявлены и нециклические популяции, причем находящиеся, как правило, на периферии видового ареала. Вместе с тем следует подчеркнуть, что даже там, где за популяцией, казалось бы, однозначно признается способность к строго ритмическим флуктуациям, чрезвычайно редки реальные случаи проявления правильных по амплитуде и частоте циклов [Ивантер, Жигальский, 2000]. При этом принято считать, что циклические популяции регулируются главным образом внутрипопуляционными механизмами, а нециклические – в основном внешними факторами. Вместе с тем нельзя исключить совместного экзо- и эндогенного влияния [Ивантер, 1975, 1981; Hansson, Henttonen, 1985]. Кроме того, как установлено рядом авторов, в оптимальных частях ареала внутрипопуляци-

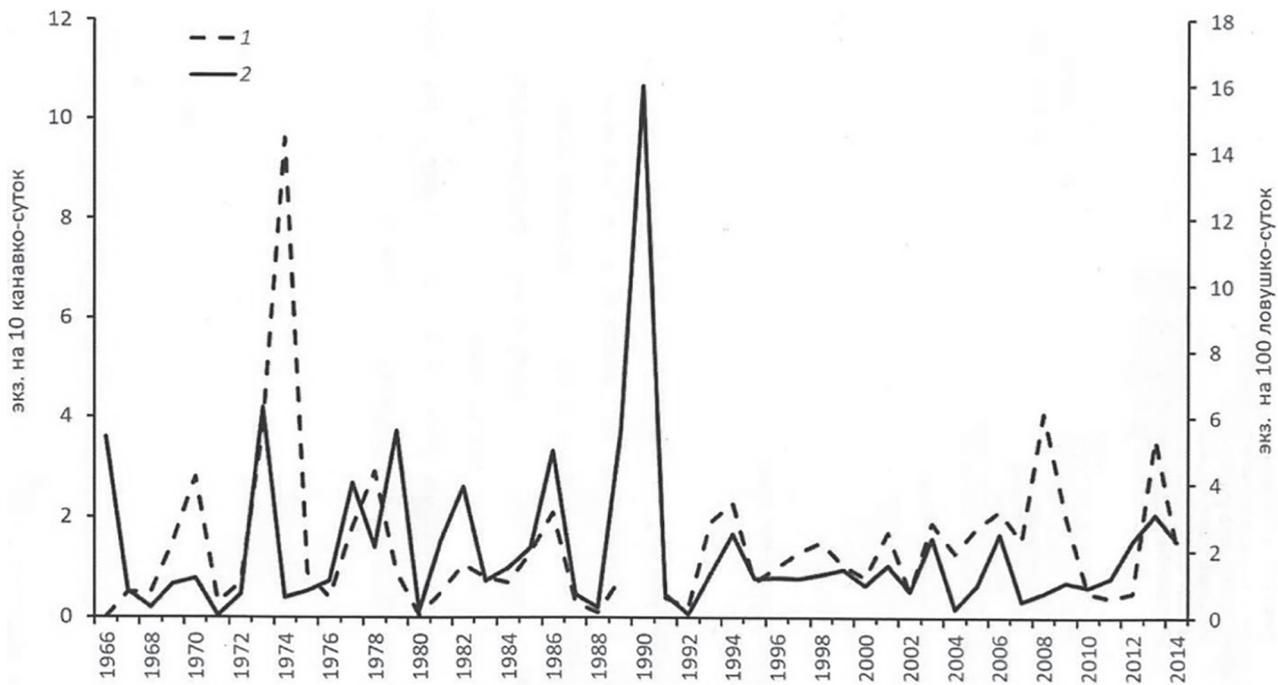


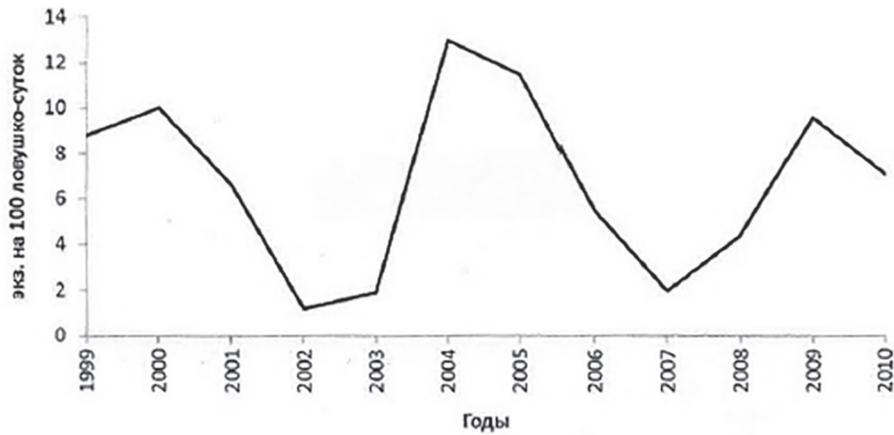
Рис. 1. Многолетняя динамика численности рыжей полевки в Приладожье: 1 – ловушки, 2 – канавки  
 Fig. 1. The long-term dynamics of red-backed vole abundance in the Lake Ladoga area: 1 – traps, 2 – grooves

онные факторы играют главную роль в регулировании численности грызунов, изменения которой почти не зависят от погодных и кормовых условий [Chitty, 1960; Christian, 1963; Кошкина, 1974; Poulet, 1996], тогда как в пессимальной зоне, в частности у северных границ распространения, возрастает роль внешних факторов, таких как глубина снежного покрова и сроки его разрушения, время наступления весны, весенние возвраты холодов, погодные условия в марте–апреле, урожай кормов и другие [Ивантер, 1975]. При этом в различных географических районах может происходить смена доминирования воздействий [Ивантер, 1981; Ivanter, Osipova, 2000]. На материалах многолетних наблюдений в Карелии мы, помимо решения прочих задач, попытались оценить распределение эффектов эндо- и экзогенных воздействий на динамику популяции рыжей полевки, обитающей на Северо-Западе России. Некоторые результаты этих исследований приводятся ниже.

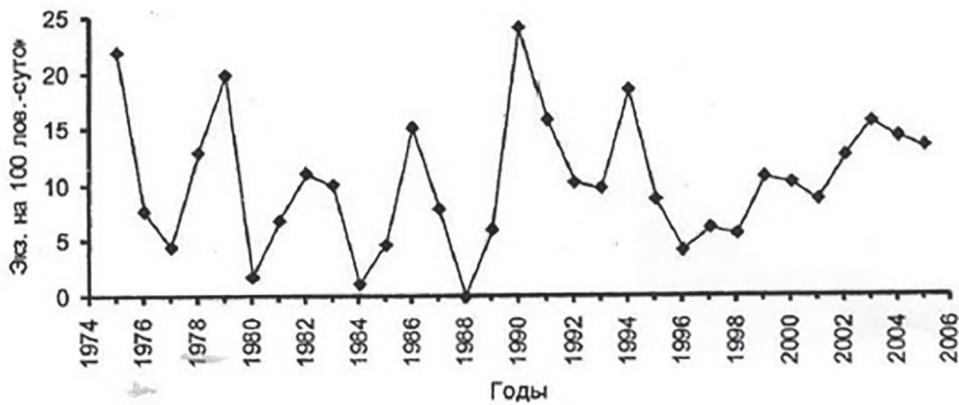
На рис. 1 показаны полученные в Приладожье данные по изменениям численности рыжих полевок на протяжении 50 лет (1965–2014 гг.). Эти материалы свидетельствуют о значительной амплитуде годовых колебаний численности вида. Максимальные показатели превышают минимальные в несколько десятков раз, причем даже за смежные годы численность ее изменялась в 10–20 раз. Подъемы численности, которым соответствовали среднегодовые показатели отлова в пределах 3–8 (а одна-

жды, в 1990 г., даже 16) экз. на 100 ловушко-суток, наблюдались в 1966, 1973, 1979, 1982, 1989–1990, 2003 гг.), то есть с интервалом в 2–13 лет, а глубокие депрессии (0,1–0,8 экз. на 100 ловушко-суток) – в 1967–1968, 1971–1972, 1974–1975, 1979, 1987–1988, 1991–1992, 2002, 2004, 2007–2008 гг. Продолжительность пика – 1–2, а глубоких депрессий – 2–3 года. Общая длительность цикла – от 3 до 15 лет. Таким образом, по всем параметрам обитающую в нашем регионе на северном пределе ареала популяцию рыжей полевки следует отнести к нециклическим. Она характеризуется также общей невысокой численностью, резкими неритмичными, с высокой амплитудой, колебаниями, свидетельствующими о крайней неустойчивости популяции и ее высокой чувствительности к внешним воздействиям.

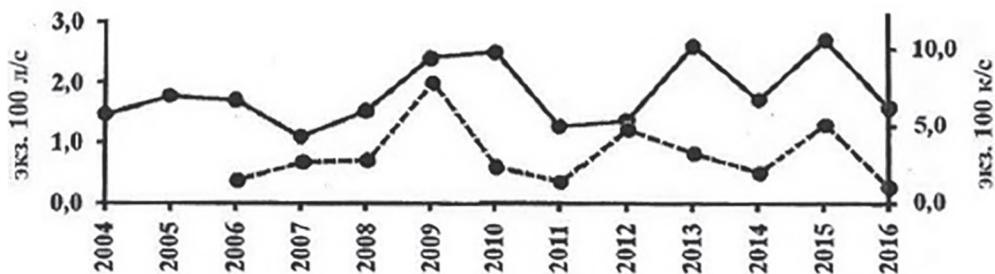
Анализ собственных и литературных данных позволяет сделать заключение об отсутствии полной синхронности в колебаниях численности рыжей полевки даже в различных пунктах одного региона (рис. 2), тем более нет ее в разных частях видовой ареала. Сопряженность хода динамики численности удастся подметить только для Лапландии и Карелии, но и здесь она неполная. На остальной территории аналогий еще меньше. Не совпадают по годам подъемы и падения численности, различна амплитуда колебаний, неодинакова длительность цикла и отдельных его фаз. Нередко одни и те же годы (например, 1940, 1949, 1953, 1955, 1959, 1963,



А



Б



В

Рис. 2. Изменения численности рыжей полевки по данным учетов в заповедниках «Костомукшский» (А), «Кивач» (Б) [по: Кутенков, 2006] и на стационаре «Каскеснаволоок» (В) [по: Якимова, 2018]

Fig. 2. Changes in the red-backed vole abundance according to the inventories in the reserves: Kostomuksha (A), Kivach (B) [after: Kutenkov, 2006] and at the Kaskesnavolok station (B) [after: Yakimova, 2018]

1971, 1980, 1990, 2006, 2010 и др.) оказываются в разных географических пунктах периодами то глубоких депрессий, то высоких пиков. Даже по отдельным частям такой сравнительно од-

нородной территории, как Карело-Мурманский край, годы высокой (и низкой) численности не всегда совпадают и численность вида часто изменяется в противоположных направлениях.

Все это затрудняет выделение «зон сходной динамики численности» рыжей полевки и дифференциацию ее циклов на «большие» и «малые», как сделано для ряда других видов мышевидных грызунов [Виноградов, 1934; Башенина, 1962]. Свойственные каждой из рассмотренных популяций отчетливые вспышки численности соответствуют, по-видимому, «малым волнам». Они имеют локальный характер, не проявляют широкой географической синхронности и четкой периодичности и вызываются местными причинами. Для них не удается подметить общей закономерности не только на протяжении всего ареала, но даже в пределах какой-либо одной достаточно большой его части, например, среднетаежной подзоны европейского Северо-Запада. Что же касается «больших волн» в виде четких 9–11-летних циклов, охватывающих обширные пространства, то их существование у рыжей полевки остается недоказанным.

Также не решен вопрос о закономерных географических отличиях в размахе годовых колебаний численности. По мнению большинства зоологов [Фалькенштейн, 1939; Наумов, 1945, 1972; Новиков, 1956; Ходашева, 1966 и др.], амплитуда динамики численности лесных полевок увеличивается на периферии ареала, в частности по мере движения с юга на север. Наименее устойчива численность рыжей полевки в северной тайге, где она зависит уже не только от обилия корма, но и от непосредственного воздействия погодных условий [Ходашева, 1966]. Напротив, в зоне оптимума численность рыжих полевок характеризуется высоким уровнем и устойчивостью, т. е. относительно малыми амплитудами колебаний по годам и сезонам [Тупикова, Коновалова, 1971]. Совершенно противоположного взгляда придерживаются Н. В. Башенина [1962, 1972], В. Л. Голикова и Н. И. Ларина [1966]. С их точки зрения, максимальные амплитуды колебаний численности присущи оптимальной части ареала, где вид процветает, а в условиях пессимума высота и частота подъемов уменьшаются.

Попытаемся разрешить этот вопрос на основе следующих фактов. В нашем распоряжении имеются собственные и литературные данные об уровне и амплитуде годовых колебаний численности рыжей полевки, относящиеся к разным частям ареала. Если распределить эти регионы по зонам оптимума и пессимума, то в первую попадают Удмуртия (средний за ряд лет показатель летне-осенней численности – 12,0 экз. на 100 ловушко-суток, размах колебаний в среднем 1:8), Окский заповедник (12,1; 1:12), Тульская обл. (22,0; 1:8), Эстония

(34,0; 1:3,3), южнотаежные леса Кировской обл. (17,8; 1:1,6), Приокско-Террасный заповедник (15,1; 1:10), Таллермановское лесничество (13,2; 1:15) и Московская обл. (13,0; 1:5,5), а в зону пессимума – Лапландия (7,2; 1:29), Карелия (2,2; 1:35), Печоро-Илычский заповедник (6,4; 1:28), Татария (4,7; 1:18), Северный Урал (1,8; 1:16), Кемеровская обл. (2,2; 1:25) и, наконец, Северная Финляндия (1,2; 1:22).

Все приведенные материалы говорят о том, что в зоне пессимума размах колебаний численности рыжей полевки, как правило, выше, чем в зоне оптимума. В первом случае плотность популяции изменяется по годам в 16–35 раз, во втором – в 1,6–15 раз. Это свидетельствует в пользу представления о более устойчивой численности вида в условиях оптимума и увеличении высоты и частоты подъемов на периферии ареала. Находящаяся в условиях пессимума популяция сильно разрежена и не всегда способна достаточно эффективно реализовывать внутривидовые авторегуляторные механизмы, призванные корректировать и смягчать действие внешних факторов. В то же время в зоне оптимума она существует в стабильно благоприятных условиях, вооружена более совершенными и эффективными адаптивными механизмами, приводящими плотность населения в соответствие с «емкостью угодий», и численность ее поэтому более высока и устойчива.

Для выяснения причин изменений численности рыжих полевок мы сопоставили отдельные годы исследований, сгруппировав их по уровню численности популяции (табл. 1). Анализ приведенных материалов позволяет заключить, что среди всего многообразия факторов, определяющих экологическую обстановку года, наиболее существенны для роста численности полевок сроки наступления весны, температура и сумма осадков в конце весны – начале лета и урожай семян хвойных деревьев. Годы высокой летне-осенней численности отличались ранним наступлением весенних явлений, теплой и умеренно влажной погодой в мае и хорошим урожаем семян сосны и ели в предшествующую осень. Размножение популяции проходило на этом фоне особенно интенсивно. Уже в июне в него вступали прибылые ранние выводки, благоприятная погода способствовала лучшей выживаемости молодняка, и численность полевок к концу лета резко возросла. Напротив, в годы с поздней, затяжной и холодной весной размножение начиналось позднее и протекало при неблагоприятных трофических условиях (неурожай семян, слабая вегетация и выгорание зеленой растительно-

Таблица 1. Экологическая характеристика периодов низкой, средней и высокой летне-осенней численности рыжей полевки

Table 1. Ecological description of periods of low, medium, and high estiva-autumnal abundance of the red-backed vole

Показатель Index	Годы низкой численности Years of low abundance	Годы средней численности Years of medium abundance	Годы высокой численности Years of high abundance
Численность полевков (экз. на 100 ловушек) Abundance of voles (specimens per 100 traps)	0,5 (0,1–0,8)	1,7 (1–2,5)	4,6 (3,1–8,1)
Среднесуточная температура (°C): Average daily temperature (°C):			
апреля / April	+1,2 (–0,3...+4,4)	+2,6 (+0,9...+5,0)	+1,3 (–4...+3,6)
мая / May	+6,3 (+4,5...+8,2)	+8,1 (+5,6...+9,9)	+9,0 (+5,9...+12,2)
июня / June	+14,3 (+11,7...+16,6)	+13,3 (+10,5...+15,2)	+12,9 (+11,4...+16,0)
июля–августа / July–August	+15,3 (+13,8...+18,6)	+15,5 (+13,0...+17,7)	+14,9 (+13,9...+16,1)
октября предшествующего года October of the previous year	+3,6 (+0,2...+6,0)	+3,0 (0...+6,9)	+3 (+0,4...+4,4)
ноября предшествующего года November of the previous year	–2,7 (–4,6...+1,3)	+3,0 (0...+6,9)	+3,0 (+0,4...+4,4)
предшествующей зимы previous winter	–8,4 (–13,7...–4,4)	–9,5 (–12,4...–12,1)	–9,1 (–14,7...–3,7)
Дата установления устойчивого снежного покрова Date of permanent seasonal snow cover appearance	26.11 (25.10–12.01)	18.11 (1–26.11)	19.11 (29.10–25.11)
Глубина снега в январе–феврале (см) Snow depth in January–February (cm)	37,6 (6,0–54,5)	47,1 (22,0–71,5)	42,5 (8,5–64,5)
Число дней с образованием приземной ледяной корки Number of days ground ice crust	6,4 (1–11)	2,9 (0–7)	1,4 (0–2)
Дата разрушения снежного покрова Date of snow cover breaking	1.04 (24.03–21.04)	3.04 (17.03–18.04)	1.04 (18.03–12.04)
Сумма осадков (мм): Precipitation amount (mm)			
за апрель–июнь April–June	128,8 (70,9–200,2)	129,2 (74,3–170,5)	141,5 (96,9–221,9)
за июль–август July–August	148,5 (97,3–254,4)	129,0 (60,4–242,5)	148,9 (87,6–235,6)
Урожай семян в предшествующем году (баллы): Seed production in the previous year (score):			
ели / spruce	1,8 (0–3,7)	1,3 (0–2,6)	2,2 (0–2,6)
сосны / pine	1,5 (0–2,9)	1,8 (0–3,1)	2,9 (2–3,3)

сти в связи с недостатком влаги в июне–июле). В результате оно отличалось низкой интенсивностью и не компенсировало высокой смертностью молодняка.

Для численности полевков имеют значение и зимние условия существования – глубина снежного покрова и особенно – ранние сроки его установления, способствующие лучшей сохранности уходящего на зимовку поголовья. Периодам высокой летне-осенней численности, как правило, предшествовали многоснежные мягкие зимы, а депрессиям – холодные, с поздним установлением снежного покрова и оттепелями с последующими морозами, вызывающими образование приземной ледяной

корки. Неблагоприятны для зверьков затяжные осенние дожди, чередующиеся с заморозками и мокрым быстро стаивающим снегом. Не менее критическим оказывается и период весеннего снеготаяния, особенно возвраты холодов после разрушения снежного покрова. Осенью и весной организм животного, и прежде всего механизмы терморегуляции, находятся в стадии перестройки, и полевки в этот период особенно чувствительны к неблагоприятным внешним воздействиям.

Значительное число лет наблюдений позволило провести дисперсионный анализ влияния различных факторов на летне-осеннюю численность рыжей полевки (табл. 2). Вычи-

Таблица 2. Дисперсионный анализ влияния различных факторов на летне-осеннюю численность рыжей полевки  
 Table 2. Variance analysis of different factors impact on the estiva-autumnal abundance of the red-backed vole

Фактор Factor	Показатель силы влияния ( $\eta^2$ ) Index of impact ( $\eta^2$ )	Показатель достоверности (F) Reliability index (F)	Степень достоверности влияния (p) Impact reliability
Среднесуточная температура: Average daily temperature:			
апреля / April	0,11	0,9	< 0,95
мая / May	0,61	15,7	> 0,999
июня / June	0,23	3,1	< 0,95
Сумма осадков за апрель–июнь Precipitation amount in April–June	0,08	0,8	< 0,95
Сроки наступления весны (по разрушению снежного покрова и переходу температур через 0 и 5 °С) Spring onset (according to snow cover breaking and temperature transition via 0 and 5 °С)	0,35	4,3	> 0,95
Глубина снежного покрова в предшествующую зиму (январь–март) Depth of snow cover in the previous winter (January– March)	0,04	0,5	< 0,95
Среднесуточная температура декабря–февраля Average daily temperature in December–February	0,06	0,6	< 0,95
Урожай семян за предшествующий год: Seed production in the previous year:			
ели / spruce	0,03	0,5	< 0,95
сосны / pine	0,41	5,6	> 0,95
Урожай ягод черники и брусники Bilberry and lingonberry abundance	0,02	0,4	< 0,95
Урожай грибов Mushrooms abundance	0,01	0,3	< 0,95

сленные этим методом показатели свидетельствуют о том, что каждый из факторов в отдельности не оказывает решающего воздействия на рост численности полевок. Исключение составляют три фактора: среднесуточная температура мая, сроки наступления весны и урожай семян сосны, сила влияния которых достаточно велика (35–61 %) и статистически достоверна ( $p > 0,95$ ). Это позволяет рассматривать их в качестве ведущих, но далеко не единственных в комплексе причин, определяющих рост численности рыжих полевок в Карелии. Вместе с тем следует иметь в виду, что совпадение хода численности полевок с урожайностью семян сосны может быть обусловлено не столько значением последних в питании грызунов (т. е. прямой причинной связью), сколько тем, что оба эти явления контролируются одними и теми же экологическими факторами (прежде всего метеорологическими) и поэтому изменяются параллельно, хотя непосредственно между собой не связаны.

Связь численности с осадками более сложная и неоднозначная, отчего она и не улавливается дисперсионным методом. Для полевок, по-видимому, одинаково неблагоприятны

как слишком засушливые годы (1954, 1959, 1965, 1972) с суммой осадков за апрель–июнь менее 75 мм, так и дождливые, с суммой более 150 мм (1951, 1952, 1961, 1967), особенно если дождливая весна характеризуется одновременно низкими температурами. Например, в годы с суммой осадков за апрель–июнь более 150 и менее 110 мм улов зверьков составил в среднем 1,4 и 1,6 экз. на 100 ловушко-суток, а в годы с суммой в пределах 110–150 мм – 2,7. Что же касается остальных рассмотренных факторов, то невозможность обнаружения их влияния методом дисперсионного анализа отнюдь не означает отсутствие такового в действительности. Эти факторы действуют во взаимосвязанном комплексе, представляют собой сложное неоднозначное явление, и каждый из них в отдельности не способен вызвать эффект, достаточно сильный для того, чтобы его можно было уловить формальным статистическим приемом. Тем не менее они способны ослаблять или усиливать действие решающих факторов, а иногда и сами становятся таковыми.

Все рассмотренные факторы определяют в основном рост населения полевок, обеспечи-

вая реализацию высокого потенциала размножения популяции, и обуславливают подъемы и «пики» численности. В известной мере они могут способствовать и падению численности, препятствуя вступлению в размножение прибылых зверьков, увеличивая их смертность, сужая репродуктивный период и т. д. В то же время спады численности могут происходить и в благоприятных условиях – при обилии корма и хорошей погоде. Это наблюдается в годы высокой весенней плотности популяции, когда, несмотря на оптимальную экологическую обстановку, размножение зверьков проходит с низкой интенсивностью вследствие действия внутривидовых адаптивных механизмов. Их тормозящее действие начинается обычно еще в год пика численности, в конце репродуктивного периода, вызывая более раннее, чем в годы депрессий, затухание размножения. Но особенно отчетливо проявляется оно в мае–июле следующего года.

Вместе с тем необходимо иметь в виду, что в условиях Карелии, как и в большинстве других регионов европейского Северо-Запада, где плотность популяции рыжей полевки сравнительно невысока, действие авторегуляторных внутривидовых механизмов проявляется гораздо слабее, чем в условиях стабильно высокой плотности населения вида. Они обнаруживаются в таежных популяциях лишь в годы наиболее резких подъемов численности, а в остальное время динамическое равновесие между численностью зверьков и ресурсами местообитания достигается без участия этих процессов. Подъемы численности контролируются тогда внешними факторами и эмиграцией, а потери компенсируются высокой репродуктивной способностью популяции.

Стабильно низкая численность снимает необходимость в специфических механизмах, сдерживающих рост населения посредством подавления созревания молодняка, как это имеет место в ситуациях высокой плотности. Наоборот, главной задачей популяции становится реализация максимального потенциала размножения для обеспечения пополнения в условиях всевозрастающей убыли.

К сказанному остается добавить результаты предпринятого нами на основе многофакторного анализа все тех же материалов из Приладожья специального исследования механизмов, контролирующих плотность и структуру популяции рыжей полевки с определением иерархии вкладов разнообразных экзо- и эндогенных факторов в динамику ее численности [Ивантер, Жигальский, 2000]. Как показывают данные табл. 2, доля объяснимой влиянием

экзогенных и эндогенных факторов дисперсии для группы зимовавших полевок в июне равна 98 %, т. е. всего 2 % изменчивости их численности в этот месяц определяется действием каких-то других причин. Поголовье перезимовавших животных в июне определяют погодные условия (80 % контролируемой дисперсии), среди которых доля объяснимой дисперсии, связанная с колебаниями количества осадков и температуры воздуха в сентябре и октябре предшествующего года, составляет 35 %. На долю изменений погодных условий в апреле и мае приходится 27 % общей дисперсии, а воздействие метеорологических факторов с декабря по февраль на численность перезимовавших полевок не превышает 18 %. Толщина снежного покрова с января по март менее чем на 1,5 % определяет численность перезимовавших, но с ноября по февраль этот фактор вносит в модификацию зимней выживаемости более половины объясняемой дисперсии (48 % из 91,7). Причем во всех случаях увеличение толщины снежного покрова вызывает снижение смертности полевок в осенне-зимне-весенний период.

Второй по степени воздействия фактор, определяющий смертность, – погодные условия сентября и октября (они объясняют 24 % дисперсии), и лишь 20 % общей изменчивости приходится на колебания количества осадков и температур воздуха с декабря по март. Кормовые условия, так же как и численность и структура населения, в июне оказывают весьма слабое воздействие на обилие и выживаемость полевок. Структура и численность поголовья полевок осенью предыдущего года также влияют на выживание зверьков, но могут определять его лишь на 4 %, тогда как поголовье полевок в июне – на 18 %.

Интенсивность размножения полевок всех возрастов в июне не ограничена: перезимовавшие самки практически все участвуют в размножении, а из молодых – только принадлежащие к ранним выводкам. В группе 1–2-месячных зверьков участие в размножении также в основном определяется временем достижения полового созревания, которое для них минимально и у отдельных особей составляет 25–30 дней.

В июле средняя многолетняя численность полевок возрастает с 2 до 3 на 100 ловушко-суток. Казалось бы, такие небольшие ее изменения не могут привести к существенным последствиям, но, как видно из табл. 1, их вполне достаточно для того, чтобы значительно перестроить распределение эффектов воздействующих факторов. В июле основное влияние

на популяционные процессы оказывает состояние самой популяции, ее численность и структура. Перезимовавшие зверьки составляют в это время 28 % от общего числа полевок, и все они участвуют в размножении. Наиболее многочисленна группа 1–2-месячных животных. Ее доля достигает 72 %, но в размножении принимает участие только 45 % зверьков. Несмотря на существенные различия в численности, потенциальный рост популяции примерно в равной степени обеспечивается животными обеих возрастных категорий.

Перезимовавшие зверьки по-прежнему все участвуют в размножении, а репродуктивная активность 1–2-месячных самок (доля размножающихся) во многом определяется той обстановкой, в которой они живут. Большая доля неконтролируемой дисперсии, вероятно, связана с тем, что в период быстрого популяционного роста вступление в репродуктивный процесс молодых зверьков в значительной степени определяется случайными сочетаниями внутренних свойств популяции и внешних факторов (популяция в это время реагирует даже на малые изменения условий существования). Наиболее значимое воздействие (39 %) на размножение молодых полевок оказывает общая численность популяции в июне. Ее увеличение приводит к снижению доли участвующих в размножении молодых самок. Причем вклад самок в эти процессы можно оценить в 35 %, а самцов – только в 14. В данном случае, скорее всего, имеет место не прямое влияние численности самцов на репродуктивную активность самок, а какой-то опосредованный или параллельный процесс. Погодные условия могут внести не более 7 % в изменчивость процессов размножения самок. В июле на репродуктивную активность самок статистически достоверно влияют количество осадков в мае и в июне и среднемесячные температуры воздуха в июле. Из всех рассмотренных показателей предшествующего состояния популяции лишь численность перезимовавших самок в июне оказывает тормозящее влияние на процессы размножения молодых самок.

Половое созревание прибылых самок в июле в еще большей степени определяется численностью и составом полевок в этом месяце (эндогенные факторы настоящего времени): доля названной группы факторов в объясняемой дисперсии составляет 64 %. Если относительное количество беременных и кормящих самок испытывает на себе наибольшее воздействие со стороны общего обилия зверьков в июле и доли среди них перезимовавших самок, то процент в популяции неполовозрелых

самок главным образом связан с численностью 1–2-месячных зверьков (чем многочисленнее молодые полевки, тем больше среди них неполовозрелых). Вклад изменений числа молодых зверьков в контролируемую дисперсию составляет 41 %. Перезимовавшие животные оказывают заметно меньшее влияние на вступление в размножение молодых самок: эффект от изменений их числа близок к 10 %. Погодные условия (температура воздуха и количество осадков) в июле, как и предыстория популяции (численность и состав населения в июне), очень слабо влияют на процессы созревания молодых самок.

Определяющими половое созревание 1–2-месячных самцов, как и репродуктивную активность самок этого возраста, являются эндогенные факторы: доля связанной с ними объясняемой дисперсии составляет 71 % (из общих 83 %). При этом если на половое созревание самок основное воздействие оказывают состояние и уровень численности в настоящий момент, то у самцов наибольшая часть дисперсии (41 %) приходится на предшествующие популяционные ситуации (табл. 2). Наиболее существенную роль в этой группе факторов играют численность перезимовавших и молодых самцов и общая доля размножающихся самок в июне. Среди популяционных показателей, характерных для настоящего момента, основное влияние на половое созревание самцов оказывает численность молодых самцов и самок (22 и 30 % дисперсии приходится на эти группы). Возрастание эффектов предшествующих популяционных ситуаций, по сравнению с влиянием состава и обилия населения в данный момент, вызвано тем, что самцы гораздо раньше начинают реагировать на изменение плотности и связанные с ними популяционные процессы (снижая скорость полового созревания и активность участия в размножении). Погодные условия оказывают незначительное влияние на половое созревание самцов. Их воздействие на репродуктивные функции молодых самцов и самок не превышает 10 %.

Распределение факторов по их воздействию на популяционные показатели размножающихся и неполовозрелых самцов и самок в июле аналогично их распределению для 1–2-месячных полевок. В августе численность популяции возрастает до 4 экз. на 100 ловушко-суток (рис. 3 и 4). Население полевок состоит в это время из трех возрастных групп: перезимовавшие и прибылые 3–6- и 1–2-месячного возраста, но наиболее многочисленны самые молодые полевки (более 85 % общего поголовья). Возрастает, по сравнению с июлем, и ре-

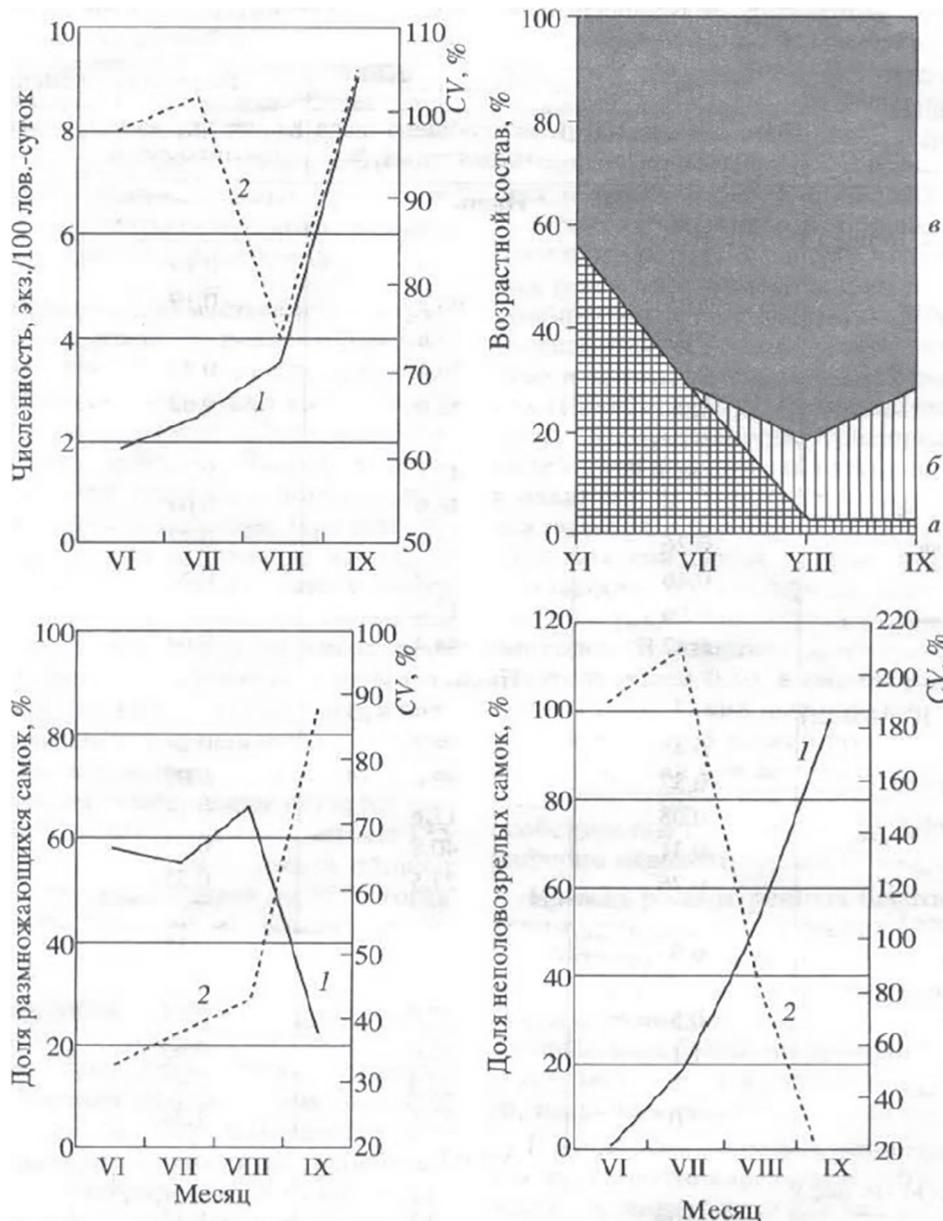


Рис. 3. Среднестатистические значения демографических характеристик популяции рыжей полевки в ельниках-зеленомошниках (по данным Ладожского стационара).

Здесь и на рис. 4: 1 – показатель, 2 – коэффициент вариации; а – перезимовавшие особи, б – в возрасте 3–6 мес., в – в возрасте 1–2 мес.

Fig. 3. The average values of the demographic characteristics of the red-backed vole population in green-spruce forests (according to the Ladoga station)

Here and in Fig. 4: 1 – indicator, 2 – coefficient of variation; a – overwintered specimens, б – at the age of 3–6 months, в – at the age of 1–2 months

продуктивная активность этих звеньев; доля размножающихся среди 1–2-месячных самок становится равной 57 %, самцов – 39 %. Самая малочисленная группа – перезимовавшие (их доля в популяции всего 2 %). Невелико и поголовье животных раннелетних выводков (12 % в общем отлове). Несмотря на то что все самки данных возрастных групп принимают учас-

тие в размножении, их вклад в популяционный прирост населения не превышает 20 %, поэтому изменения общей численности популяции в августе обусловлены главным образом либо включением, либо исключением из размножения молодых самок.

Как и в июле, интенсивность размножения 1–2-месячных полевок в августе во многом

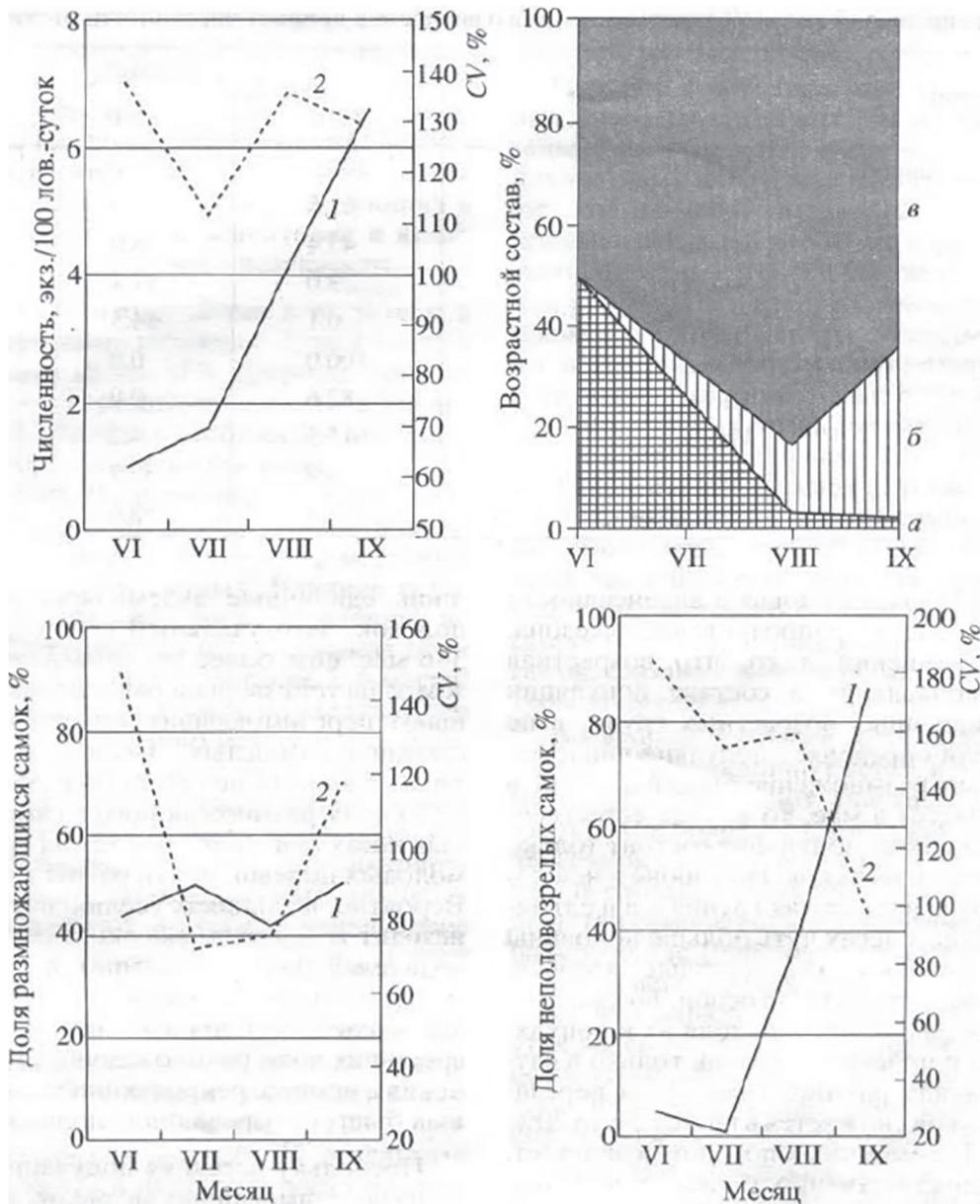


Рис. 4. Среднестатистические значения демографических характеристик популяции рыжей полевки во вторичных лиственных и смешанных лесах (по данным Ладожского стационара)

Fig. 4. The average values of the demographic characteristics of the red-backed vole population in the secondary deciduous and mixed forests (according to the Ladoga station data)

определяется эндогенными факторами. Однако если в июле она в основном была связана с численностью и структурой населения этого же периода, то в августе самый большой вклад в изменения репродуктивной активности вносят состав и обилие животных в предшествующие месяцы. В частности, при увеличении численности 1-2-месячных самок и самцов в июле снижается доля размножающихся самок в августе (часть дисперсии, объясняемой этим влиянием, равняется 27%). Обнаружен-

ное воздействие июльской численности молодых полевок на репродукцию популяции в августе имеет хорошо интерпретируемый биологический смысл: чем больше молодых зверьков было в июле, тем, естественно, больше молодых зверьков будет в августе. Эти животные по крайней мере на месяц старше тех, которые родились в июле, и в августе могли приступить к размножению.

Половое созревание молодых полевок и вступление их в размножение блокируется

более взрослыми животными. Уровень воздействия июльской численности перезимовавших на размножение молодых зверьков в августе ниже и не превышает 17 %, августовская плотность может объяснить лишь 16 % контролируемой дисперсии. Погодные условия еще меньше влияют на размножение молодых животных.

Вместе с тем это зависит и от времени наблюдений. Если в июле доля размножающихся прибылых самок в значительной степени определяется эндогенными факторами при явном преобладании воздействия предыстории популяции, то в августе влияние эндогенных механизмов выражено не столь значительно. При этом наиболее весом вклад обилия и структуры популяции в исследуемый момент. В данном случае максимальное регулирующее воздействие оказывает численность прибылых зверьков 1–2-месячного возраста. Доля дисперсии, объясняемая влиянием этих полевков, составляет 28 из 31 % приходящихся на эту группу воздействий. Перезимовавшие полевки и 3–6-месячные зверьки, как и самые молодые, также замедляют скорость полового созревания 1–2-месячных самок, но степень их влияния не превышает 3 %.

Влияние предшествующих популяционных ситуаций (численность и состав популяции в июле) может быть оценено в 13 %, и практически все оно приходится на изменения, происходящие в группе 1–2-месячных полевков. Погодные условия, а среди них температура воздуха в июле (24 %) и августе (5,6 %), оказывают достаточно интенсивное тормозящее действие на половое созревание молодых самок; 49 % объясняемой дисперсии определяется действием погодных условий.

Половое созревание молодых 1–2-месячных самцов в августе подвержено влиянию предшествующих состояний популяции (их вклад в общую изменчивость 34 %), обилия и состава населения в настоящий момент (22 %) и погодных условий (28 %), а это означает, что воздействие случайных и неконтролируемых факторов не превышает 16 %. Из июльских характеристик популяции (предыстория) изменения численности прибылых самцов и самок оказывают наибольшее воздействие на скорость полового созревания молодых самцов (32 и 34 %). В августе самой большой эффективностью обладают колебания численности молодых самцов (чем больше в августе 1–2-месячных самцов, тем больше в них неполовозрелых). Температура воздуха в июле (15,9 %), августе (8,2 %) и количество осадков в августе (4 %) суммарно составляют 28 % из общей объясняемой дисперсии (83 %).

Общее количество участвующих в размножении и неполовозрелых самцов и самок находится под контролем всех анализируемых нами факторов. Распределение их эффектов приведено в табл. 2. Хорошо видно, что все общие для популяции показатели размножения определяются главным образом внутривидовыми факторами (их доля в общей дисперсии превышает 50 %), но вместе с тем по сравнению с июлем существенно возросла (до 27 %) роль погодных условий (температура воздуха и количество осадков в июле и августе).

Ход сезонных изменений численности рыжей полевки показан на рис. 3 и 4. При средней интенсивности размножения наибольшее число зверьков ловится в первой половине осени – в сентябре и начале октября, а нарастание численности проходит невысоким темпом. С мая по октябрь она увеличивается лишь в 8 раз. Еще медленнее растет численность в годы депрессий. С мая по октябрь улов возрастает не более чем в 5–6 раз, причем максимум его приходится на самые поздние сроки (вторая половина октября). В годы интенсивного размножения относительно немногочисленного весеннего поголовья (1966, 1970, 1973–1974, 1979, 1982, 1989, 2006, 2008, 2013) максимум отловов наступает уже в июле–августе, и численность популяции увеличивается к этому времени в 20–40 раз. В дальнейшем в связи с авторегуляторным торможением репродукции и возрастающей смертностью население полевков прогрессивно сокращается вплоть до ухода на зимовку.

## Заключение

Как показали проведенные исследования, движению численности изучаемого вида на северном пределе распространения присущи более широкие, чем в оптимуме ареала, достигающие многих десятков крат амплитуды, аритмичность и полифакторная обусловленность многолетних флуктуаций. При этом основными механизмами регуляции численности популяций в этих условиях являются экзогенные, в основном погодно-фенологические (меньше – кормовые, межвидовая конкуренция или другие), факторы, отличающиеся аритмией, длительностью, а нередко и крайней экстремальностью.

Основные экологические черты и адаптивные комплексы, и в частности характер и ход многолетней динамики численности вида, обусловленные жизнью на северной периферии ареала, отличаются значительной лабильностью и гармоничной согласованностью с плотностью и состоянием популяций, а также

с внешними факторами среды. Вместо узких специальных приспособлений индивидуально-ранга таежные виды реализуют широкие популяционные адаптивные комплексы, отличающиеся динамичностью и высокой скоростью компенсаторной перестройки.

Проведенные, в том числе и нами на примере рыжей полевки, исследования подтвердили известное положение о том, что в экологическом центре (оптимуме) ареала плотность популяции не только выше, но и устойчивее, тогда как на периферии она колеблется в большем диапазоне [Фалькенштейн, 1939; Наумов, 1945, 1972; Haldane, 1956; Новиков, 1956; Ходашева, 1966; Майр, 1968 и др.]. Вслед за Д. Кристианом [Christian, 1970] мы склонны рассматривать это как приспособление к расселению вида в процессе его дальнейшей эволюции. В условиях пессимума популяция сильно разрежена, не обладает достаточно действенным популяционным контролем и численность ее лимитируется в основном внешними факторами.

Вследствие этого резкие флуктуации периферических популяций способствуют генетическому обороту (через «популяционные волны») и обеспечивают эволюционные преобразования, ведущие к завоеванию видом новых территорий, образованию новых популяций и даже видов. Периферические популяции – важнейшие эволюционные форпосты вида. Именно здесь разворачиваются главные эволюционные события, приводящие к адаптивному формообразованию и открывающие пути к дальнейшему расселению вида. Адаптация периферических популяций, как мы видели на примере и рыжей полевки, и большинства других представителей мелких лесных млекопитающих, находится здесь в стадии становления, и то обстоятельство, что полной приспособленности так и не достигается, определяет постоянную «готовность» вида к микроэволюционным изменениям в ответ на изменения среды, т. е. в конечном счете страхует вид от вымирания, придает ему дополнительную стойкость посредством генетической и экологической лабильности.

Анализ полученных данных позволяет сделать однозначный вывод о том, что по крайней мере в условиях Восточной Фенноскандии численность рыжей полевки, как и большинства других мелких млекопитающих, обитающих у северных границ ареала, находится под контролем сложного сочетания целого ряда экзогенных и эндогенных факторов. Все они действуют в неразрывном комплексе, и выделить из них главные практически невозможно. К тому же результат их действия неоднозначен

и зависит от состояния популяции, ее численности и структуры, а также от стадии цикла и особенностей биоценоза. Вся совокупность факторов среды вместе с плотностью популяции, ее организацией и «емкостью угодий» мы объединяем в понятие «экологическая ситуация» и считаем, что именно на нее, а не на отдельные экзо- и эндогенные факторы следует ориентироваться при прогнозировании и управлении численностью видов организацией популяции.

Отражая количественную сторону взаимоотношений популяций со средой, динамика численности представляет итог борьбы за существование в ее широком понимании. В оптимуме ареала это выражается в мобилизации стабилизирующих, и прежде всего авторегуляторных, механизмов. Иначе обстоит дело в таежной зоне, где многие виды, включая и рыжую полевку, находят северный предел распространения. Здесь численность популяций невысока и очень изменчива, во-первых, потому, что они недостаточно вооружены компенсаторными механизмами, в том числе внутривидовыми, а главное, не могут их реализовывать в условиях низкой плотности населения, и во-вторых, в связи с крайним непостоянством и аритмией внешних факторов, оказывающих на слабозащищенную популяцию многообразное, сильное и неоднозначное воздействие. В связи с этим автоматизм и четкая периодичность флуктуаций сменяются на таежном Севере неправильным, «рваным» ритмом, отражающим неравномерные изменения всей экосистемы. Этим же можно объяснить расхождения в ходе движения численности у территориально и экологически близких популяций и отдельных родственных видов, в разной степени чувствительных к непосредственному влиянию внешних условий. Следовательно, и в данном случае процесс приспособления периферических популяций к экстремальным и изменчивым северным условиям идет не по пути стабилизации, что поставило бы их перед угрозой вымирания, а в направлении выработки максимальной экологической лабильности.

## Литература

- Башенина Н. В. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 355 с.
- Башенина Н. В. Основные пути адаптаций мышевидных грызунов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Свердловск, 1972. 32 с.
- Башенина Н. В. Экология обыкновенной полевки и некоторые черты ее географической изменчивости. М.: Изд-во МГУ, 1962. 307 с.

Виноградов Б. С. Материалы по динамике фауны мышевидных грызунов СССР. Л., 1934. 298 с.

Голикова В. Л., Ларина Н. И. Географические изменения уровня и динамики численности лесных мышевидных грызунов в европейской части СССР // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1966. Вып. 8. С. 92–131.

Ивантер Э. В. Очерки популяционной экологии мелких млекопитающих на северной периферии ареала. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2018. 770 с.

Ивантер Э. В. Динамика численности // Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. С. 245–267.

Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 249 с.

Ивантер Э. В., Жигальский О. А. Опыт популяционного анализа механизмов динамики численности рыжей полевки на северном пределе ареала // Зоол. журн. 2000. Т. 79, вып. 8. С. 976–990.

Кошкина Т. В. Взаимоотношения близких видов мелких грызунов и регуляция их численности // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1974. Вып. 8. С. 5–27.

Кутенков А. П. Тридцать лет работы стационаров по учету мелких млекопитающих в заповеднике «Кивач»: основные итоги и обсуждение результатов // Труды Гос. природ. заповедника «Кивач». Вып. 3. Петрозаводск, 2006. С. 80–106.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Изд-во иностр. лит., 1968. 596 с.

Наумов Н. П. Структура и саморегуляция биологических макросистем // Биологическая кибернетика. М.: Наука, 1972. С. 89–111.

Наумов Н. П. Географическая изменчивость динамики численности животных и эволюция // Журн. общ. биол. 1945. Т. 6, вып. 1. С. 113–126.

Новиков Г. А. Еловые леса как среда обитания и роль в их жизни млекопитающих и птиц // Роль животных в жизни леса. М.: Изд-во МГУ, 1956. С. 21–304.

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.

Фалькенштейн Б. Ю. Некоторые эколого-географические закономерности динамики численно-

сти мышевидных грызунов // Защ. раст. 1939. Т. 18. С. 13–21.

Ходашева К. С. О географических особенностях структуры населения наземных позвоночных животных // Зональные особенности населения наземных животных. М.: Наука, 1966. С. 7–37.

Якимова А. Е. Результаты мониторинга мелких млекопитающих в Средней Карелии // Труды КарНЦ РАН. 2018. № 1. С. 67–80. doi: 10.17076/bg642

Chitty D. Population processes in the vole and their relevance to general theory // Can. J. Zool. 1960. Vol. 38, no. 1. P. 99–133.

Christian J. J. Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation of population growth // Physiol. Mammal. 1963. Vol. 1. P. 189–353.

Christian J. J. Social subordination, population density and mammalian evolution // Science. 1970. Vol. 168, no. 3927. P. 248–294.

Fuller W. A. Changes in numbers of three species of small rodent near Great Slave Lake, n. w. t. Canada, 1964–1967, and their significance for general population theory // Ann. Zool. Fenn. 1969. Vol. 6, no. 2. P. 113–144.

Haldane J. B. S. The relation between density regulation and natural selection // Proc. Roy. Soc. London. 1956. Ser. B. Vol. 145. P. 111–132.

Hansson L. Dynamics and trophic interactions of small rodents landscape or regional effects on spatial variation? // Oecologia. 2002. Vol. 130. P. 259–266. doi: 10.1007/s004420100802

Hansson L., Henttonen H. Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover // Oecologia. 1985. Vol. 67, no. 3. P. 394–402.

Henttonen H., Tast J., Viitala J., Kaikusalo A. Ecology of cyclic rodents in northern Finland // Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn. 1988. Vol. 25. P. 61–77.

Ivanter E. V., Osipova O. V. Population dynamics of Bank Vole in Eastern part of its distribution range // Polish J. Ecol. 2000. Vol. 48. P. 179–195.

Krebs C. J., Myers J. H. Population cycles in small mammals // Adv. Ecol. Res. London-New York. 1974. Vol. 8. P. 267–399.

Poulet A. R. The ecological basis of forecasting rodent outbreaks in a Sachelian // Acta Zool. Fennica. 1996. Vol. 47. P. 197–211.

Поступила в редакцию 24.06.2019

## References

Bashenina N. V. Puti adaptatsii myshevidnykh gryzunov [Adaptation pathways of mouse-like rodents]. Moscow: Nauka, 1977. 355 p.

Bashenina N. V. Osnovnye puti adaptatsii myshevidnykh gryzunov [The main ways of mouse-like rodents adaptation]: Summary of DSc. (Dr. of Biol.) thesis. Sverdlovsk, 1972. 32 p.

Bashenina N. V. Ekologiya obyknovЕННОI polevki i nekotorye cherty ee geograficheskoi izmenchivosti [Ecology of the common vole and some features of its geographical variability]. Moscow: Izd-vo MGU, 1962. 307 p.

Fal'kenshtein B. Yu. Nekotorye ekologo-geograficheskie zakonomernosti dinamiki chislennosti myshevidnykh gryzunov [Some ecological and geographical

patterns of the dynamics of mouse-like rodents abundance]. Zashch. rast. [Plant Protection]. 1939. Vol. 18. P. 13–21.

Golikova V. L., Larina N. I. Geograficheskie izmeneniya urovnya i dinamiki chislennosti lesnykh myshevidnykh gryzunov v evropeiskoi chasti SSSR [Geographical changes in the level and dynamics of the abundance of forest mouse-like rodents in the European part of the USSR]. Fauna i ekol. gryzunov [Fauna and Ecol. of Rodents]. Moscow: Izd-vo MGU, 1966. Iss. 8. P. 92–131.

Ivanter E. V. Oчерki populyatsionnoi ekologii melkikh mlekopitayushchikh na severnoi periferii areala [Essays on the population ecology of small mammals

in the northern periphery of the range]. Moscow: KMK, 2018. 770 p.

Ivanter E. V. Dinamika chislennosti [Population dynamics]. *Evropeiskaya ryzhaya polevka* [European red-backed vole]. Moscow: Nauka, 1981. P. 245–267.

Ivanter E. V. Populyatsionnaya ekologiya melkikh mlekopitayushchikh taezhnogo Severo-Zapada SSSR [The population ecology of small mammals of the taiga in the North-West of the USSR]. Leningrad: Nauka, 1975. 249 p.

Ivanter E. V., Zhigal'skii O. A. Opyt populyatsionnogo analiza mekhanizmov dinamiki chislennosti ryzhei polevki na severnom predele areala [Mechanisms of abundance dynamics of red-backed voles at the northern limit of the range: an experience of population analysis]. *Zool. zhurn.* [Zool. J.]. 2000. Vol. 79, iss. 8. P. 976–990.

Khodasheva K. S. O geograficheskikh osobennostyakh struktury naseleniya nazemnykh pozvonochnykh zhivotnykh [On the geographical features of the population structure of terrestrial vertebrates]. *Zonal'nye osobennosti naseleniya nazemnykh zhivotnykh* [Zonal features of the terrestrial animal population]. Moscow: Nauka, 1966. P. 7–37.

Koshkina T. V. Vzaimootnosheniya blizkikh vidov melkikh gryzunov i regulyatsiya ikh chislennosti [The relationship between closely related species of small rodents and their abundance regulation]. *Fauna i ecol. gryzunov* [Fauna and Ecol. of Rodents]. Moscow: Izd-vo MGU, 1974. Iss. 8. P. 5–27.

Kutenkov A. P. Tridtsat' let raboty statsionarov po uchetu melkikh mlekopitayushchikh v zapovednike "Kivach": osnovnye itogi i obsuzhdenie rezul'tatov [Thirty years of small mammal counts at research stations in the Kivach Strict Nature Reserve: a recapitulation and discussion of the results]. *Trudy Gos. prirod. zapovednika "Kivach"* [Proceedings of the State Nature Reserve Kivach]. Iss. 3. Petrozavodsk, 2006. P. 80–106.

Mair E. Zoologicheskii vid i evolyutsiya [Zoological species and evolution]. Moscow: Izd-vo inostr. lit., 1968. 596 p.

Naumov N. P. Struktura i samoregulyatsiya biologicheskikh makrosistem [The structure and self-regulation of biological macrosystems]. *Biol. kibernetika* [Biol. cybernetics]. Moscow: Nauka, 1972. P. 89–111.

Naumov N. P. Geograficheskaya izmenchivost' dinamiki chislennosti zhivotnykh i evolyutsiya [Geographical variability in animal population dynamics and evolution]. *Zhurn. obshch. biol.* [J. General Biol.]. 1945. Vol. 6, iss. 1. P. 113–126.

Novikov G. A. Elovye lesa kak sreda obitaniya i rol' v ikh zhizni mlekopitayushchikh i ptits [Spruce forests as a habitat and the role of mammals and birds in their life]. *Rol' zhivotnykh v zhizni lesa* [The role of animals in forest life]. Moscow: Izd-vo MGU, 1956. P. 21–304.

Tupikova N. V., Konovalova E. A. Razmnozhenie i smertnost' ryzhikh polevok v yuzhnotaezhnykh lesakh Vyatsko-Kamskogo mezhdurech'ya [Reproduction and mortality of red-backed voles in the southern taiga forests of the Vyatka-Kama interfluvium]. *Fauna i ecol. gryzunov* [Fauna and Ecol. of Rodents]. Moscow: Izd-vo MGU, 1971. Iss. 10. P. 145–171.

Vinogradov B. S. Materialy po dinamike fauny myshevidnykh gryzunov SSSR [Materials on the dynamics of the fauna of mouse-like rodents in the USSR]. Leningrad, 1934. 298 p.

Yakimova A. E. Rezul'taty monitoringa melkikh mlekopitayushchikh v Srednei Karelii [The results of monitoring of small mammals in Central Karelia]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2018. No. 1. P. 67–80. doi: 10.17076/bg642

Chitty D. Population processes in the vole and their relevance to general theory. *Can. J. Zool.* 1960. Vol. 38, no. 1. P. 99–133.

Christian J. J. Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation of population growth. *Physiol. Mammal.* 1963. Vol. 1. P. 189–353.

Christian J. J. Social subordination, population density and mammalian evolution. *Science.* 1970. Vol. 168, no. 3927. P. 248–294.

Fuller W. A. Changes in numbers of three species of small rodent near Great Slave Lake, n. w. t. Canada, 1964–1967, and their significance for general population theory. *Ann. Zool. Fenn.* 1969. Vol. 6, no. 2. P. 113–144.

Haldane J. B. S. The relation between density regulation and natural selection. *Proc. Roy. Soc. London.* 1956. Ser. B. Vol. 145. P. 111–132.

Hansson L. Dynamics and trophic interactions of small rodents landscape or regional effects on spatial variation? *Oecologia.* 2002. Vol. 130. P. 259–266. doi: 10.1007/s004420100802

Hansson L., Henttonen H. Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover. *Oecologia.* 1985. Vol. 67, no. 3. P. 394–402.

Henttonen H., Tast J., Viitala J., Kaikusalo A. Ecology of cyclic rodents in northern Finland. *Memoranda Soc. Fauna Fl. Fenn.* 1988. Vol. 25. P. 61–77.

Ivanter E. V., Osipova O. V. Population dynamics of Bank Vole in Eastern part of its distribution range. *Polish J. Ecol.* 2000. Vol. 48. P. 179–195.

Krebs C. J., Myers J. H. Population cycles in small mammals. *Adv. Ecol. Res.* London-New York. 1974. Vol. 8. P. 267–399.

Poulet A. R. The ecological basis of forecasting rodent outbreaks in a Sachelian. *Acta Zool. Fennica.* 1996. Vol. 47. P. 197–211.

Received June 24, 2019

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

### Ивантер Эрнест Викторович

профессор кафедры зоологии и экологии  
Института биологии, экологии и агротехнологий,  
член-корр. РАН, д. б. н.  
Петрозаводский государственный университет  
пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Карелия, Россия, 185910  
эл. почта: ivanter@petsu.ru

## CONTRIBUTOR:

### Ivanter, Ernest

Petrozavodsk State University  
33 Lenin Ave., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: ivanter@petsu.ru