

4.2.2. Численность и экологическая структура населения мелких млекопитающих

Мелкие млекопитающие (мышевидные грызуны и землеройки) – важнейший компонент таежных экосистем, во многом определяющий их формирование и развитие. Отсюда и основные задачи, решаемые настоящим исследованием – обобщить и проанализировать материалы многолетнего (1965–2009 гг.) мониторинга состояния и динамики популяций фоновых видов мелких млекопитающих в подзоне лесов Карелии и прилегающих регионов. В качестве основной территории исследований выбрано Приладожье. Ландшафты Приладожья, с одной стороны, хорошо отражают экологические особенности всей обширной территории таежного Севера и достаточно характерны для любой его части, а с другой весьма специфичны и представляют для большинства изученных видов северную периферию ареала, где на них постоянно воздействует мощнейший антропогенный пресс, причем не только со стороны лесозаготовки, но и других форм интенсивных техногенных воздействий. Это делает данную территорию весьма показательной и удобной экологической моделью сильно нарушенной природной среды, уникальным полигоном для научного анализа, прогнозирования и разработки мер компенсации и нейтрализации негативных последствий хозяйственного пресса. Вполне оправдан и выбор объекта исследования, в качестве которого выступают таежные популяции землероек и мышевидных грызунов, это весьма чувствительный и доступный тест-объект, достаточно точный и адекватный индикатор разнообразных экологических нарушений (Ивантер, Коросов, 1998). К тому же здесь вот уже более 45 лет успешно функционирует Ладожский териологический стационар «Каркку», расположенный в Питкярантском районе Карелии, где ведется многосторонний экологический мониторинг. Это совершенно уникальный пример длительных, почти полувековых наблюдений, не имеющий аналогов ни в отечественной, ни в мировой зоологической практике (Ивантер, 1975; Ивантер, Макаров, 2001).

Материал собирался в окрестностях Ладожского териологического стационара Института биологии КарНЦ РАН (Питкярантский район Карелии) двумя основными методами: ловушко-линиями и ловчими канавками. Учет зверьков ловушками заключался в расстановке параллельных, на расстоянии 25 м друг от друга, линий давилок (капканчиков Геро) по 25–50 шт. в каждой линии с равными интервалами в 4–5 м. Линии сравнительно равномерно распределялись по всем обследуемым биотопам (и модельным участкам) и действовали по 2–4 суток. Приманкой служили кусочки смоченного в растительном масле ржаного хлеба. За показатель обилия принималось число зверьков, попавших за сутки работы 100 ловушек (на 100 ловушко-суток), и выраженная в процентах доля данного вида в общем улове ловушками (относительное обилие в населении мелких млекопитающих, или индекс доминирования). Учет и отлов канавками проводился с помощью пяти 30-метровых траншей, имевших по три металлических конуса, сужающихся к горловине и врытых таким образом, что верхний край их находился вровень с дном канавки. Показатель обилия – число зверьков, попавших в конусы за 10 суток работы одной канавки (на 10 канавко-суток), и относительное количество зверьков данного вида в проценте от общего числа добытых (индекс доминирования, %).

Наряду с этим, для выявления степени предпочтения, оказываемого видом тому или иному местообитанию (и его преферентного статуса в населении) вычислялся особый показатель – это коэффициент (или индекс) верности биотопу (Глотов и др., 1978; Ивантер, Ивантер, 1983; Ивантер, Макаров, 2001; Ивантер и др., 2003). Кроме того, для оценки видового разнообразия населения мелких зверьков каждого биотопа вычислялись показатели разнообразия (H) и выровненности (e) (Одум, 1975).

Общая эколого-фаунистическая характеристика мелких млекопитающих Приладожья

За 44 года учетов на Ладожском стационаре отработано 202300 ловушко-суток и 5105 канавко-суток. Общее число добытых зверьков составило 14180. Из них на долю насекомоядных приходится 62,7 %, грызунов 37,3 (табл. 1). Еще заметнее эта диспропорция в уловах канавками, где землеройки составляют 79 %, тогда как в учетах ловушками – только 50 %.

Т а б л и ц а 1
Соотношение видов и средняя численность мелких млекопитающих в Приладожье
(сводные данные за 1966–1999 гг.)

Вид	Отлов давилками (168555 ловушко-суток)			Отлов канавками (4233 канавко-суток)			Всего	
	абс.	экз., на 100 ловушко-суток	%	абс.	экз., на 10 канавко-суток	%	абс.	%
Обыкновенная бурозубка	2937	1,74	44,76	2351	5,55	46,00	5288	45,31
Средняя бурозубка	112	0,07	1,71	608	1,44	11,90	720	6,17
Малая бурозубка	158	0,09	2,41	945	2,23	18,49	1103	9,45
Равнозубая бурозубка	39	0,02	0,59	43	0,10	0,84	82	0,70
Крошечная бурозубка	2	0,001	0,03	33	0,08	0,65	35	0,30
Водяная кутора	31	0,02	0,47	57	0,13	1,16	88	0,75
Лесная мышовка	58	0,03	0,88	316	0,75	6,18	374	3,21
Полевая мышь	9	0,005	0,14	1	0,002	0,02	10	0,09
Мышь-малютка	5	0,003	0,08	8	0,02	0,16	13	0,11
Лесной лемминг	3	0,002	0,05	87	0,21	1,70	90	0,77
Рыжая полевка	2598	1,54	39,59	467	1,10	9,14	3065	26,26
Красная полевка	80	0,05	0,22	9	0,02	0,17	89	0,76
Обыкновенная полевка	1	0,0006	0,02	2	0,005	0,04	3	0,03
Темная полевка	499	0,30	7,61	160	0,38	3,13	659	5,65
Полевка-экономка	29	0,02	0,44	22	0,05	0,42	51	0,44
Всего	6561	3,89	100,00	5109	12,01	100,00	11670	100,00

Всего на исследованной территории добыто 15 видов мелких млекопитающих, которые по степени доминирования в суммарных уловах располагаются следующим образом: обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L.), рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreb.), малая бурозубка (*S. minutus* L.), средняя бурозубка (*S. caecutiens* Laxm.), темная полевка (*Microtus agrestis* L.), лесная мышовка (*Sicista betulina* Pall.), лесной лемминг (*Myopus schisticolor* Lill.), красная полевка (*Cl. rutilus* Pall.), водяная кутора (*Neomys fodiens* Penn.), равнозубая бурозубка (*S. isodon* Turgov), полевка-экономка (*M. oeconomus* Pall.), мышь-малютка (*Micromys minutus* Pall.), крошечная бурозубка (*S. minutissimus* Zimm.), полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pall.), обыкновенная полевка (*M. arvalis* Pall.). При этом наиболее многочисленными видами, как в целом по региону, так и в большинстве обследованных биотопов, оказались обыкновенная бурозубка и рыжая полевка, составившие в наших сборах мелких млекопитающих соответственно 45,3 и 26,3 %, т.е. в сумме почти 72 %. Далее по убыванию численности следуют три вида содоминанта: малая и средняя бурозубки и темная полевка (9,5, 6,2 и 5,7 %) и три второстепенных вида – лесная мышовка, лесной лемминг и красная полевка (3,2, 0,8 и 0,8 %). На остальные 7 видов приходится всего 2,2 % и их следует отнести к группе крайне малочисленных.

Такое соотношение видов в общих чертах сохраняется в различные годы, но, как уже говорилось, зависит от способа отлова (табл. 1). В сборах канавками значительно выше как общая доля насекомых, так и численность второстепенных видов землероек и грызунов. Например, по сравнению с добычей ловушками, удельный вес таких содоминантов как средняя и малая бурозубки и лесная мышовка, увеличивается в уловах канавками в 5–6 раз, а такие редкие виды как крошечная бурозубка, кутора и лесной лемминг и вовсе попадают только в канавки. Напротив, в сборах давилками преобладают немногие виды мышевидных грызунов и обыкновенная бурозубка, а целый ряд второстепенных и редких видов вообще не представлен.

Общий показатель учета давилками по Карелии в целом колеблется по годам от 0,34 до 18,5 на 100 ловушко-суток и составляет в среднем 3,9, канавками – от 2,7 до 25,4, в среднем 12,0 на 10 канавко-суток. Сопоставление этих данных с результатами учетов в других таежных регионах Европейского Севера России (Ивантер, 1975; Ивантер и др., 2003) позволяет оценить общую численность мелких млекопитающих в Приладожье как среднюю. В то же время по сравнению с более южными областями она выглядит невысокой (особенно низка численность мышевидных грызунов), что объясняется не только крайней неустойчивостью среды и однообразием кормовой базы, характерными вообще для всего Севера (Шварц, 1963), но и ландшафтными особенностями охваченной учетами территории, в частности господством бедных в экологическом отношении частоствольных

ельников, чистых лишайниковых сосняков, моховых болот и хвойно-лиственных молодняков жердякового типа.

Невысокий средний многолетний показатель учета мелких млекопитающих обусловлен также особым характером многолетней динамики численности как отдельных видов, так и всего населения землероек и грызунов рассматриваемого региона. Как показывают данные специальных учетов, для всех изучаемых популяций мелких зверьков типичны значительные по размаху, но небольшой частоты и обычно неправильного «рваного» ритма флуктуации, отличительной чертой которых являются длительность и глубина депрессий, редкость и кратковременность подъемов и общая растянутость цикла. Вместе с тем отсутствие четкой синхронности в колебаниях численности различных видов и групп мелких млекопитающих (табл. 2) приводит к тому, что в отдельные годы в уловах преобладают то землеройки (1969, 1971, 1975–1977, 1980–1982, 1985–1986, 1989, 1992–1993, 1998–1999, 2001, 2005, 2008), то мышевидные грызуны (1966–1967, 1970, 1972–1974, 1978–1979, 1990, 1994, 2003, 2006), и аспект фауны меняется в зависимости от особенностей года с «землеройко-полевкового» на «полевко-землеройковый» (рис. 10).

Не всегда согласованно колеблется и численность отдельных представителей каждой из этих групп (табл. 2). Однако последнее обстоятельство почти не сказывается на масштабах и характере изменений общей численности зверьков, поскольку население их образовано в основном популяциями лишь двух видов – обыкновенной бурозубки и рыжей полевки. Эти доминантные виды определяют уровень и многолетние колебания численности как всего населения мелких млекопитающих в целом, так и их группировок в отдельных местообитаниях, за исключением лиственных молодняков, сельскохозяйственных угодий и других элементов культурного ландшафта, где, кроме обыкновенной бурозубки и рыжей полевки, господствует темная полевка, составляющая до 30 и более процентов всего улова. Таким образом, в отношении видовой структуры населения мелких млекопитающих Приладожья, как и всей Карелии (Ивантер, 1975; Э. В. Ивантер, Т. В. Ивантер, 1983; Ивантер, Макаров, 2001), представляет довольно стабильную «двухдоминантную» систему (группировку) видовых популяций. Такая структура, как и асинхронность колебаний численности двух господствующих видов, безусловно целесообразна при ограниченной емкости и однообразии угодий. Она придает населению зверьков необходимую стойкость к воздействию неблагоприятных условий и может рассматриваться как одна из форм адаптаций животных на популяционно-биоценологическом уровне.

Таблица 2

Корреляционный анализ сопряженности многолетних изменений численности у различных видов мелких млекопитающих Приладожья

Пары видов	Учеты ловушко-линиями			Учеты канавками		
	Коэффициент ранговой корреляции Спирмена r_s	Критерий достоверности t_r	Доверительная вероятность P	Коэффициент ранговой корреляции Спирмена r_s	Критерий достоверности t_r	Доверительная вероятность P
Обыкновенная бурозубка – средняя бурозубка	0,45	1,8	0,90	0,37	1,5	0,84
Обыкновенная бурозубка – малая бурозубка	0,11	0,4	0,30	0,65	3,1	0,99
Средняя бурозубка – малая бурозубка	0,54	2,3	0,96	0,35	1,3	0,78
Обыкновенная бурозубка – рыжая полевка	0,58	2,6	0,98	0,44	1,8	0,90
Рыжая полевка – темная полевка	0,52	2,2	0,95	0,56	2,4	0,97
Рыжая полевка – красная полевка	0,07	0,3	0,17	0,43	1,7	0,88
Рыжая полевка – лесная мышовка	0,09	0,3	0,23	0,45	1,8	0,90
Лесная мышовка – обыкновенная бурозубка	0,02	0,1	0,06	0,14	0,5	0,37

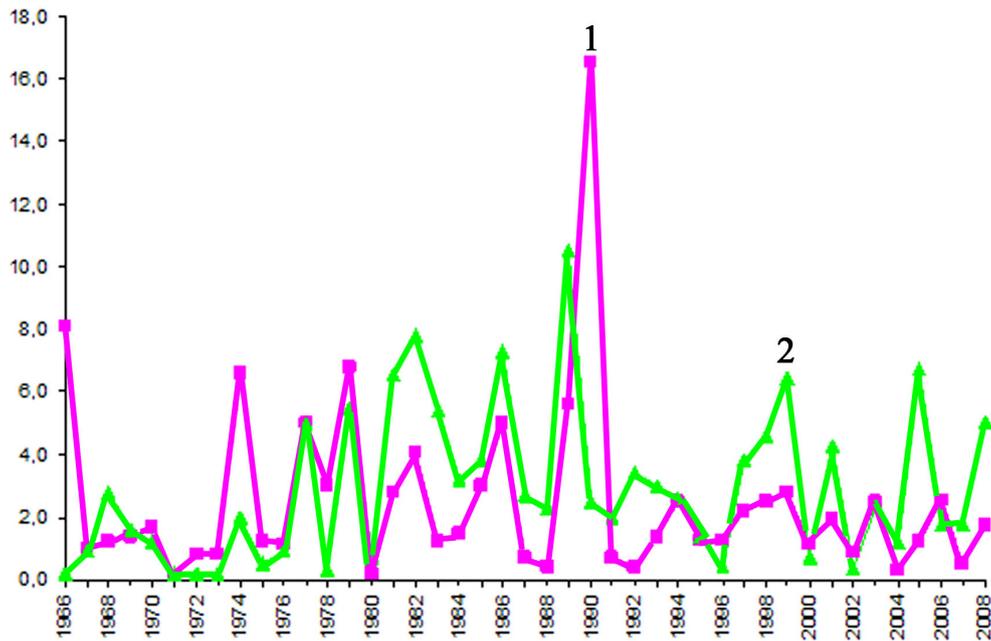


Рис. 10. Суммарная численность грызунов (1) и землероек (2) в Приладожье. По оси абсцисс – годы, по оси ординат – численность, экз. на 100 ловушко-суток

На основе изучения ландшафтных особенностей региона и закономерностей пространственного распределения землероек и мышевидных грызунов мы выделили 7 наиболее характерных для Приладожья типов биотопов, отличающихся экологическими условиями, составом и численностью животного населения. Это сосняки лишайниковые, сосняки-зеленомошные, зеленомошные и зеленомошно-травяные ельники, лиственные и смешанные леса, лиственное мелколесье, разновозрастные вырубки, а также луговые и другие сельскохозяйственные угодья.

Подводя итоги выполненных в этом направлении исследований, необходимо остановиться на некоторых общих закономерностях биотопического и пространственного распределения популяционных группировок и всего населения мелких млекопитающих Приладожья в связи с изменениями, вызванными антропогенным фактором. С этой целью нами проведен кластерный анализ многовидовых биоценологических группировок мелких млекопитающих этого региона (Ивантер, Коросов, 1992), выделивший группы биотопов, наиболее близкие по условиям обитания и видовому составу зверьков (рис. 11). Наиболее богаты видами еловые и смешанные леса. Обедненными териокомплексами, представленными в основном политопами видами, характеризуются сосняки-зеленомошные, вырубки и лиственное мелколесье. Выявляется близость населения зверьков из двух типов сосняков, но в лишайниковых борах видов еще меньше. Наконец, особое положение занимает биотопический комплекс экотона – границы между лугом и лесом, включающий представителей смежных биотопов. При этом выявленный характер отношений между биоценологическими комплексами млекопитающих сохраняется вне зависимости от метода количественных учетов: и по видовому составу, и по численности (показатель учета) население зверьков сосняков-зеленомошников все же ближе к мелколесью, чем к зеленомошным ельникам.

Как показали учеты, наиболее плотно населены мелкими млекопитающими спелые лиственные леса с умеренной хвойной примесью, зарастающие вырубки 3–10-летнего возраста, участки культурного ландшафта, а также зеленомошно-травяные ельники с участием лиственных пород, хорошим подлеском и развитым травостоем. Эти же биотопы отличаются и наиболее богатым видовым спектром мелких зверьков. В лишайниковых борах и монотонных таежных ельниках без лиственной примеси и подлеска численность землероек и грызунов минимальная. Остальные биотопы занимают в этом отношении промежуточное положение. Таким образом, в целом коренные типы лесных угодий существенно уступают производным лесам, элементам культурного ландшафта,

вырубкам и другим типам трансформированных человеком площадей как по разнообразию видовой структуры соответствующих биоценологических группировок животных, так и по их численности. Это говорит о том, что антропогенный фактор оказывает на распределение и численность мелких млекопитающих в общем положительное влияние.

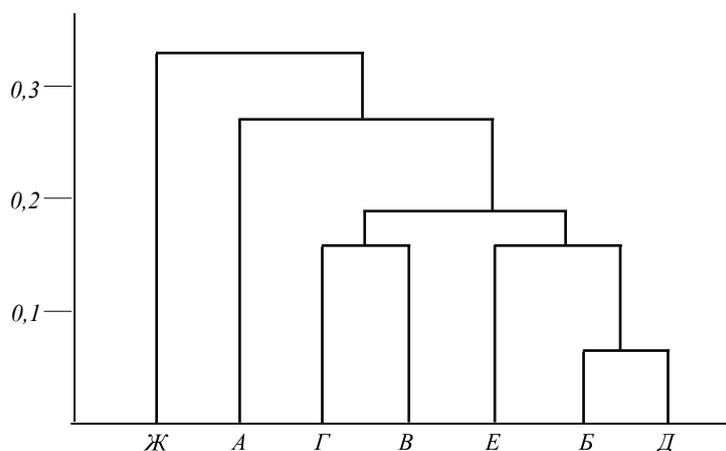


Рис. 11. Дендрограмма кластерного анализа биоценологических группировок мелких млекопитающих Приладожья: А – лишайниковые сосняки; Б – сосняки-зеленомошные; В – ельники; Г – спелые лиственные и смешанные леса; Д – лиственное мелколесье; Е – зарастающие вырубки; Ж – граница сеяного луга с ольшаником (по: Ивантер, Коросов, 1992)

Изучение биоценологических группировок мелких млекопитающих Приладожья, их структуры и динамики во времени и пространстве позволяет констатировать своеобразную и неоднозначную роль различных биотопов, в частности коренных и антропогенных ландшафтов, в жизни популяций и всего смешанного населения землероек и грызунов. Так, если зеленомошные и травяные леса (сосняки и особенно ельники) служат для большинства видов основными местообитаниями круглый год и населены стабильными по составу, хотя и немногочисленными группировками мелких млекопитающих, то производные биотопы, и прежде всего зарастающие вырубки 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 видов в коренных и антропогенных биотопах: при общей синхронности многолетних колебаний в антропогенном ландшафте они гораздо более резкие, чем в коренных лесах, где численность популяций более стабильна, хотя и держится на менее высоком уровне. Та же закономерность прослеживается и при анализе сезонных изменений численности зверьков (рис. 12). При этом 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 землероек и грызунов 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 сезона нередко даже менее выражено, чем в коренных биотопах. Таким образом, в коренных местообитаниях численность мелких млекопитающих более устойчива и колебания ее менее резкие, сглаженные, а в трансформированных – наоборот, население землероек и грызунов крайне динамично, нестабильно и испытывает резкие флуктуации численности по годам и особенно сезонам.

Уровень видового разнообразия мелких млекопитающих зависит и от плотности их населения (табл. 3, 4). В годы высокой численности группировки более выровненные, а в периоды депрессий отличаются неоднородностью.

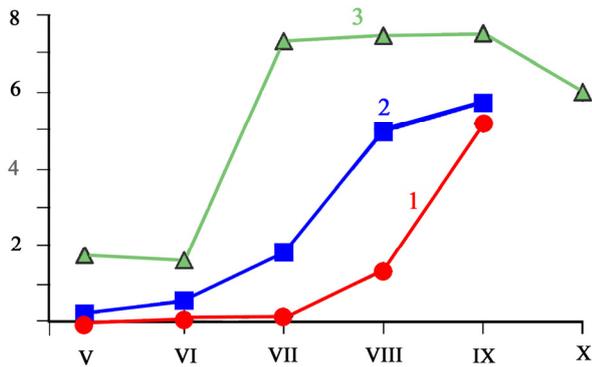


Рис. 12. Сезонные изменения численности обыкновенной бурозубки в годы: 1 – низкой, 2 – средней, 3 – высокой численности. По оси абсцисс – месяцы, по оси ординат – численность, экз. на 100 ловушко-суток

Таблица 3

Численность (экз. на 100 ловушко-суток), индекс доминирования (доля в уловах), разнообразие и выравненность в годы с разным уровнем численности мелких млекопитающих

Вид	Высокая численность		Средняя численность		Низкая численность	
	Экз. на 100 ловушко-суток	Индекс доминирования	Экз. на 100 ловушко-суток	Индекс доминирования	Экз. на 100 ловушко-суток	Индекс доминирования
Обыкновенная бурозубка	3,76	0,395	1,00	0,338	0,10	0,453
Средняя бурозубка	0,06	0,006	0,08	0,026	0,00	0,016
Малая бурозубка	0,02	0,002	0,07	0,022	0,01	0,031
Равнозубая бурозубка	–	–	0,02	0,005	0,00	0,016
Водяная кутора	0,03	0,003	0,00	0,001	0,00	0,00
Лесная мышовка	0,02	0,002	0,05	0,016	0,01	0,025
Полевая мышь	0,02	0,002	–	–	0,00	0,008
Мышь-малютка	0,01	0,001	0,00	–	–	–
Рыжая полевка	4,72	0,496	1,33	0,448	0,09	0,409
Красная полевка	0,20	0,021	0,16	0,052	0,01	0,031
Темная полевка	0,67	0,070	0,24	0,080	0,04	0,181
Полевка-экономка	0,01	0,001	0,03	0,010	0,00	0,008
Всего	9,51	1,00	2,96	1,00	0,22	1,00
Число видов	11		11		10	
Разнообразие (H)	0,47		0,61		0,67	
Выравнивание (e)	0,451		0,588		0,672	

Таблица 4

Численность (экз. на 10 канавко-суток), индекс доминирования (доля в уловах), разнообразие и выравненность в годы с разным уровнем численности мелких млекопитающих

Вид	Высокая численность		Средняя численность		Низкая численность	
	Экз. на 10 канавко-суток	Индекс доминирования	Экз. на 10 канавко-суток	Индекс доминирования	Экз. на 10 канавко-суток	Индекс доминирования
Обыкновенная бурозубка	6,68	0,542	3,63	0,370	3,65	0,347
Средняя бурозубка	1,00	0,081	1,18	0,120	1,88	0,179
Малая бурозубка	1,80	0,146	1,28	0,130	1,60	0,152
Равнозубая бурозубка	0,03	0,003	0,05	0,005	0,03	0,002
Крошечная бурозубка	0,14	0,011	0,01	0,001	0,03	0,002
Водяная кутора	0,12	0,010	0,19	0,020	0,04	0,004
Лесная мышовка	0,48	0,039	0,55	0,056	0,87	0,082
Мышь-малютка	–	–	0,05	0,005	–	–
Лесной лемминг	0,11	0,009	0,42	0,043	–	–
Рыжая полевка	1,40	0,114	1,90	0,004	0,01	0,001
Темная полевка	0,54	0,044	0,38	0,038	0,40	0,038
Полевка-экономка	–	–	0,14	0,015	–	–
Всего	12,33	1,00	9,80	1,00	10,51	1,00
Число видов	12		14		11	
Разнообразие (H)	0,65		0,80		0,72	
Выравнивание (e)	0,60		0,70		0,69	

В пределах одного и того же биотопа размещение землероек и грызунов носит мозаичный характер и сильно зависит от особенностей рельефа, состава и сомкнутости древостоя, развития подлеска и травянистой растительности, степени захламленности, количества и качества корма. В сомкнутых древостоях они тяготеют к рединам и опушкам, а в редкостойных лесах и окраинах населенных пунктов – к тенистым захламленным участкам с богатым подлеском и группами кустарника. Увеличение стенопотности и выход в стадии, затронутые деятельностью человека (вырубки, элементы культурного ландшафта и др.), – черты, характерные для всех видов мелких млекопитающих, живущих в тайге у северных границ распространения (лесная мышовка, темная и обыкновенная полевки, малая бурозубка и др.). В известной мере такая же тенденция проявляется у рыжей полевки и обыкновенной бурозубки, что позволяет рассматривать ее в качестве имеющей приспособительный смысл географической особенности стациального размещения всего населения мелких млекопитающих изучаемого региона. Об увеличении стенопотности и «синантропизма» южных видов зверьков при расселении их к северу сообщают Н. П. Наумов (1948), А. Н. Формозов (1948), Н. Н. Воронцов (1961), Н. В. Башенина (1962, 1972), Н. Г. Соломонов (1971), Дж. Таст (Tast, 1968) и др.

Территориальное распределение отдельных видов и всего населения мелких млекопитающих в целом отличается значительной динамичностью и закономерно трансформируется по сезонам и годам в связи с изменением численности популяций. Весной и в начале лета плотность населения зверьков минимальная и они концентрируются в оптимальных местообитаниях, чаще всего в богатых травяно-зеленомошных ельниках, в смешанных насаждениях по ручьям и рекам, на травяных опушках и в пределах культурного ландшафта (захламленные и поросшие кустарником каменные гряды среди полей, обочины дорог, межи и прочие «неудобные земли» на полях и сенокосах). Летом, по мере размножения и расселения молодняка, отдельные «поселения» постепенно сливаются и зверьки более или менее равномерно заселяют все подходящие биотопы. Осенью эта дисперсия особенно хорошо выражена, но к зиме животные вновь концентрируются в немногих «поселениях» и распределение их приобретает очаговый характер.

Еще отчетливее годовые изменения в характере биотопического размещения. В годы подъема численности население землероек и грызунов широко растекается по всей территории и они встречаются в самых разнообразных биотопах. В большей степени это характерно для молодых расселяющихся животных, тогда как зимовавшие более консервативны и придерживаются лишь наиболее благоприятных мест обитания. Совершенно иная картина наблюдается при депрессии численности зверьков. В этом случае популяция состоит из отдельных поселений (парцеллярных группировок), приуроченных к немногим лучшим участкам местности, и размещается неравномерно, мозаично. Такие оптимальные участки, получившие название «станции переживания», или «резерваты» вида (Наумов, 1948), обеспечивают возможность нормального существования немногочисленного сохранившегося поголовья даже в условиях пессимума и служат очагами восстановления численности при наступлении благоприятных условий. В монотонных ландшафтах таежной зоны их очень немного, поэтому перепады численности по годам достигают значительной величины, и прежде всего за счет длительных и глубоких депрессий.

Динамическая смена пространственного распределения с диффузного, равномерного при высокой численности зверьков на мозаичный, лоскутный в периоды депрессий имеет важное приспособительное значение и способствует процветанию и устойчивости вида. Этим путем достигается необходимый для репродукции контакт особей, удовлетворение их кормовых и защитных потребностей в условиях резкого сокращения численности, равномерное, без перенаселения и конкуренции, освоение среды обитания и заселение новых территорий при увеличении интенсивности размножения. Таким образом, территориальность является эффективным средством регулирования плотности населения и механизмом гомеостаза популяции.

Постоянные на протяжении всего бесснежного периода отловы обыкновенных бурозубок в ловчие канавки позволяют не только характеризовать численность землероек и их биотопическое размещение, но и судить об их подвижности, связанной с расселением. Рассмотрение кривой уловов по дням (Ивантер, 1975) на фоне конкретных экологических условий и данных о численности зверьков (учеты ловушками) показывает, что подвижность бурозубок зависит от ряда причин, и прежде всего от интенсивности размножения, плотности популяции и условий погоды (особенно влажности и осадков).

При этом первые два фактора определяют в основном общий уровень кривой уловов, а последний – ее конкретный ход (конфигурацию).

Связь между подвижностью (двигательной активностью) животных и темпом их размножения очевидна. В дни массового появления на поверхности молодых бурозубок (переход их к самостоятельной жизни и расселение) отлов их в канавки резко возрастает, в другие периоды – сокращается. Ход и интенсивность размножения отражаются и на подвижности взрослых бурозубок. В период беременности и выкармливания молодых взрослые самки ведут скрытый образ жизни и двигаются мало; самцы же, наоборот, весьма активны и попадают в канавки чаще самок.

Также нетрудно заметить обратную связь между подвижностью зверьков и их численностью. В периоды низкой численности подвижность зверьков более высока. В результате канавочные учеты (отражающие в первую очередь подвижность животных) не всегда дают правильное представление о том, во сколько раз увеличилась или сократилась численность бурозубок, демонстрируя как бы «сглаженную версию»

Причины увеличения двигательной активности животных при низкой их плотности до конца не ясны (Ивантер, 1975). Не исключено, что низкая численность землероек заставляет их больше передвигаться в поисках друг друга для спаривания. Но это может относиться лишь к перезимовавшей части популяции. Рост же подвижности молодых зверьков можно связать с образованием «поселений» по типу тех, что известны у грызунов. По Н. П. Наумову (1955), для существования каждого вида необходима некоторая минимальная плотность населения, без которой невозможны образование «поселений», т.е. занятой территории, и защита ее от других видов. При падении же численности сохраняются единичные рассредоточенные особи, которые, стремясь образовать «поселение», усиленно ищут друг друга и в результате их подвижность увеличивается.

Наконец, обратную связь между численностью и подвижностью можно объяснить тем, что годы низкой численности часто отличаются недостатком (или недоступностью) корма. В этом случае в поисках пищи зверькам приходится двигаться гораздо больше, чем в годы изобилия корма. Вполне вероятно также и совместное действие указанных причин.

Очень большое влияние на подвижность и уловистость землероек оказывают и метеорологические факторы (Ивантер, Макаров, 2001). При сопоставлении кривых улова и влажности нельзя не видеть совпадения их хода. Даже на сравнительно небольшое повышение влажности воздуха землеройки четко отвечают увеличением подвижности. Коэффициент корреляции между этими показателями $0,58+0,07$. Еще отчетливее связь подвижности с выпадением осадков: после каждого дождя величина уловов возрастает, а при сухой погоде падает. Но так обстоит дело летом. Осенью же длительное ненастье сопровождается обычно сокращением подвижности зверьков. Видимо, как и у полевок (Наумов, 1955), при осеннем похолодании характер реакции бурозубок на выпадение осадков меняется. При падении температуры ниже известных границ влажность уже не стимулирует, а гасит их активность.

Сходство в реакции грызунов и землероек на изменения метеорологических условий не исчерпывается осенним периодом и может быть распространено и на другие сезоны. С этой позиции объяснение прямой связи между подвижностью зверьков и осадками как следствия изменения активности насекомых, данное С. Боровским и А. Денелем (Borowski, Dehnel, 1952), представляется сомнительным. Гораздо логичнее точка зрения В. А. Попова (1960), Е. Мистковской и Д. Сидоровича (Mystkowska, Sidorowicz, 1961), согласно которой дождь как «регулятор отлова» действует на зверьков через микроклимат приземного яруса. Видимо, осадки «выживают» бурозубок из убежищ, затрудняют добывание корма, что и определяет повышенную активность бурозубок после дождей и более частую попадаемость их в ловчие канавки.

Отличия в подвижности землероек в разных биотопах связаны прежде всего с распределением запасов пищи. В более кормных местообитаниях (например, в лиственном лесу) подвижность зверьков была ниже, чем в бедных кормом биотопах. Это прекрасно объясняет тот факт, что при крайне низкой численности бурозубок в чистом лишайниковом сосняке мы все же ловили там в канавки довольно много зверьков.

Высокая лабильность пространственной структуры популяции и закономерная годовая и сезонная смена типов поселения в связи с динамикой численности в равной мере свойственны

и всему населению мелких млекопитающих изучаемого региона, и каждому из рассматриваемых видов. Вместе с тем конкретный тип пространственной структуры популяции и процесс ее трансформации во времени имеют у различных видов свои особенности. Например, для популяций куторы, лесной мышовки, полевки-экономки, полевой мыши, мыши-малютки и домового мыши более характерен инсулярный тип пространственной структуры (по классификации В. Е. Флинта, 1970, 1972), отличающийся стабильно мозаичным распределением поселений, для красной полевки – калейдоскопический (термин Ю. В. Ковалевского и Э. И. Коренберга, 1974), главная особенность которого заключается в регулярном перемещении участков повышенного обилия зверьков, а для темной и рыжей полевок и всех видов бурозубок – пульсирующий; при годовой и сезонной перестройке типа поселения с мозаичного на диффузный и обратно сохраняется сеть постоянных элементарных поселений в стадиях переживания. Все это отражает смешанный характер фауны, разнообразие ландшафтов и динамичность природных условий Карелии. Но поскольку пульсирующий тип пространственной структуры популяции присущ большинству таежных видов мелких млекопитающих, и притом видам наиболее многочисленным и широко распространенным, можно, следовательно, говорить о специфичности его для всего населения землероек и грызунов лесной зоны.

Прогрессирующее антропогенное воздействие на природные комплексы Приладожья привело к характерным изменениям в составе животного населения этого своеобразного региона, в том числе и такого важного компонента биоценоза, как мелкие млекопитающие. Наряду с приобретением фауной более южного облика в результате появления новых западноевропейских видов (полевая мышь, мышь-малютка, обыкновенная полевка, и др.) и увеличения численности и расширения ареалов южных форм, заселивших Карелию в прошлом (рыжая полевка, малая бурозубка, лесная мышовка), сокращаются местообитания, пригодные для существования типичных северотаежных видов. При современных темпах хозяйственного освоения Приладожья многие из этих животных не успевают приспособляться к меняющейся экологической обстановке, что влечет за собой сокращение численности и области распространения и в итоге постепенное исчезновение ряда представителей сибирского таежного комплекса – лесной лемминг, красная и красно-серая полевки, средняя бурозубка и др. Все это приводит к перестройке видовой структуры современной фауны мелких млекопитающих Приладожья и к становлению нового фаунистического комплекса, характеризующегося более южным колоритом (в частности преобладанием в его составе фаунистических элементов широколиственных лесов), качественной бедностью (за счет выпадения ряда северотаежных видов) и несущего отчетливые черты разнообразных и весьма существенных антропогенных воздействий.

Динамика численности популяций и ее причины

Проблеме изменений численности мелких млекопитающих посвящена обширная литература. Обзор ее не входит в наши задачи, отметим только, что единой общепринятой теории динамики численности до сих пор нет. Большинство авторов рассматривает численность животных как итог трех явлений – размножения, смертности и миграций, находящихся под контролем внешних условий. Однако, соглашаясь с тем, что численность вида определяется сложным комплексом взаимосвязанных причин, действие которых различно на разных этапах ее движения, исследователи по-разному оценивают роль экзогенных и эндогенных факторов и нередко пытаются выделить среди них какой-то один «основной» фактор, более других ответственный за многолетние изменения численности видов. В одних случаях главную и даже единственную причину динамики численности видят в авторегуляции на основе стресса, в других – основную роль отводят кормовым или метеорологическим условиям, совершенно игнорируя внутривидовые явления. Изучение литературы и собственные многолетние исследования убеждают нас в том, что обе эти крайние точки зрения в равной мере ошибочны.

Первая не учитывает разнообразия авторегуляторных механизмов и их тесной связи с другими, в том числе экзогенными факторами, ориентированности популяционного контроля на комплекс внешних и внутренних условий и того, что эти механизмы имеют смысл лишь как защитный буфер, посредник между популяцией и окружающей средой. Они вызываются к жизни внешними факторами и в значительной мере корректируются ими.

Главной задачей авторегуляции служит сглаживание, компенсация экзогенных воздействий, однако нивелировать их полностью обычно не удается. Кроме того внешние условия нередко сами контролируют численность популяции и необходимость в авторегуляторных процессах в этих случаях отпадает. По мнению Т. В. Кошкиной (1966, 1967 б), механизмы популяционного регулирования, связанные с повышением плотности, выработались в процессе эволюции не у всех видов грызунов. Такая авторегуляция может быть действенной и тонкой в популяциях доминирующего вида лесных полевок в оптимальных условиях, при относительно устойчивых запасах корма, но может и не играть существенной роли у некоторых видов, которые обитают в условиях ограниченности и неустойчивости кормовых ресурсов и большой гибели животных от внешних факторов.

Однако, как показывают наши исследования, этот вывод нуждается в уточнении. Авторегуляторные механизмы не являются, строго говоря, видовым признаком. У одного и того же вида, например у красной полевки, они могут отсутствовать или присутствовать в зависимости от того, в каких условиях он существует. Эти механизмы реализуются на уровне популяции, и характер их проявления связан с ее состоянием и плотностью населения. Популяции, живущие в условиях оптимума и обладающие высокой численностью, как правило, имеют весьма совершенные авторегуляторные механизмы. На периферии же ареала популяции малочисленны и не нуждаются в популяционном контроле. С этой ролью успешно справляются климатические и кормовые факторы, конкуренты, хищники и т. п. Здесь вырабатывается другой тип адаптации, направленный на мобилизацию всех потенциальных резервов воспроизводства с тем, чтобы компенсировать высокую смертность, обусловленную неблагоприятной экологической обстановкой. Мы убеждены, что уже в самой популяционной структуре, и следовательно в любой популяции, заложены возможности авторегуляции численности. Но вот реализуются ли эти возможности и в какой форме – всецело зависит от плотности и организации популяции.

Вместе с тем сводить механизм изменений численности популяций лишь к одному влиянию внешних факторов без учета внутривидовой авторегуляции неправильно. Динамика численности населения представляет интегрированный результат воздействия среды не на простую сумму пассивно воспринимающих это воздействие организмов, а на сложную, многоструктурную, особым образом организованную систему, обладающую целым комплексом групповых адаптивных реакций, способных ослабить или изменить направление внешних воздействий. Динамика численности популяции отражает историю и весь ход противоречивых взаимоотношений популяции с окружающей средой. И в этих взаимоотношениях в равной мере участвуют как внешняя среда, так и приспособительные компенсаторные механизмы популяции. Поэтому противопоставлять их друг другу или, тем более, игнорировать одну из сторон динамического взаимодействия среды и популяции одинаково неверно.

Анализ многолетней динамики численности различных представителей мелких млекопитающих (рис. 13, 14) позволяет сделать некоторые общие заключения. Прежде всего обращает внимание известная асинхронность в ритмах годовых изменений численности у ряда изучаемых видов землероек и грызунов. Уже только это заставляет отказаться от поисков единого фактора, регулирующего численность популяций многих видов. Таких универсальных факторов вообще не существует, поскольку изучаемые формы экологически не идентичны и могут по-разному реагировать на одни и те же условия. Несогласованность хода динамики численности у отдельных видов мелких млекопитающих связана со специфичностью как самого процесса, так и обуславливающих его факторов. Некоторые второстепенные виды грызунов и землероек испытывают прямое или косвенное воздействие со стороны доминантов, и годовые изменения их численности в значительной мере обусловлены состоянием популяций господствующих видов. Важную роль в этих процессах играют территориальные отношения (вытеснение подчиненного вида в менее благоприятные места обитания), но имеют значение и видовые различия в стойкости к абиотическим и биотическим факторам среды. Например, для землероек и лесной мышовки как зверьков с крайне несовершенной терморегуляцией особенно губительны холодные малоснежные зимы. В то же время лесные полевки менее чувствительны к этому фактору, и колебания их численности обусловлены другими причинами. Отсюда и видовые различия в ходе динамики численности.

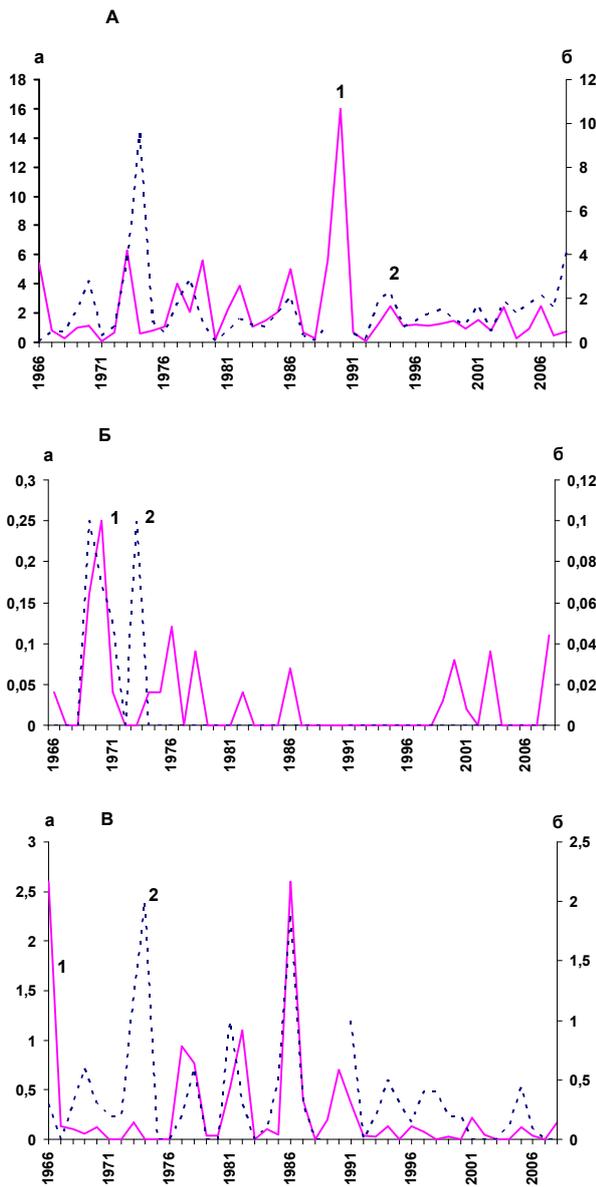


Рис. 13. Динамика численности фоновых видов мелких лесных грызунов: А – рыжей, Б – красной, В – темной полевок. По оси абсцисс – годы, по оси ординат а – численность, экз. на 100 ловушко-суток, по оси ординат б – численность, экз. на 10 канавко-суток; 1 – отлов ловушками, 2 – отлов канавками

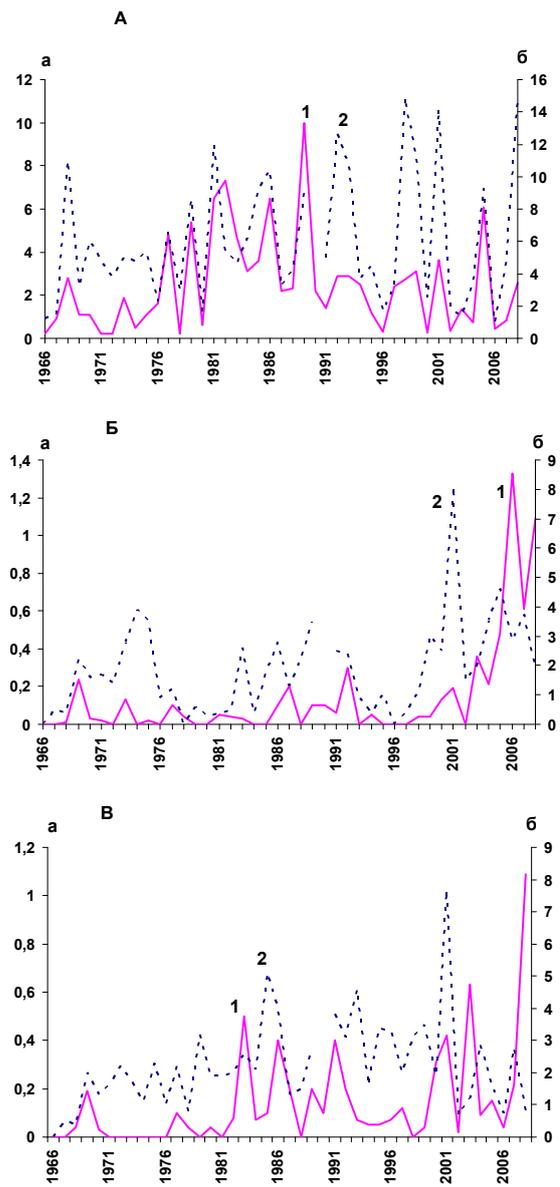


Рис. 14. Динамика численности фоновых видов землероек-бурозубок: А – обыкновенная, Б – средняя, В – малая бурозубки. По оси абсцисс – годы, по оси ординат а – численность, экз. на 100 ловушко-суток, по оси ординат б – численность, экз. на 10 канавко-суток; 1 – отлов ловушками, 2 – отлов канавками

Можно привести и другой пример. В Карелии среди комплекса факторов, определяющих численность красной полевки, основное значение имеет давление со стороны доминирующей рыжей полевки. Именно поэтому подъемы численности красной полевки приходятся на депрессию рыжей и наоборот (рис. 13). Сопоставление численности красной полевки с зимними и весенними погодными условиями указывает на наличие определенной связи: массовому размножению во всех случаях предшествовали холодные зимы и весны с температурами на 2–6° ниже средних многолетних (1957, 1962–1963, 1968–1969, 1969–1970 гг.). Однако эта связь косвенная и причиной подъема численности красной полевки служат не сами холодные сезоны, а их отрицательное воздействие на доминанта. Красная полевка – более холодостойкий вид, чем рыжая, и сами по себе морозные зимы ей

не страшны. Что же касается урожаев семян, с которыми нередко связывают изменения численности красной полевки (Башенина, 1968 и др.), то этот фактор также лимитирует в первую очередь численность доминанта. К тому же красная полевка – эврифаг и при неурожае семян легко переходит на питание другими кормами.

Несинхронность изменений численности землероек и грызунов также объясняется как различной чувствительностью видов к одинаковым внешним воздействиям, так и тем, что плотность их популяций находится под контролем разных факторов. Из-за значительной зимней смертности весеннее размножение бурозубок обычно начинается с самой низкой плотности, тогда как численность лесных полевок, и в частности рыжей, лимитируется в основном весенне-летними метеорологическими условиями и внутривидовыми факторами и обычно нарастает в течение двух или более лет подряд.

Сложная полифакторная обусловленность колебаний численности таежных популяций мелких млекопитающих – главная причина отсутствия четкой периодичности в этих колебаниях. Различны амплитуды годовых изменений численности, промежутки между ее «пиками» и депрессиями, длительность цикла и отдельных его фаз. Это не позволяет говорить о правильных ритмах типа осцилляций, но сам факт периодичности колебаний численности в виде закономерной, хотя и без строгой регулярности, смены подъемов и депрессий не вызывает сомнений.

В итоге проведения статистического (гармонического и компонентного) анализа многолетних изменений численности мелких млекопитающих Приладожья (Ивантер, Коросов, Якимова, 2008) для грызунов удалось выявить хотя и не очень четкий, но все же периодизм в 3–5 лет, тогда как для бурозубок характерен долговременный тренд: повышение численности к семидесятым годам с последующим снижением. Это говорит о том, что хотя в целом периодические компоненты в рядах динамики численности мелких млекопитающих региона и выражены (правда, в основном у грызунов), но проявляются они довольно слабо.

Изменения численности рыжей полевки на протяжении 45 лет свидетельствуют о значительной амплитуде годовых колебаний численности вида (рис. 13). Максимальные показатели превышают минимальные в несколько десятков раз, причем даже за смежные годы численность изменялась в 10–20-кратном размере. Подъемы численности (им соответствуют среднегодовые показатели отлова 3–8 экз. на 100 ловушко-суток) и глубокие, обычно более длительные депрессии повторяются с интервалом в 2–5 лет.

Максимальная продолжительность пика – 3 года, минимальная – 1, депрессии – от 1 до 5 лет. Общая длительность цикла – 3–7 лет. Сопоставление этих данных с литературными позволяет сделать заключение об отсутствии сходного ритма в колебаниях численности одноименных видов в различных частях ареала. Сопряженность хода динамики численности рыжей полевки удастся подметить только для Лапландии, Карелии и отчасти юго-восточной Финляндии (Семенов-Тянь-Шанский, 1970; Ивантер, 1975; Skaren, 1972), но и здесь синхронность не полная. 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, 1958, 1959, 1963, 1968 и др.) оказываются в разных географических пунктах то периодами глубоких депрессий, то высоких пиков. Даже по отдельным частям таких сравнительно однородных территорий, как Эстония, Белоруссия, Волжско-Камский край, годы высокой и низкой численности не всегда совпадают и она часто изменяется в противоположных направлениях (Паавер, 1954; Попов, 1960; Терехович, 1966). Тем более не удастся выявить сходного ритма в колебаниях численности у разных видов на какой-либо достаточно обширной территории.

Все это затрудняет выделение для лесных полевок и землероек «зон сходной динамики численности» и дифференциацию циклов на «большие» и «малые», как это сделано для ряда луговых, полевых и степных видов мышевидных грызунов (Виноградов, 1934; Башенина, 1962; Максимов, 1964 и др.). Свойственные каждой из рассмотренных популяций отчетливые всплески численности соответствуют «малым волнам». Они имеют локальный характер, не проявляют широкой географической синхронности, согласованности у отдельных видов и четкой периодичности и вызываются местными причинами. Что же касается «больших волн» размножения и их регулярной повторяемо-

сти, то у мелких млекопитающих таежной зоны они или вообще отсутствуют, или, по крайней мере, выражены очень слабо.

Большой интерес представляет вопрос о закономерных географических отличиях в размахе годовых колебаний численности видов. В нашем распоряжении имеются собственные и литературные данные об уровне и амплитуде годовых колебаний численности рыжей полевки, относящиеся к разным частям ареала (Заблокская, 1957; Паавер, 1957; Панина, Мясников, 1960; Попов, 1960; Теплов, 1960; Штильмарк, 1961; Зыкова, Зыков, 1967; Окулова, Кошкина, 1967; Ковалевский и др., 1969; Олсуфьев и др., 1970; Семенов-Тянь-Шанский, 1970; Стадучин, 1970; Тупикова, Коновалова, 1971; Kalela et al., 1971; Tast, Kalela, 1971; Skaren, 1972 и др.). 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-Тerrasный заповедник (15,1; 1:10), Таллермановское лесничество (13,2; 1:15), Московская обл. (13,0; 1:5,5) и чернично-зеленомошные леса юго-восточной Финляндии (13,2; 1:11), а в зону пессимума – Лапландия (7,2; 1:29), Карелия (2,2; 1:35), Печоро-Ильчский заповедник (6,4; 1:28), Татария (4,7; 1:18), Северный Урал (1,8; 1:16), Кемеровская обл. (2,2; 1:25) и Северная Финляндия (1,2; 1:22). Все это говорит о том, что в зоне пессимума размах колебаний численности вида, как правило, выше, чем в зоне оптимума. В первом случае показатели учета изменяются по годам в 16–35 раз, во втором – в 1,6–15. Таким образом, наши данные (подробнее и в масштабах всего ареала вида они приведены нами в монографии «Европейская рыжая полевка», 1981 и в обзорной статье – Ivanter, Osipova, 2000) подтверждают 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, 1948, 1972; Новиков, 1956; Ходашова, 1966; Майр, 1968; Haldane, 1956; 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. Напротив, в зоне оптимума при высокой плотности популяция более устойчива. Она находится в стабильно благоприятных условиях и вооружена более совершенными и эффективными механизмами адаптивной регуляции, приводящими плотность населения в соответствие с «емкостью угодий». В то же время некоторые исследователи (Башенина, 1962, 1972; Голикова, Ларина, 1966) придерживаются противоположного взгляда на географическую изменчивость динамики численности популяций и считают, что она заключается в уменьшении высоты и частоты подъемов в условиях пессимума, а максимальные амплитуды присущи оптимальной части ареала.

Резкие флуктуации периферических популяций способствуют генетическому обороту (через «популяционные волны») и обеспечивают эволюционные преобразования, ведущие к завоеванию новым 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 находится в стадии становления, и то обстоятельство, что полной приспособленности так и не достигается, определяет постоянную «готовность» вида к эволюционным преобразованиям в ответ на изменения среды, т. е. в конечном счете страхует вид от вымирания, придает ему стойкость посредством генетической и экологической лабильности.

Известно, что значение отдельных факторов в динамике численности популяций зависит от силы и характера их действия, а также от состояния популяции и констелляционного влияния всей совокупности элементов среды. По существу ни один фактор, взятый в отдельности, не может быть основной и, тем более, единственной причиной колебаний численности не только у нескольких видов или разных популяций одного вида, но даже у одной и той же популяции. Это, однако, не исключает возможности выделения в конкретных экологических условиях и на определенных фазах цикла одного или нескольких ведущих факторов, ответственных за динамику численности популяции. Но действие этих факторов всегда комплексно, взаимообусловлено и изменчиво в зависимости от плотности популяции и всей совокупности условий ее существования.

Для выяснения причин изменений численности рыжих полевок мы сопоставили отдельные годы исследований, сгруппировав их по уровню численности популяции (табл. 5). Анализ приведенных материалов позволяет заключить, что среди многообразия факторов, определяющих экологическую обстановку года, наиболее существенны для роста численности полевок сроки наступления весны, температура, 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 репродукцию вступали прибылые ранних выводков, благоприятная погода способствовала лучшей выживаемости молодняка, и численность полевок к концу лета резко возрастала. Наоборот, в годы с поздней, затяжной и холодной весной (1952, 1961, 1965, 1971) размножение начиналось позднее и протекало при неблагоприятных трофических условиях (неурожай семян, слабая вегетация и выгорание зеленой растительности в связи с недостатком влаги в июне – июле). В результате оно отличалось низкой интенсивностью и не компенсировало высокой смертности животных.

Таблица 5

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

Показатель	Годы низкой численности	Годы средней численности	Годы высокой численности
Численность полевок, экз. на 100 ловушко-суток	0,5 (0,1–0,8)	1,7 (1–2,5)	4,6 (3,1–8,1)
Среднесуточная температура, град.			
апреля	1,2 (-0,3 – +4,4)	2,6 (0,9 – 5,0)	1,3 (-1,4 – +3,6)
мая	6,3 (4,5 – 8,2)	8,1 (5,6 – 9,9)	9,0 (5,9 – 12,2)
июня	14,3 (11,7 – 16,6)	13,3 (10,5 – 15,2)	12,9 (11,4 – 16,0)
июля-августа	15,3 (13,8 – 18,6)	15,5 (13,0 – 17,7)	14,9 (13,9 – 16,1)
октября предшествующего года	3,6 (0,2 – 6,0)	3,0 (0 – -6,9)	3,0 (0,4 – 4,4)
ноября предшествующего года	-2,7 (- 4,6 – +1,3)	-1,6 (-3,9 – +0,2)	-3,0 (-7,1 – +0,4)
предшествующей зимы (XII-II)	-8,4 (-13,7 – -4,1)	-9,5 (-12,4 – -4,1)	-9,1 (-14,7 – -3,7)
Дата установления устойчивого снежного покрова	26 XI (25 X – 12 I)	18 XI (1 – 26 XI)	19 XI (29 X – 25 XI)
Глубина снега в январе-феврале, см	37,6 (9 – 54,5)	47,1 (22 – 71,5)	42,5 (8,5 – 64,5)
Число дней с образованием приземной ледяной корки	6,4 (1 – 11)	2,9 (0 – 7)	1,4 (0 – 2)
Дата разрушения снежного покрова	7 IV (24 III – 21 IV)	3 IV (17 III – 18 IV)	1 IV (18 III – 12 IV)
Сумма осадков, мм			
за апрель-июнь	128,8 (70,9 – 200,2)	129,2 (74,3 – 170,5)	141,5 (96,9 – 221,9)
за июль-август	148,5 (97,3 – 254,4)	129,0 (60,4 – 242,5)	148,9 (87,6 – 235,6)
Урожай семян в предшествующем году, балл			
ели	1,8 (0 – 3,7)	1,3 (0 – 2,6)	2,2 (0 – 2,6)
сосны	1,5 (0 – 2,9)	1,8 (0 – 3,1)	2,9 (2 – 3,3)

Для численности полевок 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. 6). Вычисленные 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 достаточ-

но 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 таежных популяций рыжих полевков. Вместе с тем следует иметь в виду, что совпадение хода численности полевков 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.

Таблица 6

Дисперсионный анализ влияния различных факторов на летне-осеннюю численность рыжей полевки

Фактор	Показатель силы влияния (η^2)	Показатель достоверности влияния (F)	Степень достоверности влияния (p)
Среднесуточная температура			
апреля	0,11	0,9	<0,95
мая	0,61	15,7	>0,999
июня	0,23	3,1	<0,95
Сумма осадков за апрель-июнь	0,08	0,8	<0,95
Сроки наступления весны (по разрушению снежного покрова и переходу температур через 0 и 5°)	0,35	4,3	>0,95
Глубина снежного покрова в предшествующую зиму (январь – март)	0,04	0,5	<0,95
Среднесуточная температура декабря – февраля	0,06	0,6	<0,95
Урожай семян за предшествующий год:			
ели	0,03	0,5	<0,95
сосны	0,41	5,6	>0,95
Урожай ягод черники и брусники	0,02	0,4	<0,95
Урожай грибов	0,01	0,3	<0,95

Связь численности с осадками более сложная и неоднозначная, отчего и не улавливается дисперсионным методом. Для полевков, по-видимому, одинаково неблагоприятны как слишком засушливые годы с суммой осадков за апрель – июнь менее 75 мм, так и дождливые, с суммой более 150 мм, 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 на 100 ловушко-суток, а в годы с суммой 110–150 мм – 2,7. Что же касается остальных рассмотренных факторов, то не обнаружение 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.

Анализ полученных данных позволяет сделать вывод о том, что в условиях тайги численность мелких млекопитающих 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. Всю совокупность факторов среды вместе с плотностью популяции, ее структурой и «емкостью угодий» мы объединяем в понятие «экологическая ситуация» и считаем, что именно на нее, а не на отдельные факторы, следует ориентироваться при прогнозировании численности видов.

К числу важнейших и постоянно действующих факторов динамики численности мелких млекопитающих относят климатические условия (Свириденко, 1935; Фалькенштейн, 1939; Калабухов, 1947; Формозов, 1947; Наумов, 1948; Формозов, 1948; Поляков, 1950; Попов, 1960; Турьева, 1961; Башенина, 1962, 1968; Окулова, 1986; Окулова, Катаев, 2003; Kalela, 1962; Klomp, 1962; Myrberget, 1974; Жигальский, 1994; Сафронов, 1983 и др.). Значение этого фактора для таежных популяций землероек и грызунов подтверждают и наши данные. Особенно чувствительны к воздействию погоды

землеройки-бурозубки и лесные мышовки, численность которых находится в прямой зависимости от глубины снежного покрова. Связь численности землероек с условиями перезимовки прослеживается и при сопоставлении ее с температурой в лесной подстилке, на поверхности почвы и разных ее глубинах (Ивантер, 1975, 1976). Зимние условия существования небезразличны и для изменения численности полевков (особенно темной и экономки), однако большую роль играют метеорологические условия в переходные (весенний и осенний) периоды, когда организм животного находится в стадии перестройки и особенно нестоек по отношению к неблагоприятным внешним воздействиям. В таежной зоне для мелких зверьков очень важны ход весенних явлений и сумма температур мая. Ранняя теплая и умеренно влажная весна стимулирует раннее размножение популяций, обеспечивает массовое участие в нем прибылых полевков и способствует их выживаемости. Напротив, поздняя дождливая и холодная весна задерживает размножение, увеличивает смертность и сокращает число выводков у самок до одного – двух. В том, что именно весенние условия существования ответственны за высокие подъемы численности темной полевки, легко убедиться, сопоставляя между собой отдельные годы наблюдений. Судя по датам перехода среднесуточных температур через 0 и 5°, срокам наступления некоторых фенологических явлений (начало зеленения березы, волчьего лыка, цветения ольхи и ряда травянистых растений, появление первых комаров, пробуждение травяной лягушки и др.) и среднемесячным температурам в апреле – мае, ранняя и теплая весна отмечалась в Карелии в 1950, 1951, 1957, 1963, 1966, 1967 и 1973 гг., а затяжная и холодная – в 1954, 1955, 1958, 1960, 1961, 1965 и 1971 гг. Если сгруппировать эти годы по уровню размножения и летне-осенней численности темных полевков, то состав групп не изменится: годы с ранней и теплой весной окажутся одновременно годами подъема численности, а годы с поздней, затяжной и холодной весной – годами депрессий.

Кормовые условия, о влиянии которых на динамику численности мышевидных грызунов общаются многие зоологи (Виноградов, 1934; Наумов, 1948; Формозов, 1948; Снигиревская, 1954; Кулаева, 1956; Теплов, 1960; Ткаченко, 1962; Ходашова, 1966; Зыкова, Зыков, 1967; Башенина, 1968; Бромлей, Костенко, 1970; Zejda, 1970, 1976; Tast, 1972, 1984; Henttonen, 1983 Bergeron, 1997, и др.), в условиях таежного Северо-Запада, по-видимому, играют менее существенную роль в связи с проявляющимся у большинства видов тяготением к многоядности и переключением на однообразные, но массовые виды пищи (Ивантер, 1975, 1976). Зависимость колебаний численности популяций от обилия и качества корма имеют место в основном у семенных грызунов (мышей) и в гораздо меньшей степени у рыжей полевки.

В условиях таежной зоны многие мелкие млекопитающие, и в первую очередь мышевидные грызуны, служат важным кормом для хищников (лисицы, лесной куницы, горностая, хоря, норка, сарычей, пустельги и др.), численность которых, как показали наши наблюдения в Карелии (Ивантер, 1965, 1969, 2008; Данилов, Ивантер, 1967; Данилов, 1968, 2005), зависит от обилия их жертв в природе. Однако эта связь односторонняя. Плотность населения мелких грызунов оказывает лимитирующее влияние на хищников, но сама изменяется независимо от деятельности последних. Таким образом, мы присоединяемся к исследователям, считающим, что в северных лесах значение хищников-миофагов в регулировании популяций их жертв более чем скромно и совершенно затушевано воздействием иных, более существенных факторов (Наумов, 1948; Формозов, 1948; Башенина, 1968; S. Sulkava a. P. Sulkava, 1967; Myllymäki, 1971 Zhigalski, 1993, и др.).

Некоторые авторы указывают на роль гельминтов как фактора, лимитирующего численность землероек (Borowski, Dehnel, 1952; Buckner, 1969; Okhotina, Nadtochy, 1970). Однако, на наш взгляд, прямая связь между численностью гельминтов и плотностью популяции зверьков отражает не зависимость хозяина от паразита, а зависимость паразита от хозяина. При высокой плотности популяции землероек создаются условия, способствующие распространению инвазии.

В настоящее время уже ни у кого не вызывает сомнения существование в популяциях млекопитающих специфических компенсаторных механизмов, действующих по принципу отрицательной обратной связи и приводящих систему популяция – среда к оптимальному равновесию. В этом одно из главных преимуществ популяционной организации вида и важнейшее условие его успешного существования. Вместе с тем исследования на разных объектах и в разных географических условиях показывают, что как сами корректирующие механизмы, так и формы их реализации отличаются

большой сложностью и неоднозначностью. Они связаны с экзогенными факторами и служат лабильным буфером, посредником между популяцией и окружающей средой. Процессы автоматического регулирования численности популяций изучены еще недостаточно, но ясно, что они далеко не исчерпываются нейрогуморальными реакциями в ответ на изменения плотности. Помимо стресса, в регулировании численности популяции принимают участие и другие аспекты ее экологической организации (в понимании К. Петрусевича (Petrusiewicz, 1966)). Среди них большое значение имеют возрастная и половая структура популяций, их генотипический состав и динамика генофондов, этологическая (иерархическая) и пространственная организация популяций и др.

Наиболее четко выраженную популяционную авторегуляцию мы обнаружили у рыжих и темных полевков, т. е. у видов с весьма лабильной и сложной возрастной структурой и высоким темпом репродукции. Механизмы регуляции численности отличаются у них большой сложностью, многообразием, гибкостью и совершенством и реализуются главным образом через различную степень включения в размножение молодых зверьков (изменение скорости их полового созревания). Иллюстрацией может служить табл. 7, отражающая изменения основных показателей размножения рыжей полевки в зависимости от уровня весенней численности популяции.

Таблица 7

Показатели размножения рыжей полевки в годы с разным уровнем весенней численности популяции

Возрастные группы	Месяц	Годы низкой весенней численности и интенсивного нарастания ее к осени	Годы средней весенней численности и среднего темпа нарастания ее к осени	Годы высокой весенней численности и слабого ее нарастания к осени
Размножалось в момент поимки, %				
Зимовавшие	Май	100	94,1	66,6
	Июнь	100	100	71,4
	Июль	84,6	90,7	72,7
	Август	93,7	76,9	50,0
Прибылые ранних выводков	Июнь	50,0	37,5	14,3
	Июль	64,8	68,2	40,0
	Август	87,1	84,6	53,3
	Сентябрь	36,4	56,2	60,0
Прибылые поздних выводков	Август – сентябрь	4,6	2,6	5,0
Средняя плодовитость				
Зимовавшие	Май – август	6,1 ± 0,21	5,8 ± 0,1	5,5 ± 0,28
Прибылые	Июнь – сентябрь	7,0 ± 0,12	5,4 ± 0,1	5,9 ± 0,23
Смертность за месяц, % от численности в предыдущем месяце				
Зимовавшие	Апрель – сентябрь	7–25	20–34	25–86
Прибылые ранних выводков	Июнь – октябрь	5–20	18–33	16–72
Доля самцов, %				
Прибылые	Июнь – сентябрь	56,2	61,7	66,1
χ^2		7,9	52,0	12,7

Нетрудно видеть, что годы с низкой исходной численностью отличались наиболее полным участием в размножении зимовавших и особенно прибылых полевков, которые в этой ситуации созревают гораздо быстрее и в большем числе, чем при высокой плотности весенней популяции. В итоге они приносят больше выводков за сезон и общая «занятость» их в размножении достигает максимальных показателей. Наоборот, в годы высокой весенней численности размножение полевков очень сильно заторможено как за счет яловости отдельных зверьков, так и вследствие снижения числа выводков у всех или большинства самок. Аналогичная закономерность проявляется и в конце сезона размножения, но уровень позднелетней и осенней репродукции ориентирован не на весеннюю, а на летнюю плотность популяции. Вот почему в годы интенсивного нарастания численности к июлю – августу сентябрьское и октябрьское размножение оказывается заблокированным и репродукция популяции завершается раньше.

Величина выводка также находится в обратной зависимости от уровня весенней плотности популяции, что подтверждается не только данными табл. 7, но и дисперсионным анализом. Вычис-

ленный этим методом показатель силы влияния уровня численности на плодовитость взрослых самок равен 58 %. Не исключено, что это результат адаптивного стресса, увеличивающего эмбриональную смертность, снижающего овуляцию и имплантацию. Однако снижение плодовитости самок может быть и непосредственно связано с ухудшением экологических условий вследствие высокой плотности популяции, не отвечающей ресурсам местообитания («емкости угодий») и вызывающей их истощение. Таким образом, стресс – безусловно, не единственный, а в наших условиях даже не главный механизм популяционного автоконтроля.

Зависит от плотности популяции и смертность зверьков. В пользу этого свидетельствуют более высокий темп отмирания зимовавших и размножающихся молодых полевок в годы высокой весенней численности и снижение смертности при низкой исходной плотности (табл. 7).

Иная картина наблюдается в популяциях второстепенных видов и особенно в малочисленных популяциях, живущих в таежной зоне на периферии видовых ареалов. В этих случаях популяционная регуляция почти не выражена, плотность населения никогда не бывает большой и лимитируется непосредственным воздействием факторов внешней среды, включая и конкуренцию с доминирующими видами (Кошкина, 1967а, б, 1971). Авторегуляторные механизмы, по-видимому, ориентированы на некую среднюю «норму» численности, определяемую для каждой конкретной популяции «емкостью угодий». Последняя зависит от наличия и доступности корма, мест для размножения, абиотических условий и меняется синхронно с ними. При росте численности зверьков или резком ухудшении экологических условий, снижающем «емкость угодий», баланс между плотностью популяции и ресурсами местообитания нарушается и в ответ на это включаются адаптивные механизмы автоконтроля, приводящие плотность популяции к оптимальному уровню, соответствующему продуктивным возможностям местообитания. Таким образом, популяционная регуляция не только разворачивается на фоне конкретных экологических условий, но и вызывается к жизни этими условиями. Поэтому с полным правом можно говорить о неразрывном единстве внешней и внутренней регуляции численности популяций.

Рост популяции, несомненно, может быть лимитирован факторами среды, действующими или через физиологические адаптивные механизмы, или независимо от них, особенно в локальных популяциях (Christian, 1963, 1971). Например, недостаток пищи может усилить внутривидовую конкуренцию и тем самым увеличить активность адаптивных физиологических механизмов. Во всех случаях эндокринно-поведенческая обратная связь регулирует плотность популяций, если еще раньше в действие не вступают внешние факторы (климат, пища и др.), «независимые от плотности», но и тогда нейрогуморальное, по давлению размножения все же в какой-то мере проявляется.

Следует иметь в виду, что у разных видов землероек и грызунов популяционные механизмы авторегуляции проявляются по-разному. Например, у лесной мышовки, характеризующейся низким темпом воспроизводства и медленным нарастанием численности, они вообще не обнаружены. Численность популяций этого вида снижается в основном за счет экзогенных факторов, легко предотвращающих угрозу перенаселения. У землероек регуляция численности осуществляется через снижение индивидуальной плодовитости и в меньшей степени – путем выключения из размножения части взрослых самок (уменьшение у них числа пометов) и перестройку половой структуры популяции (Ивантер, 1975). В то же время у этих животных, весьма чувствительных к прямому воздействию климатических условий и отличающихся средним темпом нарастания численности (из-за позднего полового созревания молодняка), способность к популяционному автоконтролю весьма ограничена, и он реализуется в основном через изменение уровня смертности, а не размножения. Функцию регулятора достаточно успешно выполняют у них внешние факторы, и, кроме того, рост численности популяций землероек начинается весной с минимальных показателей, что сильно задерживает своевременное включение популяционного тормоза.

В изученных нами популяциях мелких грызунов обнаружена довольно сложная возрастная структура – существование и закономерная смена нескольких генераций, отличающихся разной скоростью полового созревания, участием в размножении и соответственно различной ролью в воспроизводстве популяций (Ивантер, 1970, 1974а, б, 1975). Широкая лабильность возрастной структуры и ориентированность ее на определенный уровень численности популяции и «емкость угодий» определяют ее значение в качестве важнейшего регулятора плотности населения грызунов. При ни-

зой численности зверьков в размножение включаются все прибылые ранних выводков, а при высокой – только часть их, остальные ведут себя так же, как и прибылые поздних выводков: медленно растут и не размножаются в год рождения. Таким образом, при низкой плотности популяция способна мобилизовывать все воспроизводительные ресурсы, весь потенциал размножения, а при высокой – затормаживать репродукцию за счет адаптивной перестройки возрастной структуры. Такой путь авторегуляции гораздо совершеннее, эффективнее и экономичнее, чем контроль через изменение величины выводка или смертности, и в популяциях рыжих и серых полевков играет, очевидно, главную роль (Ивантер, 1975, 1976).

Необходимо отметить географические особенности популяционного автоконтроля. Известно, что роль экзогенных факторов – внешней и, особенно, абиотической среды – возрастает, а иногда приобретает и доминирующее значение для популяций на периферии ареалов (Наумов, 1945, 1948). В соответствии с этим снижается роль эндогенных факторов, в том числе внутривидовых отношений, на которых базируются компенсаторные механизмы. Кроме того, в условиях пессимума плотность популяций гораздо ниже, чем в центре ареала, что также ограничивает возможности авторегуляции. Поэтому в северных популяциях широко распространенных видов действие авторегуляторных адаптивных механизмов проявляется гораздо слабее, чем в условиях стабильно высокой плотности населения вида. Оно обнаруживается обычно лишь в годы резких подъемов численности, в остальное время динамическое равновесие между населением зверьков и ресурсами местообитания достигается действием внешних факторов и эмиграцией, а потери компенсируются высокой репродуктивной способностью северных популяций. Следовательно, если в данный момент или в какой-либо местности в популяции не обнаруживается действие авторегуляторных механизмов, то это еще не значит, что они вообще отсутствуют и что «теория авторегуляции» неверна. Но, с другой стороны, универсализация представлений об адаптивном стрессе и зависимых от плотности факторах и замена ими «старых» теорий о контролирующей роли абиотической и биотической среды не менее ошибочна. Популяция и окружающая ее живая и неживая среда находятся в сложных сбалансированных отношениях, что достигается у разных видов и в разных частях ареала различными путями в зависимости от складывающейся экологической ситуации. И к изучению этих сложных, динамичных и противоречивых явлений нельзя подходить с односторонних позиций.

Популяционная авторегуляция служит важнейшей экологической адаптацией, точнее, комплексом адаптаций, способствующих оптимальной стабилизации численности и процветанию населения вида. В то же время, являясь продуктом приспособительной эволюции, эти механизмы увеличивают специализацию вида, его «пригнанность» к среде и в известной мере ограничивают возможности его дальнейшей эволюции. По мнению Д. Кристиана (Christian, 1970), виды, подверженные всплескам размножения и периодически достигающие высокой плотности популяции, более пригодны для заселения новой среды и эволюции в ней, чем те виды, которые обладают чутким и эффективным механизмом регуляции численности в зависимости от плотности популяции и могут застопорить рост численности еще при низком уровне ее. Автор объясняет это тем, что у видов с несовершенной авторегуляцией происходит частое выселение соподчиненных особей в худшие местообитания, а там проходит более интенсивный отбор. Если распространить этот вывод на отдельные популяции одного и того же вида, то станет ясной специфическая роль периферийных популяций как передовых форпостов в эволюции и расселении видов.

Как показал многофакторный анализ динамики популяции рыжей полевки (Ивантер, Жигальский, 2000), участие в размножении и половое созревание молодых зверьков этого вида в Карелии определяется состоянием населения в предшествующие годы и в данный период времени, совокупным действием погодных условий и биологической спецификой сезонных генераций (табл. 8). 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).

Таблица 8
**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
	предшествующий	настоящий	климатические	кормовые	
Июнь					
Численность перезимовавших полевков	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		89,1
Общая доля неполовозрелых самцов	28,1	37,8	19,5		85,4
Численность размножающихся 1–2-месячных самок	9,5	81,3	3,5		94,3
Численность неполовозрелых самцов	13,5	31,6	43,0		88,1

Условия существования рыжей полевки в Приладожье далеки от оптимальных, о чем свидетельствует низкий уровень ее численности и высокая смертность зверьков как в осенне-зимней, 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 полевков 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 оптимуме ареала 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 полевков не может достичь высокого уровня. Это позволяет отнести рыжую полевку Карелии к животным, регулирующим свою численность по r-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 полевков. Вероятно, характерное для мая-июня ухудшение погоды и слабая обеспеченность кормами в условиях Карелии в большей степени влияют на смертность полевков, чем на репродуктивный потенциал популяции. В результате в карельской популяции существенно возрастает в это время роль погодных факторов. Между тем численность и состав населения полевков в июне очень мало влияют на популяционные явления в этом месяце.

В июле интенсивность размножения полевков в заметно большей степени связана с внутривидовыми процессами. При этом более половины изменчивости репродуктивной активности молодых полевков 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 внутривидовые 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 внутривидовыми 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 изучаемой 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 внутривидовые 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 зелено-мошные 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 интен-

сивном размножении популяции в массе выселяются зверьки из соседних лесных биотопов. В результате численность полевков 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 беснежного 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.

Отражая количественную сторону взаимоотношений популяций со средой, динамика численности представляет итог борьбы за существование в ее широком понимании (Наумов, 1963). В известном смысле это процесс адаптивный, в котором популяция выступает как саморегулируемая система, стремящаяся к оптимальной стабилизации и подвижному равновесию с ресурсами местообитания. В качестве особой формы популяционной адаптации динамика численности обеспечивает приспособление популяции к меняющимся условиям существования, в ходе которого, при постоянном восстановлении и нарушении их взаимного баланса, разрешаются противоречия между популяцией и окружающей средой. Чем выше и стабильнее численность популяции, тем, следовательно, лучше ее приспособительные возможности и совершеннее регуляторные механизмы. В этих случаях изменения численности приобретают характер правильно чередующихся ритмов небольшой частоты и амплитуды. Но так ведут себя популяции, занимающие оптимум ареала (Наумов, 1963).

Иначе обстоит дело в таежной зоне, где многие виды имеют северный предел распространения. Здесь численность популяций невысока и очень изменчива, во-первых, потому, что они недостаточно вооружены компенсаторными механизмами и не могут их реализовывать в условиях низкой плотности, и, во-вторых, в связи с крайним непостоянством и аритмией внешних факторов, оказывающих на слабо защищенную популяцию многообразное, сильное и неоднозначное воздействие. В связи с этим автоматизм и четкая периодичность флуктуаций сменяются на таежном Северо-Западе неправильным, «рваным» ритмом, отражающим неравномерные изменения всей системы популяция – среда в целом. Этим же можно объяснить расхождения в ходе движения численности у территориально близких популяций и отдельных видов, в разной степени чувствительных к непосредственному влиянию внешних условий. Следовательно, и в данном случае процесс приспособления таежных популяций к экстремальным и изменчивым северным условиям идет не по пути стабилизации, что поставило бы их перед угрозой вымирания, а в направлении выработки максимальной лабильности. Видоспецифичность динамики численности, асинхронность ее хода даже у экологически близких форм позволяют успешно сосуществовать на одной территории популяциям многих видов землероек и грызунов и в конечном счете способствуют более полному и рациональному использованию ими многообразных ресурсов биоценоза.

ЛИТЕРАТУРА

- Башенина Н. В. Экология обыкновенной полевки и некоторые черты ее географической изменчивости. М.: МГУ, 1962. 307 с.
- Башенина Н. В. Материалы к экологии мелких млекопитающих зоны европейской тайги // Учен. зап. Пермск. Гос. пед. ин-та. Т. 79. Пермь, 1968. С. 3–44.
- Башенина Н. В. Основные пути адаптации мышевидных грызунов // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Свердловск, 1972. 49 с.
- Бромлей Г. Ф., Костенко В. А. Взаимосвязи лесных грызунов в кедром корейским в лесах среднего и южного Сихотэ-Алиня // Мелкие млекопитающие Приамурья и Приморья. Владивосток, 1970. С. 183–180.
- Виноградов Б. С. Материалы по динамике фауны мышевидных грызунов СССР. Л.: АН СССР, 1934. 168 с.
- Воронцов Н. Н. Экологические и некоторые морфологические особенности рыжих полевков (*Clethrionomys Tilesius*) европейского северо-востока // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 29. Л., 1961. С. 101–136.
- Глотов И. Н., Ермаков Л. Н., Кузякин В. А. Сообщества мелких млекопитающих Барабы. Новосибирск: Наука, 1978. 231 с.
- Голикова В. Л., Ларина Н. И. Географические изменения уровня и динамики численности лесных мышевидных грызунов в европейской части СССР // Материалы по грызунам. Вып. 8. М.: МГУ, 1966. С. 28–43.
- Данилов П. И. Биология и хозяйственное значение кунных в Карелии // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1968. 26 с.
- Данилов П. И. Охотничьи звери Карелии. М.: Наука, 2005. 345 с.
- Данилов П. И., Ивантер Э. В. Лесная куница в Карелии // Учен. зап. Петрозаводск. гос. ун-та. Т. 15, вып. 4, 1967. 39–57.
- 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. Вып. 1, 1989. С. 13–21.
- Заблоцкая Л. В. Материалы по экологии основных видов мышевидных грызунов Приокско-Террасного заповедника и смежных лесов // Тр. Приокско-Террасного гос. заповедн., 1957. Т. 1. С. 170–241.
- Зыкова Л. Ю., Зыков К. Д. Динамика численности мышевидных грызунов Окского заповедника в период с 1952 по 1963 г. // Тр. Окск. гос. заповедн., 1967. Т. 7. С. 87–111.
- Ивантер Э. В. Фауна охотничьих животных Карелии, пути ее обогащения и использования // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1965. 27 с.
- Ивантер Э. В. Материалы по биологии и численности лисицы в Карельской АССР // Учен. зап. Петрозаводск. гос. ун-та, 1969. Т. 17, вып. 4. 32–47.
- Ивантер Э. В. О структурно-популяционных адаптациях животных (на примере европейской рыжей и красной полевков Карелии и Удмуртии // Научн. конф. биологов Карелии. Петрозаводск, 1970. С. 53–56.
- Ивантер Э. В. О популяционной регуляции численности млекопитающих // Первый междунар. конгресс по млекопитающим. Т. 1. М., 1974 а. С. 57–65.
- Ивантер Э. В. Общие популяционно-экологические особенности и пути адаптации мелких млекопитающих северо-западной тайги // Научн. конф. биол. Карелии, посвящ. 250-летию АН СССР. Петрозаводск, 1974 б. С. 67–71.
- Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.
- Ивантер Э. В. Основные закономерности и факторы динамики численности мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР // Экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1976. С. 95–112.
- Ивантер Э. В. Динамика численности // Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. С. 245–267.
- Ивантер Э. В. Млекопитающие Карелии. Петрозаводск: ПетрГУ, 2008. 296 с.
- Ивантер Э. В., Жигальский О. А. Опыт популяционного анализа механизмов динамики численности рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на северном пределе ареала // Зоол. журн., 2000, том 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: КарНЦ РАН, 1983. С. 72–99.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Основы биометрии. Петрозаводск: ПетрГУ, 1992. 164 с.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Млекопитающие как биологические индикаторы экологических нарушений // Проблемы экологической токсикологии. Петрозаводск. 1988. С. 83–92.

- Ивантер Э. В., Коросов А. В., Якимова А. Е. Статистический анализ многолетних изменений численности мелких млекопитающих северо-восточного Приладожья // Тр. Петрозавод. гос. ун-та, серия биол. Вып. 2, 2008. С. 5–24.
- Ивантер Э. В., Макаров А. М., Грищенко А. Е. Численность и экологическая структура населения мелких млекопитающих Приладожья // Тр. Карельск. научн. центра РАН. Вып. 4. Петрозаводск, 2003. С. 227–238.
- Калабухов Н. И. Динамика численности наземных позвоночных // Зоол. журн., 1947. Т. 25, вып. 6. С. 923–931.
- Керзина М. Н. Влияние рубок и гарей на формирование лесной фауны // Роль животных в жизни леса. М., 1956. С. 217–304.
- Ковалевский Ю. В., Коренберг Э. И. Пространственная структура популяций лесных мышевидных грызунов в природных очагах болезней человека // Природноочаговые инфекции и инвазии. Вильнюс, 1974. С. 112–115.
- Ковалевский Ю. В., Коренберг Э. И., Елесина Ф. С. Мелкие млекопитающие очагов клещевого энцефалита в Удмуртской АССР // Клещевой энцефалит в Удмуртии и прилегающих областях. Ижевск, 1969. 189 с.
- Кошкина Т. В. Взаимоотношения близких видов мелких грызунов и регуляция их численности // Материалы по грызунам. Вып. 8. М.: МОИП, 1966. С. 5–27.
- Кошкина Т. В. Экологическая дифференциация вида на примере красной полевки тайги Салаирского края // Acta theriol., 1967 а. Т. 12. В. 11. С. 39–48.
- Кошкина Т. В. Популяционная регуляция численности грызунов // Бюлл. МОИП, отд. биол., 1967 б. Т. 72. Вып. 6. С. 144–152.
- Кошкина Т. В. Межвидовая конкуренция у грызунов // Бюлл. МОИП, отд. биол., 1971. Т. 76. Вып. 1. С. 96–110.
- Кулаева Т. М. Сравнительная экология рыжих полевок Татарской АССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1956. 23 с.
- Кучерук В. В. Хозяйственная деятельность человека и ее воздействие на грызунов // Влияние антропогенных факторов на формирование зоогеографических комплексов. 1970. Ч. 1. С. 84–86.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 797 с.
- Максимов А. А. Сельскохозяйственное преобразование ландшафта и экология вредных грызунов. М.-Л.: Наука, 1964. 251 с.
- Наумов Н. П. Географическая изменчивость динамики численности животных и эволюция // Журн. общ. биол., 1945. Т. 6. № 1. С. 37–52.
- Наумов Н. П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.; Л.: АН СССР, 1948. 203 с.
- Наумов Н. П. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих каналов // Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. М., 1955. Т. 9. С. 179–202.
- Наумов Н. П. Экология животных. М.: Высшая школа, 1963. 533 с.
- Наумов Н. П. Структура и саморегуляция биологических макросистем // Биологическая кибернетика. М.: Высшая школа, 1972. С. 18–97.
- Новиков Г. А. Еловые леса как среда обитания и роль в их жизни млекопитающих и птиц // Роль животных в жизни леса. М.: МГУ, 1956. С. 6–165.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Окулова Н. М. Биологические взаимосвязи в лесных экосистемах (на примере природных очагов клещевого энцефалита). М.: Наука. 248 с.
- Окулова Н. М., Катаев Г. Д. Многолетняя динамика численности красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus*) в разных частях ареала // Зоол. журн., 2003. Том 82. № 9. С. 1095–1111.
- Окулова Н. М., Кошкина Т. В. К зоологической характеристике ландшафта черневой тайги // Экология млекопитающих и птиц. М.: Наука, 1967. С. 243–252.
- Олсуфьев Н. Г., Доброхотов Б. П., Дунаева Т. Н. О влиянии заповедности территории на природные очаги и инфекции // Зоол. журн., 1970. Т. 49. Вып. 11. 1210–1219.
- Паавер К. Л. Материалы по экологии и практическому значению европейской рыжей полевки и желтогорлой мыши в Эстонской ССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тарту, 1954. 24 с.
- Паавер К. Л. О перенаселениях в популяциях лесных мышевидных грызунов в Эстонской ССР в связи с динамикой их численности // Изв. АН Эст. ССР, серия биол., 1957. № 2. С. 155–174.
- Панина Т. В., Мясников Ю. А. Динамика численности и размножение рыжей полевки в природных очагах геморрагической лихорадки с почечным синдромом в Тульской области // Зоол. журн., 1960. Т. 39. Вып. 11. С. 1707–1715.

- Поляков И. Я. Теоретические основы прогноза численности мышевидных грызунов и мероприятий по предотвращению их вредности в европейской части СССР и Закавказье. Автореф. дис. докт. биол. наук. Л., 1950. 49 с.
- Попов В. А. Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань, 1960. 468 с.
- Сафонов В. Г., Плешак Т. В. Опыт стационарного изучения динамики населения мелких млекопитающих на концентрированных лесосеках // Тр. ВНИИОЗ. Киров, 1976. Вып. 26. С. 76–83.
- Сафронов В. М. Зимняя экология лесных полевок в Центральной Якутии. Новосибирск: Наука СО, 1983. 157 с.
- Свириденко П. А. Факторы, ограничивающие численность мышевидных грызунов // Учен. зап. МГУ, 1935. Т. 4. Биол. Вып. 1.
- Свириденко П. А. Роль деятельности человека в накоплении и ограничении численности лесных мышевидных грызунов // Зоол. журн., 1945. Т. 24. Вып. 6. С. 823–831.
- Семенов-Тянь-Шанский О. И. Цикличность в популяциях лесных полевок // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1970. Т. 75. Вып. 2. С. 11–26.
- Снигиревская Е. М. Экология и хозяйственное значение мышевидных грызунов в широколиственных лесах Жигулевской возвышенности. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1954. 24 с.
- Соломонов Н. Г. Опыт изучения популяционной экологии грызунов и зайца-беляка в Центральной Якутии. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Томск, 1971. 38 с.
- Стадухин О. В. Материалы по численности грызунов и буроzubок тайги Северного Урала // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск, 1970. Вып. 2. С. 46–49.
- Теплов В. П. Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных печорской тайги // Тр. Печоро-Илыч. запоевдн., 1960. Вып. 8. С. 5–221.
- Терехович В. Ф. Экология европейской рыжей полевки и желтогорлой мыши в Белоруссии. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1966. 23 с.
- Ткаченко В. И. Колебания численности мышевидных грызунов в лесах Тебердинского запоевдника // Тр. Теберд. гос. запоевдн., 1962. Вып. 4. С. 86–99.
- Тушикова Н. В., Коновалова Э. А. Размножение и смертность рыжих полевок в южнотаежных лесах Вятско-Камского междуречья // Фауна и экология грызунов, 1971. Вып. 10. С. 145–171.
- Турьева В. В. Очерк фауны мышевидных грызунов Коми АССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1961. 36 с.
- Фалькенштейн Б. Ю. Некоторые эколого-географические закономерности динамики численности мышевидных грызунов // Защита растений, 1939. Вып. 18. С. 45–59.
- Флинт В. Е. Типы пространственной структуры популяций у мелких млекопитающих // Популяционная структура вида у млекопитающих. М.: МГУ, 1970. С. 161–163.
- Флинт В. Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1972. 48 с.
- Формозов А. Н. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930–1940 гг. // Материалы по грызунам. М.: МОИП, 1948. Вып. 3. С. 3–110.
- Ходашева К. С. О географических особенностях структуры населения наземных позвоночных животных // Зональные особенности населения наземных животных. М.: Наука, 1966. С. 7–37.
- Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. 1. Млекопитающие. Свердловск, 1963. 132 с.
- Штильмарк Ф. Р. Подвижность и перемещение грызунов в Теллермановской дубраве // Сообщ. Лаб. лесоведения АН СССР, 1961. Вып. 3. С. 46–58.
- Borowski S., Dehnel A. Materialy do biologii Soricidae // Ann. Univ. M. Curie-Sklod., 1952. Sect. C. Vol. 7. N 6. P. 305–448.
- Buckner C. H. Some aspects of the population ecology of the Common Shrew, *Sorex araneus*, near Oxford, England // J. Mamm. 1969. Vol. 50. N 2. P. 326–332.
- Christian J. J. Endocrine adaptive mechanisms and the physiological regulation of population growth // Physiological mammology, 1963. Vol. 1. New York and London. Acad. Press.
- Christian J. J. Social subordination, population density and mammalian evolution // Science, 1970. Vol. 168. 3927.
- Christian J. J. Population density and reproductive efficiency // Biol. Reprod., 1971. Vol. 4. N 3. P. 248–294.
- Haldane J. B. S. The relation between density regulation and natural selection // Proc. Roy. Soc. London (B), 1956. Vol. 145.
- Henttonen H. Winter weight strategies of six sympatric cyclic microtine rodents in Finnish Lapland // Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist., 1983.

- Ivanter E. V., Osipova O. V. Population dynamics of the bank vole in the eastern part of its distribution range // Polish Journal of ecology, 2000. Vol. 48. P. 179–195.
- Kalela O. On the fluctuations in the numbers of arctic and boreal small rodents as a problem of production biology // Ann. Acad. Sci. fenn. (A IV), 1962. V. 66. P. 1–38.
- Klomp H. The influence of climate and weather on the mean density level, the fluctuations and the regulation of animal populations // Arch. Neerland. Zool., 1962. Vol. 15, N 1. P. 68–109.
- Myllymaki A. Introduction to population ecology and its applications to the control of the field vole, *Microtus agrestis* (L.) // EPPO Public., 1971. A, Vol. 63. P. 241–254.
- Myrberget S. Vaeret som. Synkroniserende factor for smagnagersvingninger // Medd. Statens viltunders. 1974. Ser. 2, N 42. S. 1–14.
- Mystkowska E.T., Sidorowicz J. Influence of weather on captures of Micromammalia // Acta theriol. 1961. Vol. 5. P. 263–273.
- Okhotina M., Nadtochy E. Effect of *Mammanidula asperocutis* Sadvovskaja in Skrzabin, Sihobalova et Sulc, 1954 (Nematoda), on the population size of shrews of genus *Sorex* // Acta parasitol. Polonica, 1970. V. 18. N. 8. P. 17–31.
- Petrusewicz K. Dynamics, organization and ecological structure of population // Ecol. Polska, 1966. A. Vol. 14. N 25. P. 17–49.
- Skaren U. Fluctuations in small mammals populations in mossy forests of Kuhmo, eastern Finland during eleven years // Ann. zool. Fenn., 1972. V. 9. N 3. P. 147–152.
- Sulkava S., Sulkava P. On the small mammal of fauna of Southern Ostrobothia // Aquilo, zool. 1967. Vol. 5. P. 32–39.
- Tast J. Influence of the root vole *Microtus oeconomus* (Pallas) upon the habitat selection of the field vole, *Microtus agrestis* (L.) in Northern Finland // Suomalais tiedekat. Toimituks, 1968. Vol. A 4. N 136. 23 p.
- Tast J. Annual variations on the weights of wintering root voles, *Microtus oeconomus*, in relation to their food conditions // Ann. zool. Fenn., 1972. Vol. 9, N 2. P. 34–46.
- Tast J. Winter success of root voles, *Microtus oeconomus*, in relation to population density and food conditions at Kilpisjarvi, Finnish Lapland // Spec. Publ. Carnegie Vus. Nat. Hist., 1984. Vol. 10. P. 59–66.
- Tast J., Kalela O. Comparisons between rodent cycles and plant production in Finnish Lapland // Suom. Tiedtakat. Toimitus, ser. A, 1971. V. 4. N 186. P. 1–14.
- Zeida J. Ecology and Control of *Clethrionomys glareolus* Schreber in Czechoslovakia // Public EPPO, 1970. Ser. A. N 58. P. 101–105.
- Zeida J. Small mammals in certain forest type groups in southern Moravia // Zool. Listy, 1973. V. 22. N 1. P. 1–13.
- Zhigalki O.A. Factorial analysis of population dynamics in rodents // Polish ecological studies, 1993. V. 18. P. 1–158.

4.2.3. Ресурсные виды

Объекты исследований

Тажные леса, покрывающие Европейский Север, не отличаются разнообразием растительности и сложностью структур слагающих их биотопов, соответственно, весьма ограничен и состав охотничьих животных, их населяющих, особенно охотничьих зверей. Их список время от времени менялся, поскольку в него то вводили, то исключали те или иные виды, исходя из охотоведческих, природоохранных и экономических соображений. Кроме того, в составе фаунистических комплексов тех или иных территорий в результате акклиматизации, а также естественного расселения появляются новые виды зверей.

Наиболее полный список охотничьих зверей таежной зоны Европейского Севера России можно найти в книге – «Охотничьи звери и их промысел» (1970), изданной коллективом исследователей Западного отделения ВНИИОЗ. Он включает 32 вида, представляющих 6 отрядов, но в нем нет 2 видов Китообразных, которые в недалеком прошлом служили объектами промысла в Белом море. Таким образом, общее число охотничьих зверей, обитающих на земле и в водах Европейского Севера России, составляет 34 вида.

Отряд¹ Насекомоядные – *Insectivora*

Семейство Кротовые – *Talpidae*

Крот – *Talpa europaea* L.

¹ Систематика дается по таковой, принятой в сводке – «Млекопитающие фауны СССР» 1963. М.-Л. Изд. АН СССР.