

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ФАКТОРЫ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS*) НА СЕВЕРНОМ ПРЕДЕЛЕ АРЕАЛА

Э. В. ИВАНТЕР

Петрозаводский государственный университет

Исследования проведены в 1966-2004 гг. на северо-восточном побережье Ладожского озера. С помощью многофакторного анализа изучены механизмы, контролирующие плотность и структуру популяции рыжей полевки, и определена иерархия вклада экзо- и эндогенных факторов в динамику ее численности. Установлено, что интенсивность размножения полевок весной и в начале лета, их выживаемость в осенне-зимний период и общая численность связаны, главным образом, с демографической ситуацией, складывающейся в популяции осенью предшествующего года, и условиями перезимовки. В репродуктивный период процессы размножения и уровень численности полевок определяются в основном внутривидовыми факторами, а в остальное время популяция находится преимущественно под контролем внешних воздействий. При этом экзогенные факторы определяют верхний предел оптимальной для данных условий плотности населения, а эндогенные механизмы приводят численность зверьков в соответствие с этими условиями.

E. V. IVANTER. POPULATION FACTORS CONTROLLING ABUNDANCE DYNAMICS IN *CLETHRIONOMYS GLAREOLUS* AT THE NORTHERN LIMIT OF ITS RANGE

Studies were conducted on the northeastern shore of Lake Ladoga in 1966-2004 (Russian Karelia). The mechanisms controlling the density and structure of the bank vole population and the relative significance of exo- and endogenous factors influencing the species abundance were determined using multivariate analysis. The intensity of reproduction in voles in spring and early summer, as well as their survival rate in autumn-winter, and total abundance were found to be mainly related to the demographic situation that had developed in the population in the autumn of the preceding year and to the wintering conditions. In the breeding season, reproduction and abundance of voles are determined primarily by intrapopulation factors. At other times, the population is controlled chiefly by external effects. Exogenous factors determine the upper limit of the optimal population density under given conditions, while endogenous mechanisms bring the species numbers to the level corresponding to the conditions.

Популяционные процессы тесно связаны с условиями среды обитания и биологическими особенностями самой популяции, ее потребно-

стями и возможностями. Взаимодействие внешних и внутренних факторов формирует определенный тип динамики численности. За послед-

ние десятилетия накоплен обширный материал по численности, пространственному распределению, популяционной экологии и динамике населения многих видов грызунов. Тем не менее, вопрос о том, какие изменения в популяции связаны с проявлением внутривидовых регуляторных механизмов, а какие обусловлены непосредственным действием внешних факторов, по-прежнему остается дискуссионным (Шварц, 1969, 1980; Ивантер, 1975; Ивантер и др. 1991; Ивантер, Жигальский, 2000; Шилов, 1977; Жигальский, 1989; Чернявский, Лазуткин, 2004; Lidicker, 1973, 1978; Stenseth, 1985; Henttonen et al., 1984).

В настоящее время многие экологи отказываются от поиска единого фактора, определяющего динамику численности, и склоняются к признанию существования многофакторной системы ее регулирования. В частности, не вызывает сомнения, что популяционные процессы обуславливаются совокупным действием эндо- и экзогенных факторов. Многофакторная концепция обладает целым рядом бесспорных достоинств, но требует для своего подкрепления большого объема информации не только по общей численности населения, но и по его структуре, а также параллельного учета изменений, происходящих в среде обитания популяции. Этим и определилась цель данной работы - многофакторный анализ механизмов, контролирующих численность и структуру популяции рыжей полевки, на основе долговременных стационарных наблюдений (1966-2004 гг.) в северо-восточном Приладожье (Ладожский териологический стационар Карельского научного центра РАН, Питкярантский р-н Карелии).

Материал и методика

Исследованная территория относится к подзоне среднетаежных лесов и представляет собой периферию ареала рыжей полевки. Наблюдения за мелкими млекопитающими проведены здесь на двух участках. Первый представлен разновозрастными разреженными ельниками-зеленомошниками с примесью лиственных пород и развитым травяно-кустарничковым ярусом, второй – спелыми лиственными и смешанными насаждениями, объединяющими все производные типы леса, возникшие после рубок, палов, расчистки под пашни и других экологических нарушений. В состав древостоя входят береза, осина, ольха и хорошо развитый подлесок.

За 39 лет наблюдений на стационаре отработано 127 тыс. ловушко-суток и отловлено 2010 рыжих полевок. Из лесных грызунов, обитающих в Карелии, рыжая полевка наиболее многочисленна, тем не менее, в общем населении мелких млекопитающих она не является явно выраженным видом-доминантом. Ее доля в общем отлове зверьков в разные годы колеблется от 42 до 68%, в зависимости от численности землероек, в основном обыкновенной бурозубки. Но поскольку динамика численности рыжей полевки практически не зависит от изменений численности и структуры популяций других видов мелких млекопитающих (Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., 1983), мы исключили межвидовые отношения из числа факторов, значимо определяющих популяционные процессы рыжей полевки.

Для оценки состояния популяции рыжей полевки применяли метод относительного учета мышевидных грызунов на стандартных ловушколиниях (Кучерук, 1962). Возраст зверьков определяли с точностью до двух месяцев, но в работе анализируются только три возрастных класса: 7-16, 3-6 и 1-2 месяца (Тупикова и др., 1970). Состояние популяции описывали двумя группами критериев: по относительной численности (число особей на 100 ловушко-суток) и по показателям структуры популяции (доли в отлове каждой группировки). Функционирование популяций лесных полевок определяют эндогенные (численность и структура населения в предыдущие и настоящий отрезки времени) и экзогенные (среднемесячные температуры воздуха, суммарное за месяц количество осадков, а для зимнего периода - толщина снежного покрова и урожай семян основных лесобразующих пород) факторы. Общее количество анализируемых факторов более 30.

Для анализа демографической структуры вычисляли средние значения характеристик популяции и степень их изменчивости. Достоверность различий в уровнях средних проверяли при помощи дисперсионного анализа и метода множественных сравнений Шаффе. Выводы относительно значимости долей в совокупности и сравнение долей, принадлежащих к разным генеральным совокупностям, проводили по методу выборочных долей (Глазе, Стенли, 1976; Поллард, 1982). Для проверки полученных результатов и повышения их надежности параллельно использовали два принципиально различных приема: метод многокритериальной оценки влияния факторов (Брусиловский, 1987) и разработанный нами (Zhigalski, 1993) скри-

нингвый анализ главных факторов динамики популяции и оценки их вкладов в популяционные процессы, основанный на модифицированном методе множественного регрессионного анализа с разложением общей дисперсии зависимой переменной на части, пропорциональные влиянию действующих факторов (Фэрстер, Ренц, 1983).

Результаты и обсуждение

Общая численность мелких млекопитающих во всех биотопах Приладожья ниже, чем в центральных областях России, и не превышает в среднем 6 экз. на 100 ловушко-суток. Численность рыжей полевки еще ниже и в зависимости от условий каждого конкретного года изменяется от сотых долей до 17 на 100 ловушко-суток. Многолетние изменения численности рыжей полевки в обоих биотопах (рис. 1) синхронны, коэффициент корреляции равен 0,62. Кроме того, ельники чередуются со смешанными лесами, и поэтому между ними вполне возможен свободный обмен животных, а это в свою очередь свидетельствует о том, что на территории Приладожья обитает единая популяция рыжей по-

левки. Различия в уровнях численности обусловлены в основном изменениями интенсивности популяционных процессов, которые вместе с тем синхронизированы одними и теми же для всей территории факторами.

Выделить оптимальные местообитания рыжей полевки в Приладожье по показателям численности очень сложно. Если в начале лета обилие зверьков в ельниках несколько выше, чем в производных лесах, то в августе наблюдается обратное соотношение (табл. 1). Вторым показателем, характеризующий состояние популяции, - изменчивость численности по годам. При использовании этого показателя в качестве критерия оптимальности можно утверждать, что уровень изменчивости численности в еловых лесах во все летние месяцы ниже, чем в других типах леса (значения коэффициентов вариации соответственно ниже 100 и более 110%). Кроме того, в разных биотопах различна и сезонная динамика этой изменчивости. Так, в ельниках с июня по июль уровень варьирования численности остается постоянным, а в лиственных лесах снижается с 135 до 110%. С июля по август изменчивость общего обилия полевок в ельниках падает до 75%, тогда как в производных лесах вновь возрастает до 135% (рис. 2, 3).



Рис. 1. Многолетняя динамика численности рыжей полевки в ельниках и производных лиственных и смешанных лесах Приладожья

Таблица 1. Численность и структура популяции рыжей полевки в еловых и вторичных лиственных и смешанных лесах Ладожского стационара

Популяционные параметры	Ельники-зеленомошники		Лиственные и смешанные леса	
	Колич. экз. на 100 ловушко-суток	Доля от общего числа отловленных, %	Колич. экз. на 100 ловушко-суток	Доля от общего числа отловленных, %
<i>Июнь</i>				
Перезимовавшие (9-16 мес.)				
Самки, всего	0,26	23,9	0,19	30,6
размножающиеся	0,25	96,2	0,19	100,0
не размножающиеся	0,01	3,8	-	-
Самцы, всего	0,83	76,1	0,43	69,4
Итого	1,09	55,6	0,62	49,2
Прибылые (1-2 мес.)				
Самки, всего	0,41	47,1	0,31	48,4
размножающиеся	0,15	36,9	0,04	12,9
неполовозрелые	0,26	65,9	0,27	87,1
Самцы, всего	0,46	52,9	0,33	51,6
неполовозрелые	0,06	13,0	-	-
Итого	0,87	44,4	0,64	50,8
<i>Июль</i>				
Перезимовавшие (10-16 мес.)				
Самки, всего	0,45	59,2	0,2	36,4
размножающиеся	0,37	82,0	0,07	35,0
не размножающиеся	0,08	17,8	0,13	65,0
Самцы, всего	0,31	40,8	0,35	63,6
Итого	0,76	27,5	0,55	30,0
Прибылые (1-2 мес.)				
Самки, всего	0,9	45,0	0,55	44,4
размножающиеся	0,4	44,4	0,31	54,4
неполовозрелые	0,5	55,6	0,24	43,6
Самцы, всего	1,1	55,0	0,69	55,6
неполовозрелые	0,3	27,3	~	-
Итого	2,0	72,5	1,24	67,8
<i>Август</i>				
Перезимовавшие (1 1-16 мес.)				
Итого	0,08	2,1	0,11	2,7
Прибылые (3-6 мес.)				
Итого	0,46	12,2	0,57	14,0
Прибылые (1-2 мес.)				
Самки, всего	1,25	38,7	1,5	44,1
размножающиеся	0,71	56,8	0,5	33,3
неполовозрелые	0,54	43,2	1,0	66,7
Самцы, всего	1,98	61,3	1,9	55,9
неполовозрелые	1,2	61,1	0,57	30,0
Общая численность прибылых	3,23	85,7	3,4	83,3
<i>Сентябрь</i>				
Все возрастные группы				
Итого	9,2	100	7,7	100
Размножающиеся самки	0,85	21,9	1,17	51,4
Неполовозрелые самки	3,03	78,1	1,54	48,6
Неполовозрелые самцы	5,1	96,2	4,35	98,9

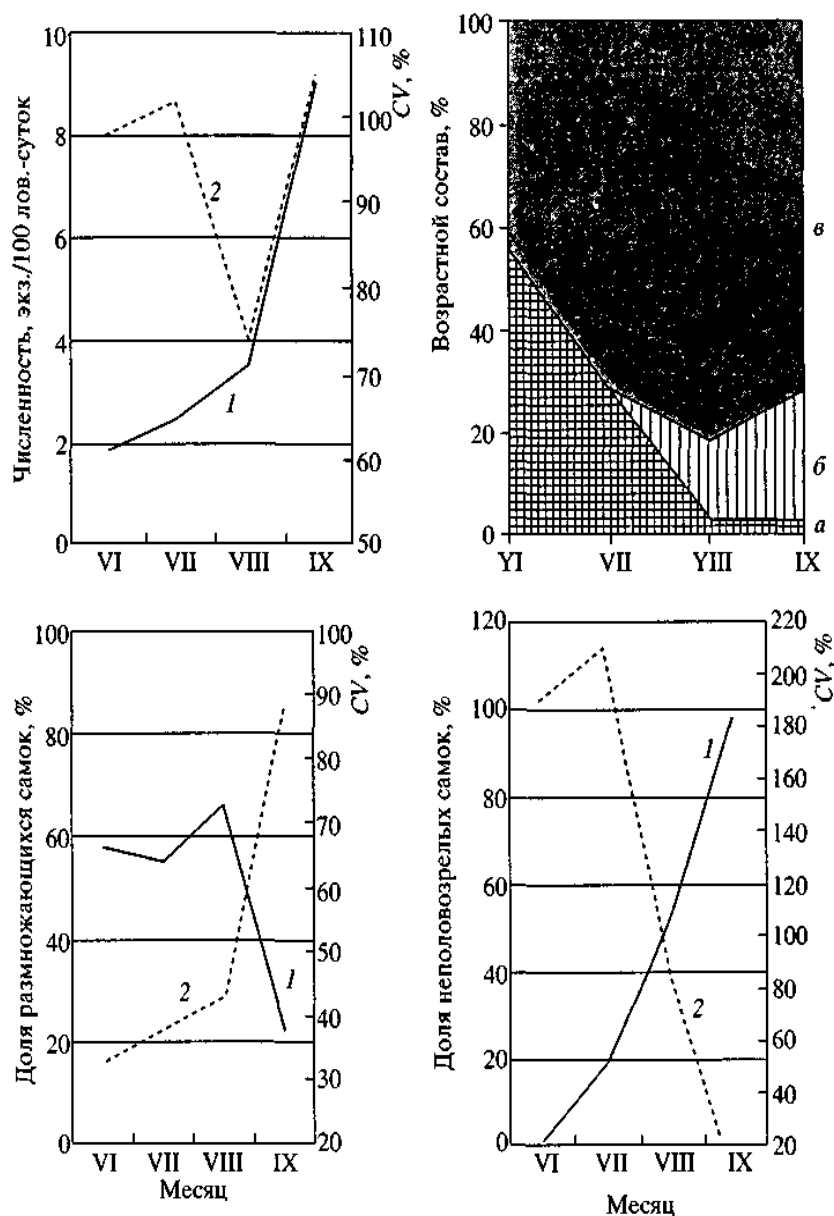


Рис. 2. Среднестатистические значения демографических характеристик популяции рыжей полевки в ельниках-зеленомошниках: 1 – показатель, 2 – коэффициент вариации; а – перезимовавшие особи, б – в возрасте 3-6 мес., в – в возрасте 1-2 мес.

Достаточно высокий уровень варьирования численности полевков в производных лиственных лесах связан, прежде всего, с тем, что в этих местах практически нет постоянного населения зверьков в осенне-зимний период. Перезимовавшие животные в начале лета встречаются здесь либо после мягких зим, либо, мигрируя сюда из коренных биотопов (коэффициенты вариации их численности в производных лесах достигают 100%, а в коренных ельниках всего 49%). Вариабельность числа молодых полевков в июньских учетах в обоих биотопах практически одинакова и определяется активностью размножения перезимовавших зверьков. В июле пока-

затели изменчивости общего обилия полевков в лиственных и хвойных лесах также близки и находятся на уровне 70-80% (рис. 2, 3), что связано, вероятно, с отсутствием влияния факторов, ограничивающих рост поголовья. Но при этом уровень изменчивости числа перезимовавших животных в ельниках возрастает с 49% в июне до 105% в июле, а в производных лесах, наоборот, снижается со 100 до 78%. Изменчивость численности 1-2-месячных полевков и в том и в другом случае уменьшается, но в смешанных и лиственных лесах остается все-таки выше, чем в ельниках.

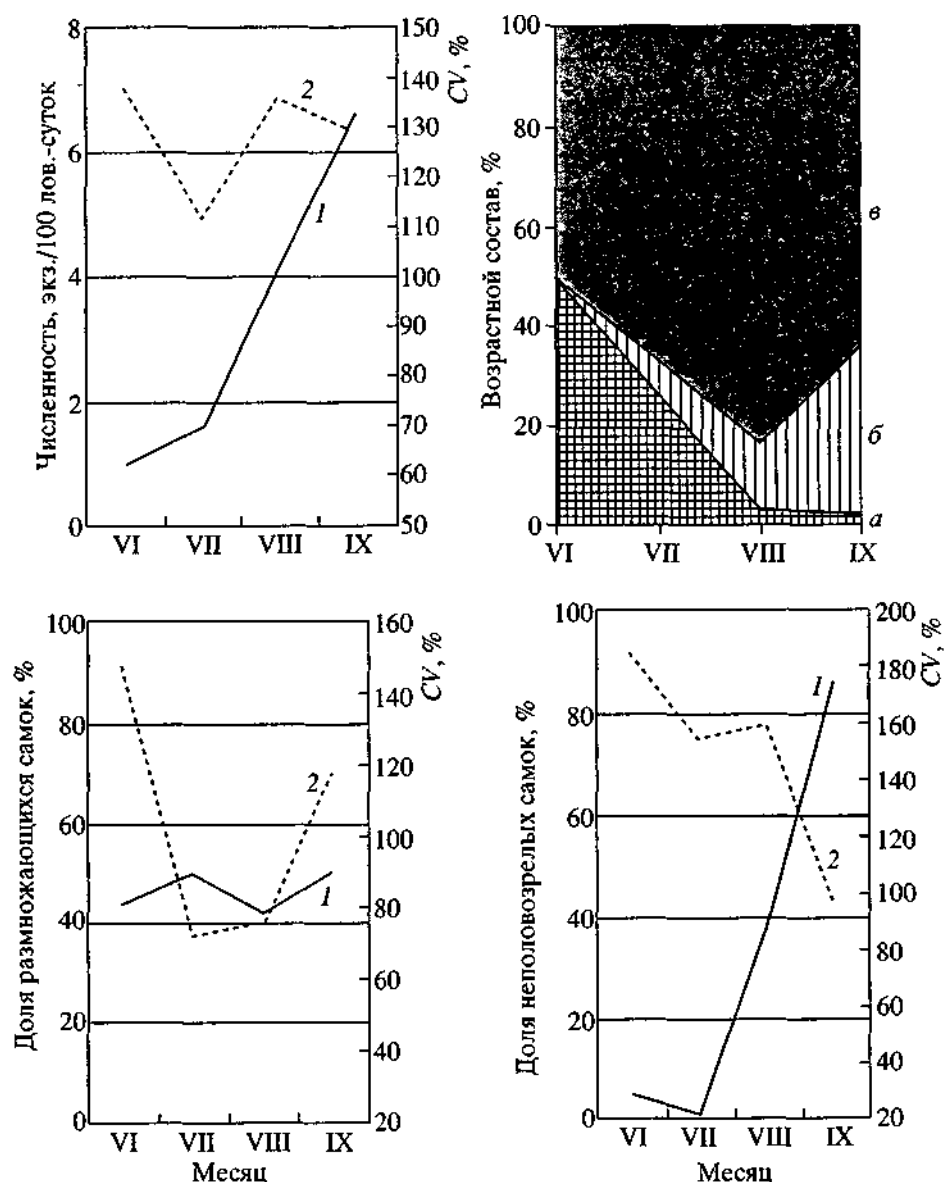


Рис. 3. Среднестатистические значения демографических характеристик популяции рыжей полевки во вторичных лиственных и смешанных лесах: 1, 2, а-в - как на рис. 2.

Ослабление варьирования показателей отлова перезимовавших и молодых полевок в июле и привело к общему уменьшению коэффициентов вариации общей численности в производных биотопах. В то же время в ельниках повышение уровня популяционной изменчивости у перезимовавших и снижение ее у прибылых обусловило сохранение изменчивости общей численности на прежнем уровне. В августе численность полевок еще более увеличивается и по своим показателям приближается к предельной. Кормовые условия ухудшаются, особенно заметно снижаются качество и запасы зеленых частей растений в ельниках (Ивантер, 1975). В лиственных и смешанных лесах продуктивность

травянистых сообществ колеблется в значительно больших пределах, чем в ельниках. В результате изменчивость поголовья полевок в производных лесах возрастает, а в ельниках снижается. Кроме оценки уровня изменчивости по коэффициентам вариации, рассчитаны также индексы цикличности для разных биотопов. В ельниках-зеленомошниках этот показатель равен 0,80, в смешанных и лиственных лесах – 0,84. Такие высокие индексы характеризуют популяцию рыжей полевки среднетаежных лесов Карелии как весьма изменчивую (Hannson, Henttonen, 1985), что полностью соответствует особенностям популяций, расположенных на периферии видového ареала (Ивантер, 1981).

Из всех рассмотренных биотопов ельники-зеленомошники можно отнести к оптимальным местообитаниям рыжей полевки в Приладожье (несмотря на небольшие различия в уровнях численности в разных типах леса). Именно в ельниках годовые колебания численности зверьков ниже, чем в лиственных и смешанных лесах, кроме того, только в ельниках полевки обитают весь год.

В начале сезона размножения (май) относительная численность карельской популяции рыжей полевки составляет всего 0,2 экз. на 100 ловушко-суток (среднее многолетнее значение). В течение лета численность популяции постепенно возрастает (рис. 2, 3) и к сентябрю (сезонный пик) достигает 9,2 на 100 ловушко-суток в ельниках и 7,7 в производных лесах. В дальнейшем, начиная со второй половины сентября, поголовье рыжей полевки заметно снижается. Сезонный рост численности зверьков с июня (начало периода интенсивного размножения) до момента достижения сезонного пика в разные годы колеблется в достаточно широких пределах и в среднем для еliko-зеленомошников составляет 470%, в производных лесах – 610%, а с мая до сентября уловы полевков возрастают в 11 раз. Столь значительные темпы прироста численности в течение лета обусловлены высокой активностью размножения как перезимовавших, так и прибылых полевков. На территории стационара доля участвующих в размножении самок для ельников все лето держится на уровне 60%, и лишь к сентябрю снижается до 29%, а в лиственных и смешанных лесах и в сентябре составляет 50%. В других регионах интенсивность размножения с начала репродуктивного периода постоянно падает и в большинстве случаев уже в августе не превышает 20%. Характерные для карельской популяции рыжей полевки увеличенная репродуктивная активность самок и высокие темпы прироста поголовья, вероятно, связаны со слабым действием тормозящих популяционных факторов.

Продолжительность сезона размножения рыжей полевки в Приладожье изменяется в довольно широких пределах. В большинстве случаев репродуктивно активные самки встречаются в течение 4-6 мес., но сроки начала и окончания размножения сильно растянуты. Первых беременных перезимовавших самок иногда отлавливали в 3-й декаде апреля, иногда в двадцатых числах мая (разница – месяц), а по средним многолетним наблюдениям – в первой декаде этого месяца. Первые прибылые зверьки появ-

ляются в отловах в первой декаде мая (наиболее ранние случаи) и до середины июня (самый поздний срок). Среднее многолетнее значение для разных биотопов – конец мая – начало июня, но массовый выход молодняка приходится на вторую половину июня. Сроки окончания размножения колеблются в еще большей степени, чем сроки его начала, и, как показали некоторые исследователи (Тупикова, Коновалова, 1971; Ивантер, 1975; Жигальский, Бернштейн, 1989), помимо фенологически обусловленного снижения интенсивности размножения и полного его прекращения во второй половине лета, время завершения репродукции определяется еще и численностью популяции. При высокой численности летом размножение заканчивается уже в августе, а в годы низкой численности репродуктивно активные самки встречаются и в конце сентября.

Это явление хорошо прослеживается при сравнении интенсивности размножения полевков в ельниках и производных лесах (рис. 2, 3). Поголовье зверьков в коренных биотопах выше, чем в производных. И хотя различия незначительны, они, вероятно, вполне достаточны для «включения» внутривидовых механизмов, тормозящих размножение. Отсюда довольно существенная разница в долях размножающихся самок (21 и 50%). Причем в ельниках в 21% участвующих в размножении самок входят, главным образом, молодые полевки раннелетних пометов, которые размножались ранее, но не участвуют в репродукции в сентябре, а в производных лесах к ним добавляется еще и 30% зверьков позднелетних пометов, которые и в сентябре беременны.

Возрастной состав популяции находится в прямой зависимости от сроков начала и окончания размножения, уровня поголовья и интенсивности размножения в течение репродуктивного сезона. Не вызывает сомнений и то, что возрастная структура (преобладание в составе популяции зверьков тех или иных возрастных групп) в не меньшей степени определяет популяционные явления. Поскольку размножение рыжей полевки в Карелии начинается в мае, то вполне естественно, что до начала июня популяция состоит только из перезимовавших зверьков. Но в июне в ней появляется еще одна возрастная группа – и в ельниках, и во вторичных лесах чуть больше половины популяции составляют 1-2-месячные зверьки. В июле в отлове встречаются особи, возраст которых в это время 3-6 мес., но доля их в популяции очень мала и присутствуют они только в случае раннего на-

чала размножения. Доля перезимовавших зверьков снижается в июле с 50 до 30%, а численность 1-2-месячных полевок возрастает. В августе разнокачественность популяции еще больше увеличивается в основном за счет зверьков майского рождения, однако их доля в населении не превышает 20%, хотя, если принять во внимание ничем не ограниченную репродуктивную активность перезимовавших самок, следовало бы ожидать значительно большего количества зверьков этого возраста в августе. Объяснить такие явления можно только изменением смертности полевок. Другая вероятная причина снижения численности ранних прибылых – эмиграция этих зверьков, но в таком случае в других биотопах количество животных этой возрастной группы должно увеличиваться, чего в действительности не происходит (рис. 2, 3).

В августе численность перезимовавших еще больше снижается и в обоих местообитаниях их доля составляет только 2%. Молодые 1-2-месячные зверьки в этот период – наиболее многочисленная группа (82-85% от общего числа отловленных). В сентябрьских учетах встречаются лишь единичные экземпляры перезимовавших полевок, зато удельный вес возрастной группы 3-6 мес. еще более увеличивается. Таким образом, с августа зверьки раннелетних пометов замещают перезимовавших животных и выполняют функцию «взрослых». Несмотря на то, что в ельниках с августа по сентябрь резко снижается (до 20%) доля размножающихся самок, а во вторичных лесах она удерживается на уровне 50%, доли молодых полевок почти равны в обоих биотопах. Вероятно, в ельниках увеличение потомства происходит вследствие высокой численности производителей (перезимовавших и 3-6-месячных самок), а в лиственных

и смешанных лесах, при низкой численности производителей, – за счет роста среди них доли размножающихся, а также включения в процесс репродукции молодых 1-2-месячных быстро созревающих полевок.

Поскольку весенняя популяция состоит только из перезимовавших зверьков, то и потенциальный прирост поголовья определяется в основном их репродуктивной активностью. В июне с появлением 1-2-месячных зверьков вклад перезимовавших полевок в репродукцию снижается, а прибылых – возрастает, что особенно отчетливо проявилось в ельниках-зеленомошниках (табл. 2). В июле различия в масштабах потенциального вклада разновозрастных зверьков в коренных и производных лесах возрастают еще больше. В ельниках перезимовавшие и прибылые 1-2-месячные полевки вносят приблизительно одинаковый вклад в процессы роста поголовья. В смешанных и лиственных лесах более двух третей животных являются потомками 1-2-месячных полевок и лишь 16% – потомками перезимовавших. Возрастание роли молодых зверьков в росте численности населения в июле вызвано, главным образом, неограниченным размножением прибылых полевок, что связано, по-видимому, с тем, что как молодые, так и перезимовавшие животные в производных лесах – иммигранты, поэтому конкуренция за пространство между ними выражена значительно слабее, чем в еловых лесах, где перезимовавшие животные – основная часть оседлого населения. Поскольку численность 1-2-месячных полевок во вторичных лесах в это время высока, велика среди них и доля участвующих в размножении, в связи с чем значителен и вклад молодых полевок в изменение численности.

Таблица 2. Потенциальный вклад (%) зверьков разного возраста в прирост численности рыжей полевки

Биотоп	Месяц	Возраст, мес.		
		7-16	3-6	1-2
Ельники-зеленомошники	Май	100,0	0,0	0,0
	Июнь	62,5	0,0	37,6
	Июль	43,4	8,0	48,6
	Август	3,0	17,4	79,6
	Сентябрь	0,1	84,5	15,4
Смешанные и лиственные леса	Май	100,0	0,0	0,0
	Июнь	82,6	0,0	17,4
	Июль	15,5	4,2	80,3
	Август	5,8	32,7	61,5
	Сентябрь	5,4	58,6	36,0

Сходная картина наблюдается в августе и в ельниках, с одной лишь разницей: если в июле в производных лесах около 16% прироста популяции обеспечивают перезимовавшие, то в ельниках 17% прироста связано с особями 3-6-месячного возраста, которые в это время заместили группу перезимовавших. В лиственных и смешанных лесах в августе чуть больше 60% прироста поголовья обусловлено размножением 1-2-месячных зверьков и 33% – 3-6-месячных. Влияние перезимовавших полевок на рост населения не превышает на всех участках 6%. Снижение роли 1-2-месячных зверьков и возрастание 3-6-месячных полевок может быть объяснено увеличением соперничества за территорию между этими группами, в результате чего в производных лесах уменьшается доля участвующих в размножении 1-2-месячных самок. В ельниках прибылые животные обоих возрастов, вероятно, не конкурируют между собой, и поэтому самые молодые зверьки не испытывают на себе влияния более взрослых и вносят существенный вклад в рост численности популяции.

В сентябре в коренных лесах поголовье полевок приближается к предельному уровню. Интенсивность размножения зверьков снижается там до 20% в основном за счет исключения из репродукции 1-2-месячных животных. В результате потенциальный вклад в процессы роста численности животных позднелетних выводков сокращается до 15%, и определяющую роль (85% прироста) в изменениях численности играют зверьки раннелетних пометов. В лиственных и смешанных лесах численность полевок не так близка к предельно допустимой, а уровень конкурентных отношений ниже, чем в еловых лесах. Вследствие этого некоторая часть 1-2-месячных самок продолжает размножаться, отсюда и столь значителен их вклад в потенциальный прирост популяции.

Распределение вкладов разновозрастных полевок в рост поголовья популяции изменяется на протяжении репродуктивного периода. С одной стороны, оно связано с колебаниями возрастной структуры населения, изменением функциональной значимости перезимовавших зверьков и полевок ранне- и позднелетних генераций в разные месяцы бесснежного периода, с другой – определяется конкурентными (за жизненное пространство) взаимоотношениями между полевками, что также подвержено сезонным изменениям и специфично для каждого местообитания.

Половое созревание самцов, а значит, и доля половозрелых среди них, так же как и самок,

связаны с их возрастом и фазой репродуктивного цикла (рис. 2, 3). В мае в популяции присутствуют только перезимовавшие самцы, которые практически все участвуют в размножении (активный сперматогенез). В начале фазы интенсивной репродукции все перезимовавшие самцы по-прежнему размножаются. Молодые зверьки имеют в это время наибольшую скорость полового созревания, хотя некоторые остаются неполовозрелыми. Доля их очень низка: в производных лесах – около 1%, в еловых – 4,5%. В июне большая часть самцов продолжает активно размножаться, и только в ельниках до 20% самцов неполовозрелы. Возможно, это объясняется повышенной здесь численностью зверьков, приводящей к замедлению полового созревания самцов. Причем скорость их созревания в большей степени, чем у самок, связана с изменениями плотности и структуры популяции.

Во второй половине лета доля неполовозрелых самцов неуклонно растет, и в сентябре в размножении принимают участие лишь единичные зверьки (не более 5%), тогда как доля половозрелых самок намного выше (20 и 50% соответственно для еловых и вторичных лесов). Осенью большинство самцов раньше, чем самки, прекращают размножение (наблюдается затухание сперматогенеза и дегенерация семенников). Вполне вероятно, что наряду с сезонной обусловленностью этих явлений снижение половой активности самцов вызвано еще и более высокой чувствительностью их к изменениям демографических ситуаций, и особенно к возрастанию численности.

Для рыжей полевки, как и для ряда других представителей отряда грызунов характерны циклические изменения численности и демографической структуры населения (Krebs, Myers, 1974; Henttonen et al., 1984; Hannson, Henttonen, 1985). Вместе с тем были выявлены и нециклические популяции (Башенина, 1977; Fuller, 1977; Hannson, 1977; Minok, Fuller, 1981), хотя как в тех, так и в других очень редки случаи проявления правильных по амплитуде и частоте циклов. При этом принято считать, что циклические популяции регулируются внутрипопуляционными механизмами, а нециклические – в основном внешними факторами. Тем не менее, нельзя исключить совместного влияния экзо- и эндогенных факторов (Ивантер, 1975; Hannson, Henttonen, 1985). Кроме того, как установлено рядом авторов, в оптимальных частях ареала внутривидовые факторы играют главную роль в регулировании численности грызунов, изменения которой почти не зависят

от погодных и кормовых условий (Кошкина, 1974; Chitty, 1952; Christian, 1963; Poulet, 1985), тогда как в пессимальной зоне 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. На материалах многолетних наблюдений в Приладожье мы попытались оценить распределение эффектов эндо- и экзогенных воздействий на динамику популяций рыжей полевки.

Согласно данным табл. 3, 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.

Таблица 3. Оценка влияния эндо- и экзогенных факторов (% от объясняемой дисперсии), воздействующих на популяцию рыжей полевки Приладожья

Популяционная характеристика	Эндогенные факторы в момент времени		Экзогенные факторы		% объясняемой дисперсии от общей
	предшест- вующий	настоящий	клима- тические	кормовые	
Июнь					
Численность перезимовавших полевок	17,8	0,0	79,9	0,0	97,7
Зимняя выживаемость	3,9	0,0	87,8	0,0	91,7
Июль					
Доля размножающихся 1-2-месячных самок	6,2	38,8	7,0	0,0	52,0
Доля неполовозрелых 1-2-месячных самок	7,1	63,6	8,1	0,0	78,8
Доля неполовозрелых 1-2-месячных самцов	41,2	29,6	11,9	0,0	82,7
Общая доля размножающихся самок	15,6	66,9	5,4	0,0	87,9
Общая доля неполовозрелых самок	4,6	74,5	1,4	0,0	80,5
Общая доля неполовозрелых самцов	45,7	22,5	13,2	0,0	81,4
Численность размножающихся самок	8,3	54,2	26,4	0,0	88,9
Август					
Доля размножающихся 1-2-месячных самок	63,1	15,6	7,7	0,0	86,9
Доля неполовозрелых 1-2-месячных самок	12,6	31,0	48,9	0,0	92,5
Доля неполовозрелых 1-2-месячных самцов	33,8	21,6	28,1	0,0	83,5
Общая доля размножающихся самок	25,7	19,9	28,2	0,0	73,8
Общая доля неполовозрелых самок	20,0	41,5	27,6	0,0	89,1
Общая доля неполовозрелых самцов	28,1	37,8	19,5	0,0	85,4
Численность размножающихся 1-2-месячных самок	9,5	81,3	3,5	0,0	94,3
Численность неполовозрелых 1-2-месячных самцов	13,5	31,6	43,0	0,0	88,1

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 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 полевок участие в размножении также в основном определяется временем достижения полового созревания, которое для них минимально и у отдельных зверьков составляет 25-30 дней.

В июле средняя многолетняя численность полевок возрастает с 2 до 3 на 100 ловушесуток. Казалось бы, такие небольшие ее изменения не могут привести к существенным последствиям, но, как видно из табл. 3, 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 принимают участие только 45% зверьков. Несмотря на существенные различия в численности, потенциальный рост популяции примерно в равной степени обеспечивается животными обоих возрастных классов.

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). Наибо-

лее 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 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 населения 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 полового созревания молодых самок.

Определяющими половое созревание 1-2-месячных самцов, как и репродуктивную активность самок этого возраста, являются эндогенные факторы: для самцов 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 предшествую-

щие популяционные ситуации (табл. 3). Наиболее существенную роль в этой группе факторов играют численность перезимовавших и молодых самцов и общая доля размножающихся самок в июле. 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 изменения 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 действию 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. 2, 3). Население полевок состоит в это время из трех возрастных групп: перезимовавшие и прибывшие 3-6- и 1-2-месячного возраста, но наиболее многочисленны самые молодые полевки (более 85% общего поголовья). Возрастает по сравнению с июлем и репродуктивная 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 участие 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 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%). Обнаруженное 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 в меньшей степени 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 времени. В данном случае максимальное регулирующее воздействие оказывает численность прибылых зверьков 1-2-месячного возраста. Доля дисперсии, объясняемая влиянием этих полевок, 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 полевок. Погодные условия, а среди них температура воздуха в июле (24%), 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

общую изменчивость 34%), обилия и состава населения в настоящий момент времени (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 среди 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. 3. 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).

Заключение

Участие в размножении и половое созревание рыжих полевков в Карелии определяется состоянием популяции в предшествующие годы и в данный период времени, совокупным действием погодных условий и биологической спецификой сезонных генераций. В разные фазы репродуктивного цикла действие каждой группы факторов неоднозначно. В начале сезона размножения численность перезимовавших и их зимняя выживаемость определяются погодными условиями. Даже в июне их вклад в общую объясняемую дисперсию достигает 84%. Состояние популяции осенью предыдущего года в значительно меньшей степени может воздействовать на популяционные процессы, хотя в центральных популяциях рыжей полевки погодные условия и составы населения осенью обладают примерно равными по силе воздействиями (Ивантер, 1975, 1981).

Условия существования рыжей полевки в Приладожье далеки от оптимальных, о чем сви-

детельствует низкий уровень ее численности и высокая смертность зверьков как в осенне-зимний, так и в летний периоды. В экологическом центре ареала, где емкость угодий достаточно высока, в отдельные годы также наблюдаются спады численности, но там они бывают редко, тогда как в Карелии это достаточно частое явление. В то же время если популяция, обитающая в оптимальных условиях, способна за один или два сезона размножения увеличить численность до очень высоких значений, то в Карелии этого не происходит. Одной из причин низкой численности полевок в начале репродуктивного периода может быть их высокая зимне-весенняя смертность. Даже в годы, когда поголовье грызунов возрастает к осени, зиму переживает только его треть. В то же время в оптимальном ареале благополучно перезимовывают около половины зверьков. Кроме того, не только при низком, но и при достаточно высоком репродуктивном потенциале во все летние месяцы численность видового населения из-за высокой летней смертности прибылых полевок не может достичь высокого уровня. Это позволяет отнести рыжую полевку Карелии к животным, регулирующим свою численность по г-типу (высокой репродуктивной активности сопутствует высокая смертность). В других популяциях этого вида регулирование численности осуществляется в большей мере через изменение доли участвующих в размножении молодых полевок. Вероятно, характерное для мая-июня ухудшение погоды и слабая обеспеченность кормами в условиях Карелии в большей степени влияют на смертность полевок, чем на репродуктивный потенциал популяции. В результате в карельской популяции существенно возрастает в это время роль погодных факторов. Между тем численность и состав населения полевок в июне очень мало влияют на популяционные явления в этом месяце.

В июле интенсивность размножения полевок в заметно большей степени связана с внутривидовыми процессами. При этом более половины изменчивости репродуктивной активности молодых полевок является следствием изменений численности и состава населения в июне (49% от общей контролируемой дисперсии равной 77%). Колебания температуры воздуха и количества осадков в это время оказывают незначительное воздействие на репродукцию популяции, и их доля в общей дисперсии не превышает 8%.

В августе главенствующие позиции в изменении популяционных явлений по-прежнему

занимают внутрипопуляционные факторы. Правда, выделить среди них наиболее весомые очень сложно, так как на разные популяционные характеристики и в разной мере оказывает влияние то предшествующее состояние популяции, то ее состояние в настоящее время. При рассмотрении общего распределения долей действующих факторов хорошо видно, что численность и состав населения в предыдущий и настоящий момент времени, а также климатические условия разделили всю объясняемую дисперсию на три равные части, в связи с тем нет оснований отдавать предпочтение какой-либо одной из них. У полевок, обитающих в центральных частях ареала, в августе, несомненно, доминируют предшествующие популяционные состояния, а роль погодных условий незначительна. В условиях же Карелии климатические факторы определяют в это время треть общей изменчивости репродуктивной активности.

В летние месяцы реакция самцов на все воздействия несколько иная, чем у самок. Определяющими для самцов в начале лета по-прежнему остаются метеорологические условия. В июле влияние эндогенных факторов выше, чем экзогенных, главные из них - численность и структура населения в предыдущие месяцы. В августе процессы полового созревания и активность размножения самцов определяются в основном внутрипопуляционными ситуациями в предыдущие и настоящий промежутки времени, но несколько больший вклад в изменение размножения самцов вносит предыстория популяции. Погодные условия в августе влияют на размножение самцов с такой же эффективностью, как и на самок.

Таким образом, в изученной популяции рыжей полевки интенсивность размножения зверьков весной, их выживаемость в осенне-зимний период и общая численность населения связаны, главным образом, с демографической ситуацией в популяции осенью предшествующего года и условиями зимовки (кормовыми и погодными). В течение репродуктивного периода процессы размножения определяются, в основном, внутренними факторами, и лишь в его начале, когда значительная часть подходящей территории свободна, миграционные потоки могут играть роль эффективного регулятора численности. Однако в процессе размножения биотопы постепенно заполняются, и поток мигрантов резко сокращается, вследствие чего на всей площади, занятой популяцией, доминирующими в регуляционных процессах становятся внутрипопуляционные механизмы. Погодные

условия, исключая катастрофические и аномальные явления, в этот период не оказывают сколько-нибудь значимого влияния на популяционные процессы.

Во второй половине сезона размножения (после сезонного пика) стратегия популяции – снижение скорости полового созревания сеголеток и формирование группы зверьков, уходящих в зиму и служащих основой нового репродуктивного цикла. Поэтому сезонные явления главным образом определяют скорость полового созревания молодняка, а интенсивность размножения взрослых по-прежнему связана с плотностью и структурой популяции. К осени влияние погодных условий на репродуктивный потенциал популяции вновь возрастает.

Вместе с тем на северной периферии ареала особое значение приобретает ландшафтная гетерогенность территории, выполняющая роль главного стабилизирующего фактора, поддерживающего оптимальный уровень и темпы воспроизводства популяции. Изучение биотопических группировок рыжей полевки в Приладожье, их структуры и динамики во времени и пространстве выявило неоднозначную роль различных биотопов, в частности коренных и производных ландшафтов в жизни популяции. Так, если зеленомошные ельники и травяные хвойные леса (сосновые и особенно еловые) служат для вида основными местообитаниями круглый год и населены стабильными по составу, хотя и немногочисленными группировками животных, то производные биотопы, и, прежде всего, зарастающие вырубki и участки мелколесья, представляют для них временные, хотя и весьма важные местообитания, значение которых повышается лишь в годы подъемов численности. С этим связан выявленный нами специфический характер движения численности вида в коренных и антропогенных биотопах: при общей синхронности многолетних колебаний в трансформированных ландшафтах они гораздо более резкие, чем в коренных лесах, где численность популяции более стабильна, хотя и держится на менее высоком уровне. Та же закономерность прослеживается и при анализе сезонных изменений численности зверьков. В коренных древостоях нарастание численности от весны к осени идет обычно более умеренными темпами и равномернее, чем в антропогенном ландшафте, куда при интенсивном размножении популяции в массе выселяются зверьки из соседних лесных биотопов. В результате численность полевок возрастает здесь быстрее и резче, причем в тем большей мере, чем активнее протекает

репродукция популяции в целом. Напротив, в годы низкого уровня размножения численность зверьков в элементах антропогенного ландшафта увеличивается в основном за счет местного, обычно немногочисленного поголовья, и нарастание ее к концу бесснежного сезона нередко даже менее выражено, чем в коренных биотопах. Таким образом, в коренных местообитаниях численность полевков более устойчива и колебания ее менее резкие, сглаженные, а в трансформированных - наоборот, население зверьков крайне нестабильно и испытывает резкие флуктуации численности по годам и особенно сезонам. Благодаря этому популяция в целом приобретает необходимую динамичность и интегрированную стойкость к воздействию неблагоприятных факторов среды.

Итак, численность рыжик полевков Приладожья находится под контролем большого числа факторов, среди которых наиболее существенны демографический состав популяции в предыдущий и настоящий моменты времени, состояние популяций совместно обитающих видов, а также погодные и кормовые условия зимнего периода. Иерархия их вкладов в изменения численности и структуры популяции определяется качеством местообитаний, положением популяции в ареале вида и сезоном года (Ивантер, 1975; Жигальский, Бернштейн, 1989). Вместе с тем максимальные влияния на полевков указанных факторов разделены во времени. В осенне-зимний период и в начале сезона размножения большую роль играют экзогенные факторы, а в течение репродуктивного цикла - эндогенные. При этом экзогенные факторы (метеоусловия, кормовая база, пресс хищников, конкуренция и др.) определяют верхний предел оптимальной для данных условий плотности, а внутривидовые механизмы приводят численность в соответствие с уровнем, адекватным этим условиям.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ и Программы «Университеты России».

Литература

- Башенина Н. В. Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 355 с.
- Брусиловский П. М. Коллективы предикторов в экологическом прогнозировании. Саратов: СГУ, 1987. 104 с.
- Глазе Д., Стенли Д. Статистические методы в педагогике и психологии. М.: Прогресс, 495 с.

- Жигальский О. А. Механизмы динамики популяций мелких млекопитающих // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Свердловск, 1989. 49 с.
- Жигальский О. А., Бернштейн А. Д. Оценка факторов, определяющих динамику популяций рыжей полевки в северной лесостепи // Экология. 1989. Вып. 1. С. 13-21.
- Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.
- Ивантер Э. В. Динамика численности // Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. С. 245-267.
- Ивантер Э. В., Жигальский О. А. Опыт популяционного анализа механизмов динамики численности рыжей полевки на северном пределе ареала // Зоол. Журн. 2000. Т. 79, № 8. С. 976-989.
- Ивантер Э. В., Ивантер Т. В. Экологическая структура и динамика населения мелких млекопитающих Приладожья // Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1983. С. 72-99.
- Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Жигальский О. А. Закономерности и факторы динамики популяции рыжей полевки (по наблюдениям в северо-восточном Приладожье) // Экология наземных позвоночных. Петрозаводск, 1991. С. 86-116.
- Кошкина Т. В. Популяционная регуляция численности у грызунов // Автореф. дис.... докт. биол. наук. Свердловск, 1974. 59 с.
- Кучерук В. В. Количественный учет важнейших видов грызунов и землероек // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: АН СССР, 1962. С. 9-46.
- Поллард Д. Х. Справочник по вычислительным методам статистики. М.: Финансы и статистика, 1982. 344 с.
- Тупикова Н. В., Коновалова Э. А. Размножение и смертность рыжих полевков 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 полевков // Фауна и экология грызунов. М., 1970. Вып. 9. С. 160-167.
- Фэрстер Е., Ренц Б. Методы корреляционного и регрессионного анализа. М.: Финансы и статистика, 1983. 302 с.
- Чернявский Ф. Б., Лазуткин А. Н. Циклы леммингов и полевков на Севере. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2004. 150 с.
- Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Свердловск, 1969. 198 с.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 227 с.
- Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: МГУ, 1977. 262 с.
- Chitty D. Mortality among voles (*Microtus agrestis*) at Lake Vyrnwy, Montgomeryshire, in 1936-39 // Phil. Trans. Roy. Soc. London. 1952. Ser. B. P. 505-552.

- Christian J. J.* Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation growth // *Physiol. mammal.* 1963. V. 1. P. 189-353.
- Fuller W. A.* Demography of subarctic population of *Clethrionomys gapperi*: numbers and survival // *Canad. J. Zool.* 1977. V. 55. № 1. P. 42-51.
- Hansson L.* Small rodent food, feeding and population dynamics. A comparison between granivorous and herbivorous species in Scandinavia // *Oikos.* 1977. V. 22. P. 183-198.
- Hansson L., Henttonen H.* 1985. Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover // *Oecologia.* 1977. V. 67. № 3. P. 394-402.
- Henttonen H., Tass J., Viitala J., Kaikusalo A.* Ecology of cyclic rodents in northern Finland // *Memoranda Soc. Fauna a. Flora Fennica.* 1984. V. 25. P. 61-77.
- Krebs C. J., Myers J. H.* Population cycles in small mammals // *Adv. Ecol. Res.* 1974. V. 8. P. 267-399.
- Lidicker W. Z. J.* Regulation of numbers in an island population of the California vole, a problem in community dynamics // *Ecol. Monogr.* 43. 1973. № 3. P. 271-302.
- Lidicker W. Z. J.* Regulation of numbers in small mammals populations - historical reflections and a synthesis // *Populations of small mammals under natural conditions - Spec. Publ. Ser. Pymatuning Lab. Ecol. Univ. Pittsburgh.* 1978. V. 5. P. 122-141.
- Mihok S., Fuller W. A.* Morphometric variation in *Clethrionomys gapperi*: Are all voles created? // *Canad. J. Zool.* 1981. V. 59. P. 2275-2283.
- Stenseth N. C.* Models of bank vole and wood mouse populations // *The ecology of woodland rodents - Symp. Zool. Soc. London.* 1985. V. 55. P. 339-376.
- Poulet A. R.* The ecological basis of forecasting rodent outbreaks in a Sachelian // *Acta Zool. Fennica.* 1985. № 173. P. 107-111.
- Zhigalski O. A.* Factorial analysis of population dynamics in rodents // *Polish ecological studies.* 1993. V. 18. 1-2. P. 3-158.